

LA COMMUNICATION CHEZ LES SOCIÉTÉS D'INSECTES

Colloque International U.I.E.I.S. - Section Française

16-18 Septembre 1982 BELLATERRA (Barcelone)

PRIVATION SENSORIELLE (ANTENNECTOMIE) ET
INTERRELATION CHEZ 3 ESPÈCES DE FOURMIS
(*Tapinoma erraticum*, *Myrmica laevinodis*,
Myrmica ruginodis).

MADELEINE MEUDEC; ANNE MARIE LE ROUX; GUY LE ROUX

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie
Faculté des Sciences
Parc de Grandmont - 37200 TOURS - France

Mots-clés: Antennectomie, interrelations, suppléance,
fourmis.

Résumé : Après antennectomie, l'ouvrière a un comportement variable suivant que sa congénère est elle-même opérée ou non, et des différences spécifiques apparaissent. Progressivement un phénomène de suppléance tactile se produit, inhibant chez les *Myrmica* l'agressivité de l'ouvrière opérée.

Les indices de proximité et la fréquence des comportements d'apaisement montrent une recherche des congénères qui s'effectuent suivant des modes différents chez les trois espèces.

Abstract : When antennectomized, operated workers present a different behavioural repertory according to its congener has been operated or not ; interspecific differences are observed. Progressively, a tactile compensation phenomena takes place, inhibiting operated Myrmicinae workers aggressivity. The proximity index and pacifying behaviour frequency shows a congeneric approach which present quantitative differences among the three species.

L'analyse fine du comportement moteur permet d'apprécier, dans une certaine mesure, la réaction de l'individu à son environnement physique et social.

Des fourmis d'espèces différentes ont dans des conditions identiques un comportement variable tant par les actes moteurs exprimés que par la durée ou la fréquence de ces actes. Ceci traduit un système d'intégration spécifique. La perception de l'environnement peut être d'abord chimique mais également tactile et parfois vibratoire ou visuelle. Nous avons essayé de voir si les interrelations entre congénères pouvaient être traduites en terme de "densité d'échanges", ceux-ci étant exprimés sur le plan du comportement moteur. Une analyse précise des comportements, comparable à celles réalisées par WALLIS (1962) sur *Formica fusca* ou de DEVROEY et PASTEELS (1978) sur *Myrmica rubra* a été faite.

Or nous savons que le rôle des antennes dans les interrelations est primordial et double : elles servent de récepteur à la plupart des messages olfactifs (revue citée par DUMPERT(1981)) et d'émetteur pour un grand nombre de signaux tactiles (LENOIR, MOREL, BONAVITA ; Toulouse 1981). Nous avons donc étudié l'influence de la privation d'antennes sur l'apparition de différents indices comportementaux.

Des ablations d'antennes sur les fourmis ont été réalisées dès 1901 par A. FIELDE chez *Aphaenogaster fulvum*. Elle observe une relation entre le comportement de la fourmi opérée et le niveau de la section ; de plus elle note une très grande irritabilité des ouvrières pendant les 15 jours qui suivent l'opération puis un retour à une "réactivité" normale. C'est la dimension ontogénétique du rôle des antennes qui a surtout jusqu' alors été prise en considération.

JAISSON effectua en 1969 des sections d'antennes chez *Myrmica laevinodis* : le comportement de receveuse des jeunes ouvrières est perturbé lors des échanges alimentaires. FRESNEAU (1979) montre que des ouvrières de *Formica polyctena*, jeunes, privées d'antennes conservent indistinctement des cocons homospécifiques et hétérosécifiques contrairement à leurs congénères intacts.

Chez les Abeilles, PAIN et coll. (1978) montrent que la privation des 4 articles distaux des antennes perturbe le comportement de receveuse d'ouvrières d'âge indéterminé (mais pas celui d'ouvrières de 4 jours). Ces expériences soulignent que l'apprentissage des messages émis ou reçus au niveau de ces organes varie avec l'espèce et la nature des informations échangées.

Effectuant des sections d'antennes chez *Myrmica laevinodis*, *Myrmica ruginodis* et *Tapinoma erraticum* (MEUDEEC, LE ROUX G., LE ROUX A.M., 1980) nous avons observé que sur des ouvrières âgées l'agressivité induite par l'antennectomie subit une périodicité annuelle, atteignant un maximum en Juin et un minimum aux approches de l'hivernation. De plus cette agressivité est diminuée par la présence de congénères intactes. Nous pensons préciser par une analyse éthologique cette variation de la réactivité individuelle.

