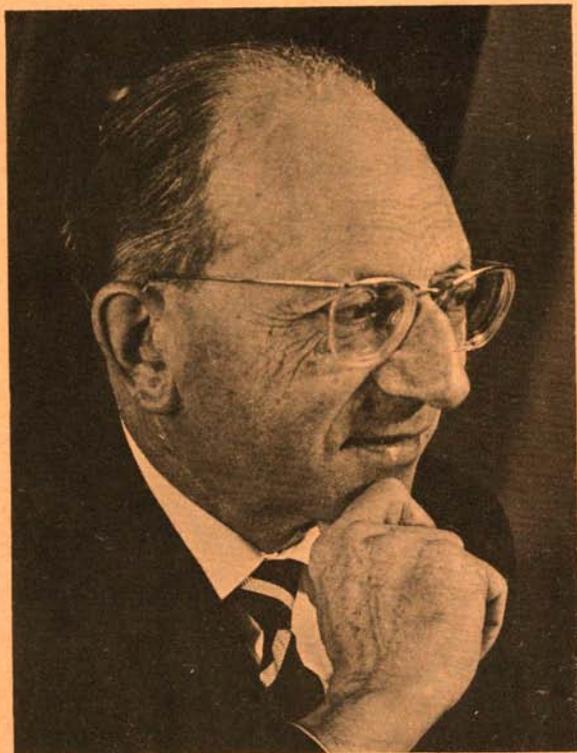


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 143-152 (1986)

INTERACTIONS BIOTOPE-PHYLOGENESE SUR LA TOLERANCE
INTER-SPECIFIQUE CHEZ LES FOURMIS

par

Christine ERRARD

*Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie
U.A. C.N.R.S. n°667, Université Paris XIII
Avenue J.-B. Clément, 94430 Villetaneuse (France)*

Résumé : Nous avons étudié le développement de la reconnaissance interspécifique et l'expression de la plasticité comportementale en fonction de l'éloignement phylogénétique et des caractéristiques du milieu naturel dans lequel vivent les fourmis. Ce travail a été abordé par le biais du modèle des sociétés mixtes artificielles.

Ces sociétés mixtes ont été réalisées à partir de 11 espèces de fourmis sur la base de combinaisons deux à deux permettant de couvrir un large éventail de situations depuis l'association d'espèces phylogénétiquement proches et vivant dans le même biotope jusqu'aux associations d'espèces éloignées tant sur le plan phylogénétique que sur celui de l'habitat.

Ces associations étant réalisées en milieu neutre avec des jeunes adultes âgés de moins de 24 h, l'analyse a porté sur la comparaison des comportements agonistiques et non-agonistiques présentés durant les 15 premiers jours.

Les résultats montrent que la fréquence et la nature des interactions varient en fonction des diverses modalités de groupement. Deux espèces occupant le même habitat manifestent moins d'agressivité et plus de comportements non-agonistiques que lorsqu'elles proviennent de milieux naturels différents. D'autre part, il apparaît que la fréquence des comportements agonistiques augmente significativement avec l'éloignement phylogénétique des espèces en présence tandis que les interactions non-agonistiques restent constantes.

D'une façon générale, lorsque l'habitat est différent, l'effet de la variable "distance phylogénétique" semble agir de

façon déterminante, alors que dans le cas où les deux espèces vivent dans le même biotope, c'est l'aspect "compétition interspécifique" qui prendrait le pas. Ces interactions évoluent graduellement au fur et à mesure que l'association mixte se prolonge.

Mots-clés : Formicidae, colonie mixte, biotope, phylogénèse, tolérance interspécifique.

Summary : The influence of interactions between the biotope and phylogeny on interspecific tolerance in Formicidae.

The development of interspecific recognition and the expression of behavioral plasticity as a function of phylogenetic distance and the natural environment in which the ants live was investigated.

An experimental model involving artificial mixed societies was used in this study. These mixed societies were produced by combining ants from two out of the 11 investigated species. The possibilities thus ranged from situations in which phylogenetically similar ants that live in the same biotope were combined, to those in which the species differ significantly in terms both of phylogenetic distance and of biotope.

The interspecific groups were established in a neutral environment with adult ants less than 24 hours old. The results concerned agonistic and non-agonistic behaviours during the first 15 days. Both the frequency and types of interaction were shown to vary according to the type of group. Two species that share a common habitat are less aggressive and display more non-agonistic behaviour than when the species come from different habitats. On the other hand, although aggressive behaviours increase with greater phylogenetic distance between the species, non-agonistic interactions remain constant.