MATERIEL et METHODES

Les fourmis sont prélevées au hasard dans une colonie en élevage au laboratoire depuis un mois. L'antennectomie est effectuée, sous binoculaire, entre le 2^e et 3^e article du funicule, afin de préserver l'organe de Johnston, l'ouvrière étant endormie au CO₂. Les fourmis sont testées 2 à 2 dans un tube de 5 cm de long et 1 cm de diamètre avec abreuvoir, miel et fermé par un coton.

Chaque test dure 10 minutes.

Pour chacune des 3 espèces *Myrmica laevinodis*, *Myrmica ruginodis* et *Tapinoma erraticum*, les groupes expérimentaux suivants ont été réalisés :

- groupe témoin : 1 ♂ intacte + 1 ♂ intacte
- groupe expérimental 1 : 1 ♂ intacte + 1 ♂ opérée
- groupe expérimental 2 : 1 ♂ opérée + 1 ♂ opérée

La mise en présence a lieu dès que l'ouvrière opérée est capable de locomotion. Le 1^{er} test commence alors ; les 2^e et 3^e ont lieu respectivement 6 heures et 24 heures après le premier, les animaux restant ensemble.

Le nombre de couples testés dépend de la mortalité, 10 couples devant être observés au 3^e test. Seul ces survivants seront étudiés ici, mais une analyse ultérieure comparera leur comportement avec celui des individus morts pendant les premières heures de coprésence. Les activités suivantes ont été répertoriées en activités individuelles et interindividuelles. La

validité d'un tel classement restant toutefois discutable.

Actes individuels

- Inactif (I dans le diagramme de la figure 1)
- Sursauts (ST)
- Déplacements (D)
- Triturage du coton (TC)
- Autotoilettage (T)
- Mandibules ouvertes, animal seul
- Prise de nourriture
- Stridulation

Actes interindividuels (se produisent lors d'une rencontre)

- Contact : les animaux se touchant au cours d'un déplacement (C)
- "Antennation" ou "Pseudoantennation" pour les ouvrières opérées : orientation vers le congénère et toucher avec l'antenne ou le scape (A)
- Léchage (L)
- Mandibules ouvertes (M)
- Saisies (S)
- Flexion du gastre
- Recul (L)

Arbitrairement nous avons regroupé les actes interindividuels en actes amicaux ("antennation", léchage) et agressifs (Mandibules ouvertes, saisies, flexion du gastre).

Des indices de proximité, que nous définissons plus loin ont également été relevés à titre indicatif. Ils posent le problème de la communication à distance. Nous avons étudié les transitions comportementales pour un seul individu et non les transitions entre les activités des 2 fourmis. En effet, il nous a semblé hasardeux dans un premier temps de distinguer ce qui était signal et ce qui était réponse de l'un ou l'autre des animaux en présence. En effet, un grand nombre de signaux notamment olfactifs ne sont pas repérables par l'observateur. L'individu est donc considéré comme réagissant à son environnement, le congénère -opéré ou non- faisant partie de ce dernier.

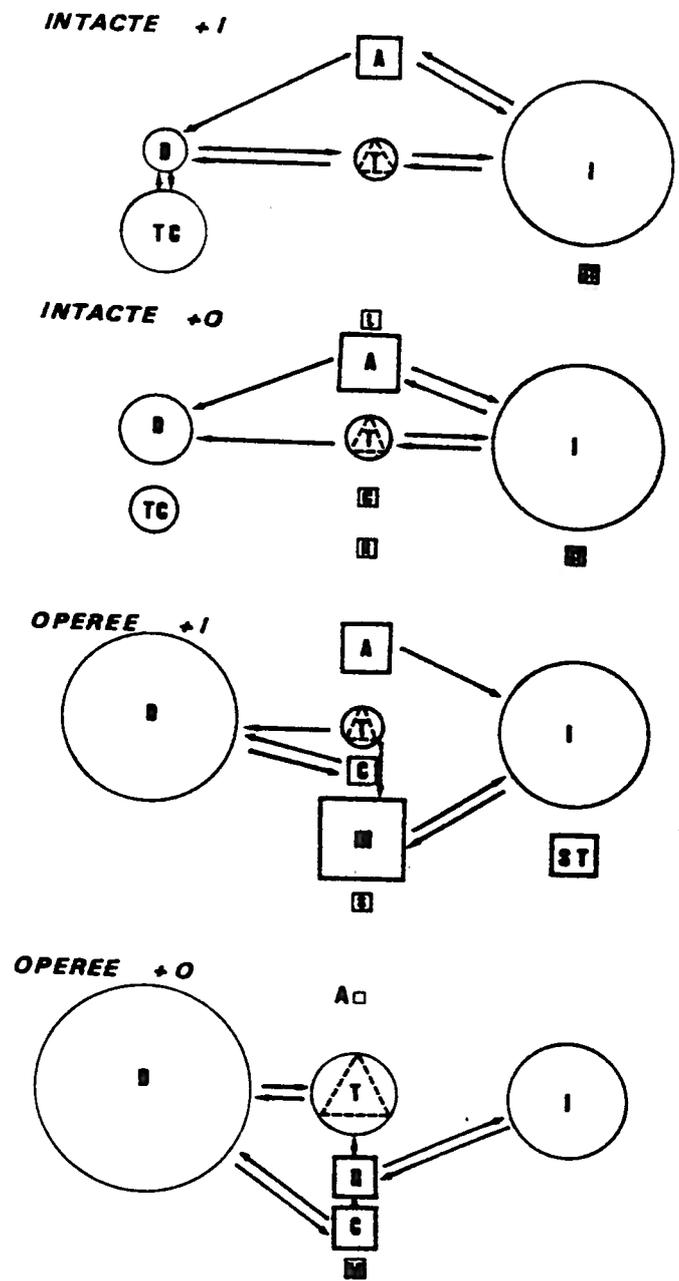


Figure 1 - Diagramme séquentiel du comportement moyen d'une *Tapinoma erraticum* au 3^e test. Légende dans le texte.
fréquences relatives conditionnelles > 0,30

RESULTATS

1 - Diagramme séquentiel pour *Tapinoma erraticum* au 3^e test

La figure 1 fait apparaître les résultats suivants : Une ouvrière intacte a un comportement d'attraction vers la congénère qu'elle soit intacte ou opérée. Une ouvrière opérée a, au 3^e test, un comportement qui varie avec la nature de sa congénère. Lorsqu'elle est avec une ouvrière intacte, l'ouvrière sans antenne a un comportement ambivalent avec des ouvertures de mandibules et des "pseudoantennations". Lorsqu'elle est avec une ouvrière opérée, elle présente de nombreux reculs. On peut remarquer que les déplacements et les toilettes sont plus importants chez les opérés, l'immobilité étant plus importante chez les ouvrières intactes qui, par ailleurs, triturent le coton.

2 - Evolution du 1^e au 3^e test lors des rencontres chez *Tapinoma erraticum*

Le Tableau I nous permet de préciser le comportement des ouvrières lors des interactions observées. On y voit que les ouvrières opérées présentent, lorsqu'elles sont avec une ouvrière intacte, un comportement d'apaisement (léchages et "pseudoantennations") qui semble croître du 1^e au 3^e test alors que leur comportement agressif (morsures et saisies) décroît. L'activité des ouvrières intactes, -qu'elles soient en présence d'ouvrières intactes ou opérées- est intense au 1^e test mais décroît régulièrement. Quant au groupe d'ouvrières opérées, l'activité y est très faible.

3 - Comparaison entre les 3 espèces

Tout d'abord il faut noter une absence de reculs tant chez *Myrmica laevinodis* que *M. ruginodis*. De plus, si le comportement des ouvrières de *Myrmica* opérées en présence de congénères intactes ressemble beaucoup à celui de *Tapinoma erraticum* dans la même situation, lorsqu'elles sont en présence d'une congénère opérée, leur comportement varie radicalement de celui de *Tapinoma*. En effet dans ce cas on observe un niveau d'agressivité élevé chez les deux espèces (surtout *M. ruginodis* avec de violents accrochages). Ceci se rapproche des résultats des auteurs anciens qui observent également une variation selon les familles, les *Formicines* et *Dolichoderines* antennectomisées n'étant pas agressives entre elles (FOREL), les *Myrmicines* l'étant (FIELDE). Nous avons également observé que l'agressivité des *Myrmicines* va décroître au cours des tests (très rapidement chez

Tableau I

Evolution du comportement lors des rencontres (1^e test, 2^e test, 3^e test).