As a general rule, interactions between species from differing environments seem to be determined by the phylogenetic distance, whereas those between species from the same biotope are controlled by interspecific competition. There is a gradual change in these interactions dependent on the duration of the mixed association.

Key words : Ants, mixt colony, biotope, phylogeny, interspecific tolerance.

INTRODUCTION

A la suite de nombreux travaux, il est maintenant établi que l'aspect fondamental de la sociobiologie est la faculté de reconnaître des congénères familiers, ce qui permet d'augmenter la coopération entre les membres de la même colonie et de diminuer le parasitisme social.

Plus précisément, il a été montré chez les insectes sociaux qu'il existe une étroite corrélation entre génotype et odeur coloniale (Breed, 1985a ; Getz et Smith, 1983 ; Greenberg, 1979 ; pour les abeilles ; Mintzer, 1982 ; Carlin et Hölldobler pour les fourmis), mais il n'en est pas moins vrai que dans beaucoup d'espèces, des odeurs dérivées de l'environnement peuvent également (comme source de principes olfactifs) être impliqués dans l'odeur coloniale (Gamboa, 1985a ; Hölldobler et Michener, 1980).

Dans ce contexte, notre étude a pour but d'examiner le développement de la reconnaissance inter-spécifique et l'expression de la plasticité comportementale, en fonction de l'éloignement phylogénétique et des caractéristiques du milieu naturel dans lequel vivent les fourmis.

Ainsi, sur la base des sociétés mixtes artificielles (Errard, 1984a, 1984b ; Errard et Jaïsson, 1984) réalisées à partir de 11 espèces différentes combinées 2 à 2, nous avons pu couvrir un éventail de situations allant de l'association d'espèces phylogénétiquement proches et vivant dans le même habitat, jusqu'aux associations d'espèces éloignées, tant sur le plan phylogénétique que sur celui de l'habitat.

MATERIEL ET METHODES

Les nids des espèces étudiées ont été récoltés en Mai 83 dans la région Méditerranéenne (Camponotus : C. aethiops, C. cruentatus, C. sylvaticus, C. lateralis, C. vagus ; Crematogaster : C. auberti, C. scutellaris, C. sordidula ; Pheidole pallidula) et en Juillet 83 dans les Alpes (Formica selysi et Manica rubida) (Tableau I).

Les espèces sont installées au laboratoire dans des nids artificiels et élevées dans des conditions standardisées (Température : 22°C ± 3°C, photopériode naturelle, alimentation avec miel et mouches).

Les cocons et les nymphes sont alors prélevés et placés dans des "éclosoirs" (boîte ouverte munie d'un abreuvoir et de nourriture) où 20 ouvrières donnent les soins à leur couvain respectif.

Dès l'émergence, les individus nouveau-nés sont retirés et élevés en colonie mixte dans un nid en tube de verre (18cm. de long et 1.7cm. de diamètre) muni d'une réserve d'eau. La nourriture est déposée du côté sec, exposé à la lumière.

Une colonie mixte de deux espèces est formée de 10 jeunes ouvrières de chaque espèce, introduites dans le tube avec cinq nymphes ou cocons de leur couvain respectif. Les ouvrières, toutes du même âge, sont rassemblées dans le tube dans les 24h. après l'émergence (Errard, 1984).

TABLEAU I : Liste des espèces étudiées.

SOUS FAMILLE	GENRE	ESPECE	HABITAT
FORMICINAE	CAMPONOTUS	<i>aethiops</i>	terricole
		<i>caenulatus</i>	terricole
		<i>aglypticus</i>	terricole
<i>lateralis</i>		arboricole	
<i>vagus</i>		arboricole	
	FORMICA	<i>selysi</i>	terricole
MYRMICINAE	CREMATOGASTER	<i>aubeati</i>	terricole
		<i>sondida</i>	terricole
		<i>scutellaris</i>	arboricole
	MAJICA	<i>aubida</i>	terricole
PHEIDOLE	<i>pallidula</i>	terricole	

Nous observons directement dans le tube, à raison de 1 heure par jour pendant 15 jours à partir de la mise en association, afin de relever le nombre de comportements en rapport direct avec l'approvisionnement, la distribution de nourriture, le soin et le transport du couvain, ainsi que les comportements liés aux interactions sociales.

Deux types d'interactions ont été retenus:

- les interactions agonistiques dont les valeurs sont calculées grâce à un coefficient affectant chaque comportement. Pour les *Formicidae*, ce coefficient est de 1 pour l'ouverture des mandibules et la flexion du gastre, 3 pour les morsures, 4 les blessures et 5 lorsque le combat s'achève par la mort du partenaire. Pour les *Myrmicinae*, ce coefficient est de 1 pour l'ouverture des mandibules, 2 pour la flexion du gastre, 3 pour morsure et piqûre, 4 pour les blessures et 5 en cas de mortalité.

-les interactions non agonistiques sont également calculées grâce à un coefficient affectant les comportements : il est de 1 pour les toilettes interindividuelles et 2 pour les trophallaxies.

Des indices de tolérance, que nous avons définis précédemment (Errard, 1984) ont été également relevés. Cet indice est calculé en fonction de la présence simultanée des 2 espèces sur la source de nourriture. Il tend vers 0 lorsque les rapports entre les 2 espèces sont conflictuels et, au contraire, tend vers 1 dans le cas où l'intégration des 2 espèces est totale.

Afin d'évaluer la distance phylogénétique, nous avons groupé des fourmis appartenant :

- 1 - à des espèces différentes, mais de même genre.
- 2 - à des genres différents.
- 3 - à des sous-familles différentes.

En ce qui concerne la notion d'habitat, nous avons considéré 2 modalités de groupement en fonction de la nature de l'habitat occupé par chacune des espèces : les espèces occupent soit le même habitat, soit des habitats différents (tableau I).

Pour chaque type d'association nous avons réalisé 4 à 11 colonies-test différentes, chacune étant répliquée 2 à 4 fois. Les calculs statistiques sont réalisés par une analyse de variance et par le test de Mann et Whitney).

RESULTATS

Nos observations montrent que la fréquence et la nature des interactions varient selon les diverses modalités de groupements.

1) Etude du facteur "distance phylogénétique".

A partir de l'analyse comportementale portant sur les 15 jours suivant la mise en association, il ressort que le facteur "distance phylogénétique" intervient de façon significative avec une probabilité $P < 0.01$ (figure 1).

En particulier, les interactions agonistiques (figure 1a) entre les deux espèces augmentent significativement ($P < 0.001$) avec l'éloignement phylogénétique. Par contre, la fréquence des interactions non agonistiques (figure 1b) ne présente pas de variation significative ($P < 0.05$).

La probabilité d'obtenir une colonie mixte serait donc d'autant plus grande que la distance phylogénétique entre les espèces est faible, en supposant que cette probabilité est d'autant plus grande que la fréquence des interactions agonistiques est faible.

Cependant, les interactions non agonistiques varient indépendamment, ce qui laisse supposer qu'il s'agit ici d'une classe hétérogène de comportements, ou bien, que les informations ou les déclencheurs contrôlant l'expression de ces interactions sont différents mais non opposés à ceux contrôlant les comportements agonistiques.

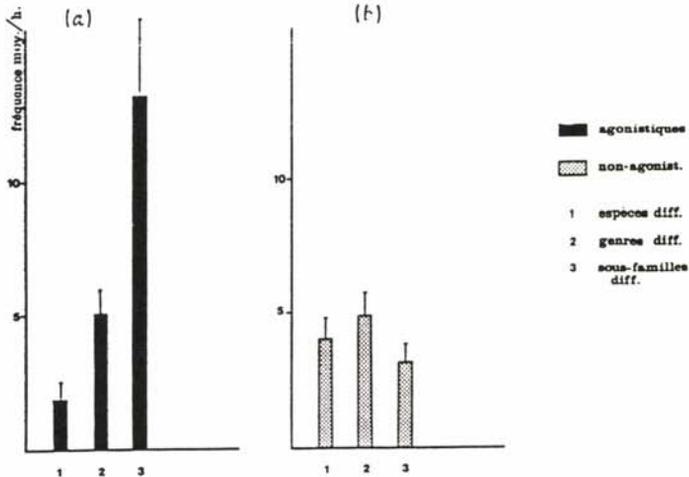


FIGURE 1 : Fréquence moyenne des comportements agonistiques (a) et non-agonistiques (b), en fonction de l'éloignement phylogénétique (de 0 à 15 jours).

2- Etude du facteur habitat.

Pour l'ensemble des comportements étudiés, ce facteur intervient significativement avec une probabilité $P < .001$ (Figure 2)

La figure 2a montre que la fréquence des interactions agonistiques augmente significativement lorsque les espèces proviennent d'habitats différents.