	<u>Comportements "agressifs"</u>			<u>Comportements "amicaux"</u>		
<i>Tapinoma erraticum</i>						
opérée (+opérée)	0,05	0,3	0,3	0,1	0	0
opérée + intacte						
opérée	3,1	3,6	1,3	0,3	0,7	1,3
intacte	0	0	0	3,4	2,3	0,6
intacte (+intacte)	0	0	0	5,2	3,7	1 p*
<i>Myrmica laevinodis</i>						
opérée (+opérée)	1,65	1,45	0,8	0,6	1,2	3 p*
opérée + intacte						
opérée	2,3	1,5	0,5 p*	0,2	1,7	1
intacte	0,1	0,2	0,1	1,1	3	0,8 p*
intacte (+intacte)	0,15	0,1	0,05	4,7	2,6	3,7 p*
<i>Myrmica ruginodis</i>						
opérée (+opérée)	2,6	0,5	0,1 p*	0,7	0,4	0,1 p*
opérée + intacte						
opérée	3,2	0,6	0,6 p*	0,3	0,2	0,4
intacte	0	0	0	0,7	1,3	1,1
intacte (+intacte)	0,2	0	0	2,4	0,7	0,8 p*

p* sign < 0.05 au test de Friedman

M. ruginodis) avec apparition de comportements "amicaux" surtout chez *M. laevinodis*.

On peut donc remarquer que si la privation sensorielle provoque des effets voisins chez les 2 espèces de *Myrmica* ici étudiées, des différences en intensité et en fréquence d'actes comportementaux apparaissent nettement.

Nous avons également relevé le nombre de stridulations émises par les *Myrmica*. Ce sont les animaux opérés dont le niveau d'activité est important qui strident fréquemment -et ceci surtout lors des morsures- mais il n'apparaît pas de différence interspécifique.

4 - Coefficient d'Interaction

Pour *Tapinoma erraticum*, les rencontres entre ouvrières opérées sont brèves (environ 2 secondes) et leur nombre va croissant. Nous appelons "rencontre" un ensemble continu d'interactions observables. Les rencontres avec les ouvrières intactes sont en moyenne plus longues car des léchages longs s'intercalent parfois avec des interactions brèves. L'observation sommaire de la proximité des 2 individus immobiles est un indice intéressant qui montre une recherche de présence des individus intacts et une tolérance des opérés pour les intactes. (Tableau II)

Pour les *Myrmica*, chez les ouvrières opérées, le nombre et la durée des rencontres sont très nettement supérieurs à ceux de *Tapinoma*. Ceci est d'ailleurs beaucoup plus marqué chez *Myrmica laevinodis*, les animaux se déplaçant beaucoup -indice de proximité très faible ou nul- et se rencontrant souvent.

Quant aux *Myrmica ruginodis*, il faut remarquer -après leur activité au 1^e test- que le nombre de rencontre chute très rapidement -corrélativement- et ceci en opposition avec les *Myrmica laevinodis* -l'indice de proximité devient important, dénotant une tendance très marquée au groupement des individus de cette espèce.

Ces résultats concordent avec nos études antérieures et avec les observations faites dans la nature. Les nids de *Myrmica ruginodis* -moins peuplés- sont en effet moins diffus que ceux de *Myrmica laevinodis* qui couvrent en général des surfaces bien plus importantes.

Tableau II

Intéraction

	Durée moyenne d'une rencontre (secondes)		Moyenne (Fréquence ; Ecart-type)		Indice de proximité:IP (: pour les 10 tubes)	
	1 ^e test	2 ^e test	2 ^e test	3 ^e test	1 ^e test	2 ^e test
<i>Tarionoma erraticum</i>						
1 opérée + 1 opérée	2 (4 ; 0)	2,7 (10;1,1)	2,2 (26;0,6)		0	3
1 opérée + 1 intacte	8,4 (46;17,5)	10,7 (39;33,1)	3,8 (25;1,57)		11	7
1 intacte + 1 intacte	12,7 (56;25,4)	5 (52;8,28)	10,7 (14;21,7)		16	14
<i>Myrmica laevinodis</i>						
1 opérée + 1 opérée	10,7 (26;29,5)	9,8 (54;36,8)	8 (60;62)		1	3
1 opérée + 1 intacte	3,6 (34;3,7)	2,6 (64;2,1)	6,9 (16;16,9)		0	1
1 intacte + 1 intacte	3,2 (91;7,8)	2,6 (55;4,4)	4,4 (81;9,6)		1	5
<i>Myrmica ruginodis</i>						
1 opérée + 1 opérée	5,5 (47;10,3)	3,4 (26;3,2)*	2 (11;0)		1	1
1 opérée + 1 intacte	4,9 (35;5,9)	3 (22;3,2)	9,3 (19;20,3)		0	13
1 intacte + 1 intacte	2,6 (71;3)	3,5 (22,7)	5,4 (20;15,2)		0	17

I.P.=temps pendant lequel les ouvrières sont proches l'une de l'autre (>2mm).

tps<1minute I.P. = 0

1'<tps<5' I.P. = 1

5'<tps<10' I.P. = 2

DISCUSSION

Les systèmes de perception de l'environnement social sont multicanaux et il existe en général une combinaison entre les signaux tactiles et les autres types de signaux. De plus, ils dépendent du contexte et il se produit des phénomènes de renforcement ou de suppléance.