La nature de l'habitat des espèces mises en présence intervient également dans la manifestation des comportements non-agonistiques, ceux-ci diminuant significativement lorsque les espèces associées occupent des habitats différents.

D'une façon générale, lorsque les deux espèces sont originaires du même habitat, elles présentent peu de comportements agressifs et de nombreuses interactions non-agonistiques. La nature commune de l'habitat semble donc augmenter la tolérance entre les espèces, comme si celle-ci nivelait les différences interspécifiques.

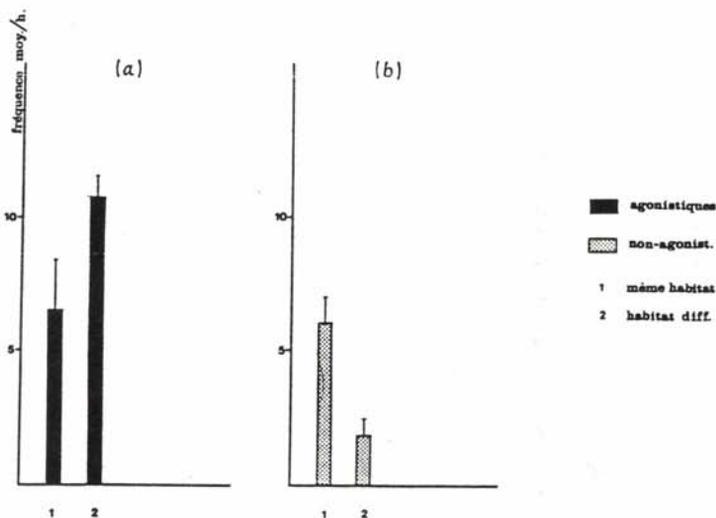


FIGURE 2: Fréquence moyenne des comportements agonistiques (a) et non-agonistiques (b), en fonction de la nature de l'habitat dans lequel vivent les espèces. (de 0 à 15 jours).

3- Etude des interactions entre les facteurs "distance phylogénétique" et l'habitat.

Les résultats montrent qu'il existe une interaction significative entre ces 2 facteurs ($P < 0.01$), (Figure 3).

Les interactions agonistiques (Figure 3a) augmentent significativement avec l'éloignement phylogénétique et d'autant plus que l'habitat diffère.

Quant aux interactions non-agonistiques (Figure 3b), elles diminuent significativement avec l'éloignement phylogénétique quand l'habitat diffère. Cependant, lorsque les fourmis occupent le même habitat, la fréquence de ces comportements reste pratiquement constante.

De ces histogrammes, il ressort que la différence d'habitat, accentue l'effet dû à la distance phylogénétique et que le fait de provenir du même habitat masque complètement l'effet de l'éloignement phylogénétique.

L'étude de l'indice de tolérance sur la source de nourriture (Figure 3c) permet également de dissocier les deux situations : lorsque les individus occupent le même habitat, cette tolérance augmente significativement avec la distance phylogénétique, tandis que dans le cas opposé, la tolérance devient nulle dès que les fourmis ne sont plus du même genre.

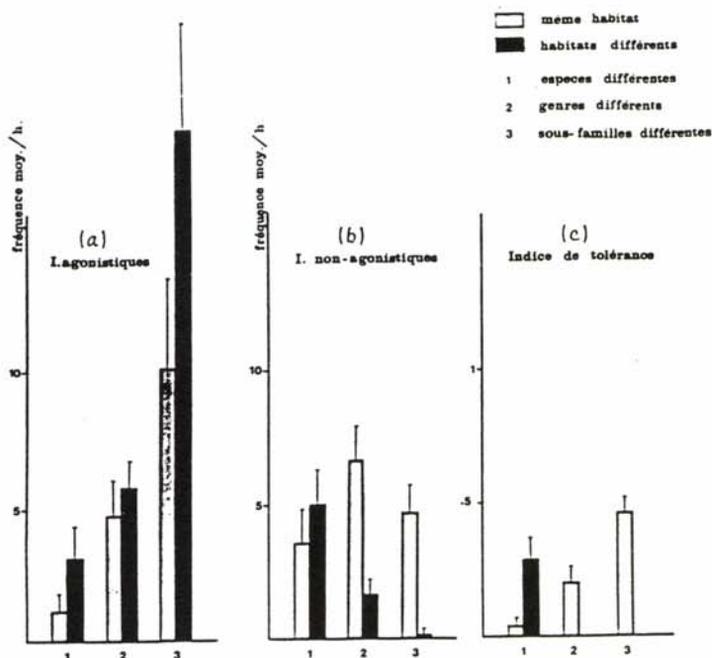


FIGURE 3 : Fréquence moyenne des comportements agonistiques (a) et non-agonistiques (b); Moyenne de l'indice de tolérance (c), en fonction de l'éloignement phylogénétique et de la nature de l'habitat des espèces associées (de 0 à 15 jours).

Quand les espèces proviennent d'un même habitat, il semble donc qu'elles tolèrent moins un membre du même genre comme proche voisin, qu'un membre de genre ou de sous-famille différents. Cependant, cette intolérance pourrait traduire l'existence d'une compétition d'ordre trophique, car dans notre étude, les individus sont obligés d'exploiter la même source de nourriture, au même moment.

CONCLUSION

Nos observations montrent que la relation de l'information chimio-sensorielle, et par suite le comportement des jeunes fourmis, peuvent être modifiés, à condition que les espèces soient associées pendant leur période sensible.

D'autre part, nos résultats semblent confirmer que la reconnaissance entre les individus se ferait grâce à une odeur sociale dont la configuration spécifique serait déterminée par les caractéristiques intrinsèques de l'espèce, sans oublier la composante environnementale qui pourrait, dans certaines circonstances, influencer la composition de l'odeur spécifique de la colonie (Breed, 1985 b ; Errard, 1985 ; Gamboa, 1985 b ; Hölldobler et Michener, 1980).

La composante héréditaire serait pré-programmée génétiquement, chaque espèce pouvant reconnaître les signaux chimiques qu'elle a en commun avec une autre espèce, cette information lui permettrait alors d'apprécier son degré de parenté et d'évaluer éventuellement son éloignement phylogénétique. Quant à l'environnement physique précoce, il pourrait agir soit en imprégnant les individus durant leurs stades larvaires (ISINGRINI et al., 1985), soit en agissant sur leur métabolisme. En effet, l'adsorption passive de substances environnementales volatiles identiques, comme la métabolisation de substances provenant d'un même milieu, pourrait déboucher sur une certaine similarité des phéromones cuticulaires.

REFERENCES

- BREED, M.D., BUTLER, L., STILLER, T.M. 1985 a. Kin discrimination by worker honey bees in genetically mixed groups. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 82 : 3058-3061.
- BREED, M.D. 1985 b. Learning and genetic influences in the discrimination of colony members by social Hymenoptera. Act. 19th. Intern. Ethol. Conf. Toulouse, France, 3, 49-57.
- CARLIN, N.F., HOLLDOBLER, B. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. Science, 222, 1027-1029.
- ERRARD, C. 1984 a. Evolution, en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques, chez les fourmis des genres Camponotus et Pseudomyrmex. Insectes Sociaux, 31, 185-198.
- ERRARD, C. 1984 b. Age et évolution des relations sociales dans les colonies mixtes : Camponotus et Pseudomyrmex (Hymenoptera : Formicidae). Actes coll. Insectes soc., 1, 67-72.
- ERRARD, C., JAISSON, P. 1984. Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis. Folia Entomol. Mex., (sous presse), 15p.
- ERRARD, C. 1985. Role of early experience on mixed-colony odor recognition in the ants Manica rubida and Formica selysi. Z. Tierpsychol. (accepté pour publication).
- GAMBOA, G.J., REEVE, H.K., PFENNING, D.W. 1985a. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. Ann. Rev. Entomol. (in press).

- GAMBOA, G.J., FERGUSON, I.D., WACKER, T.L. 1985b. Nestmate recognition in social wasps : The origin and acquisition of recognition odours. Animal Behav. (in press).
- GETZ, W.M., SMITH, K.B. 1983. Genetic kin recognition : Honey bees discriminate between full and half-sisters. Nature. 302, 147-148.
- GREENBERG, L. 1979. Genetic component of bee odor in kin recognition. Science, 206, 1095-1097.
- HOLLDOBBLER, B., MICHENER, C.D. 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In : Evolution of Social Behavior : Hypotheses and Empirical Tests. Edited by H. Markl, 35-58, Verlag chemie GmbH, Weinheim.
- ISINGRINI, M., LENOIR, A., JAISSON, P. 1985. Imaginal learning for colony-brood recognition in the ant Cataglyphis cursor Fonscolombe. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., (in press).
- MINTZER, A. 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant Pseudomyrmex ferruginea. Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 1065.