L'ouvrière reconnaît habituellement l'odeur de sa colonie ce qui inhibe en général son agressivité. L'ablation des antennes produit dans un premier temps une levée de l'inhibition et l'ouvrière opérée aura tendance à attaquer toute ouvrière rencontrée qui ne se dérobe pas. Notons toutefois que cette agressivité n'est pas massive, ni identique pour tous les individus. Les manifestations de non reconnaissance du congénère en tant que tel sont très variées : elles vont de l'indifférence à la fuite ou à l'attaque. Chaque individu semble d'ailleurs présenter un profil comportemental qui lui est propre, ce que nous préciserons dans une analyse plus approfondie de nos résultats.

Il faut également indiquer que les manifestations comportementales entre 2 individus isolés sont très différentes de celles pouvant exister dans un groupe important. En effet les phénomènes d'alarme et de recrutement provenant des individus les plus sensibles abaissant le seuil d'excitabilité de tous les individus groupés qui présenteront alors plus d'actes agressifs pour un stimulus équivalent. (A.M. LE ROUX et G. LE ROUX, travail en cours). Ce phénomène pourrait être plus intense chez *Myrmica ruginodis* (monogyne) que chez *M. laevinodis* (polygyne).

Il nous faut surtout souligner l'évolution du comportement des ouvrières antennectomisées : progressivement un phénomène de suppléance se produit et les signaux tactiles provenant de sa congénère intacte suffiront à inhiber l'agressivité de l'ouvrière opérée.

BIBLIOGRAPHIE

- BONAVITA-COUGOURDAN A., 1981.- Analyse des communications antennaires chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. Réunion scientifique de la Section française U.I.E.I.S. Toulouse 10-12 Septembre 1981 : 29 - 33
- DE VROEY C., PASTEELS J.M., 1978.- Agonistic behaviour of the ant *Myrmica rubra* L.. *Insectes Sociaux*, 25, 3 : 247 - 266.

- DUMPERT K., 1981.- The social biology of ants. *Pitman* publ.
- FIELDE A.M., 1901.- Further study of an Ant. *Proc. Acad. Sci. Philadelphia* 53 : 521 - 544.
- FOREL A., 1921-1923.- Le monde social des Fourmis. 5 vol. Genève.
- FRESNEAU D., 1979.- Etude du rôle sensoriel de l'antenne dans l'éthogénèse des soins aux cocons chez *Formica polyctena* Forst. (Hym. : Form.) *Insectes sociaux* 26, (3) : 170 - 195.
- JAISSON P., 1969.- Etude de la distribution des organes sensoriels de l'antenne et de leurs relations possibles avec le comportement chez deux fourmis Myrmicines, *Myrmica laevinodis* Nyl. et *Aphaenogaster gibbosa* Latr. récoltées dans la région des Eyzies. *Insectes Sociaux* 16, (4) : 279 - 312.
- LENOIR A., 1982.- An informational analysis of antennal communication during trophallaxis in the ant *Myrmica rubra* L. *Behavioural Processes* 7 : 27 - 35.
- MEUDEC M., LE ROUX A.M., LE ROUX G., 1980.- Interrelations entre ouvrières intactes et ouvrières antennectomisées chez 3 espèces de Fourmis (*Tapinoma erraticum*, *Myrmica laevinodis* et *Myrmica ruginodis*). *Biologie-Ecologie Méditerranéenne*. Tome VII, (3) : 161 - 162.
- MOREL L., 1981.- Développement des mouvements antennaires associés aux contacts trophallactiques chez la jeune ouvrière de la fourmi *Camponotus vagus* Scop. Réunion scientifique de la Section française U.I.E.I.S. Toulouse 10-12 Septembre 1981 : 100 - 103.
- PAIN J., ROGER B., DOUAULT P., 1978.- Les transferts de nourriture chez les Abeilles (*Apis mellifica ligustica* S.) des 3 castes dont les deux antennes ont été amputées de quatre articles distaux. C.R. *Hebd. Seances Acad. Sci.*, Paris, série D, 286 (20) : 1455 - 1458.
- WALLIS D.I., 1962.- Aggressive behaviour in the ant *Formica fusca*. *Animal Behaviour* x, (3-4) : 267 - 274.