

**COMPETITION TROPHIQUE ENTRE FOURMIS ARBORICOLES:
MISE EN EVIDENCE DE COMPORTEMENTS RITUALISES.**

Jean-Luc Mercier, Alain Dejean et Alain Lenoir.

*Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667,
Université Paris-nord, av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France.*

Résumé: Chez les fourmis, les combats intraspécifiques sont généralement très violents et se terminent souvent par la mort de l'une des protagonistes. Les ouvrières de *Polyrhachis laboriosa* ont recours, selon la situation, aux morsures, à la projection de venin ou à l'écartèlement. Dans un contexte de compétition interspécifique, chez les fourmis arboricoles tropicales, l'exploitation d'une source de nourriture est conditionnée par le statut des espèces en présence (dominante, sub-dominante ou non-dominante). *P. laboriosa* et *Camponotus brutus* sont deux espèces syntopiques sub-dominantes de la forêt équatoriale Africaine. Lors des interactions entre *P. laboriosa* et *C. brutus* sur une source sucrée, les ouvrières présentent des comportements ritualisés. Ces comportements limitent l'agressivité des ouvrières en présence et permettent l'exploitation simultanée des sources de nourriture par les deux espèces.

Mots-clés: Formicinae, *Polyrhachis laboriosa*, *Camponotus brutus*, compétition interspécifique, compétition intraspécifique, ritualisation, fourragement, rythme d'activité.

Abstract: Trophic competition between arboreal ants: emergence of ritualized behaviour.

In ants, interspecific fighting is generally extremely violent and often ends in the death of one of the protagonists. The workers of *Polyrhachis laboriosa* can resort to biting, projecting venom, or quartering depending on the situation. Interspecific competition is entirely different. The exploitation of a food source in tropical, arboreal ants is conditioned by the status of the ants present (i.e. dominant, subdominant or nondominant). *P. laboriosa* and *Camponotus brutus* are two subdominant, syntopic species from the African equatorial forest. During the interactions between *P. laboriosa* and *C. brutus* on a on food source, workers demonstrate ritualised behaviour. This behaviour, that limits aggressiveness in the workers, permits each species to exploit sugary food sources in the presence of the other.

Key Words: Formicinae, *Polyrhachis laboriosa*, *Camponotus brutus*, interspecific competition, intraspecific competition, ritualization, foraging, rhythm of activity.

INTRODUCTION

La compétition trophique est une composante fondamentale dans l'exploitation des ressources du milieu. Elle implique la capacité pour chaque espèce de modifier sa distribution spatio-temporelle, son régime alimentaire ou son comportement, en fonction de la ou des espèces avec lesquelles elle est en compétition.

Les interactions intraspécifiques sont en général plus agressives que les interactions interspécifiques. Pxaboxalement, l'agressivité intraspécifique induit souvent des

comportements ritualisés dont la fonction principale est de diminuer le coût de cette agressivité.

Mc Farland (1981) définit la ritualisation comme étant un processus évolutif par lequel des patterns comportementaux sont modifiés. Ils perdent alors leur fonction première au profit d'un rôle de communication. Ces comportements ritualisés sont caractérisés comme suit: (1) ils sont souvent stéréotypés dans leur forme; (2) ils sont souvent incomplets dans leur exécution; (3) ils peuvent impliquer un changement de fonction; (4) ils peuvent impliquer un changement de motivation; (5) ils peuvent être accompagnés de marquages spéciaux.

Chez les fourmis, de nombreux cas de ritualisation intraspécifique ont été étudiés. Hölldobler (1971) considère par exemple le comportement de "back and forth jerking of the body" de *Camponotus socius* comme étant la ritualisation du comportement de transport le plus primitif, ou "mandible pulling", visible chez *C. sericeus*. De même, les ouvrières d'espèces appartenant au groupe *Formica rufa*, ainsi que *C. americanus*, adoptent des postures de projection d'acide formique au cours de combats ritualisés intraspécifiques (Le Moli et Parmigiani, 1982; Carlin et Hölldobler, 1983). Mais l'un des cas les plus spectaculaires de comportements ritualisés intraspécifiques demeure sans conteste celui des confrontations entre colonies voisines de *Myrmecocystus mimicus*; plus de 400 ouvrières peuvent être engagées dans des tournois ritualisés au cours desquels chacune tente d'intimider l'adversaire en se haussant sur ses pattes, en relevant le gastre vers l'arrière ou en grim pant sur un caillou (Hölldobler, 1981). Les ouvrières d'*Iridomyrmex purpureus* ou de *Messor aciculatus* pratiquent quant à elles une sorte de combat ritualisé intraspécifique consistant à boxer l'adversaire à l'aide des pattes antérieures (Ettershank et Ettershank, 1982; Yamaguchi, 1995).

Au niveau interspécifique, seules quelques observations d'échanges trophallactiques entre deux espèces différentes ont été réalisées au laboratoire par Bhaktar (1983) et par Kloft (1983); elles n'ont jamais été reproduites en milieu naturel. L'étude de la compétition trophique dans des conditions naturelles entre certaines fourmis arboricoles de la forêt Equatoriale Africaine, a révélé l'émergence de comportements ritualisés parfois présents lors de la compétition intraspécifique.

MATERIELS ET METHODES

Polyrhachis laboriosa et *Camponotus brutus* appartiennent à la sous-famille des Formicinae et à la tribu des Camponotini. Ce sont deux espèces sub-dominantes de la forêt équatoriale Africaine, fréquentes dans les formations pionnières. Elles vivent en lisière de forêt, en bordure de piste ou de rivière ou dans les plantations d'arbres fruitiers et forment des sociétés polycaliques peu peuplées (1 000 à 10 000 ouvrières).

Les ouvrières de *P. laboriosa* construisent leurs nids dans le feuillage à l'aide de débris végétaux agglomérés avec de la salive et de la soie d'araignée. Elles sont diurnes, fourragent seules, exploitent les nectaires extrafloraux et le miellat des Homoptères, mais pratiquent aussi un recrutement de groupe lors de l'exploitation de grosses sources sucrées (Mercier, 1992). Elles sont aussi prédatrices (Dejean et al., 1994).

C. brutus est le plus souvent terricole, mais peut installer ses nids dans des souches ou de vieilles branches creuses. Elle est nocturne, mais peut modifier son rythme d'activité journalière en fonction des conditions environnementales (Dejean, pers.com.). Elle est polyphage, mais élève principalement des Homoptères.

L'espèce *P. laboriosa* fait à l'heure actuelle l'objet d'études approfondies au Cameroun et à l'Université Paris-Nord en vue de son éventuelle utilisation dans la protection des plantes présentant un intérêt économique. Dans un premier temps, nous avons mis *P. laboriosa* en situation de compétition avec des congénères de sociétés différentes. Nous avons analysé les

comportements observés au cours d'interactions intraspécifiques en laboratoire ou en milieu naturel.

Dans un deuxième temps, nous avons étudié les interactions comportementales entre *P. laboriosa* et *C. brutus* lors de la compétition trophique, dans des conditions semi-naturelles.

Les modalités des rencontres ont été décrites dans un précédent article (Mercier et Dejean, sous presse).

RESULTATS

I. Compétition intraspécifique chez *P. laboriosa* (Tab. 1).

Lors des rencontres dyadiques en laboratoire ou en milieu naturel, la projection d'acide est utilisée par les antagonistes au cours d'attaques réciproques où l'agressivité est très forte (96,5%). Ces combats peuvent durer longtemps (15 à 30 min). et leur issue naturelle est presque toujours la mort d'au moins une des deux ouvrières. En fait, dans les cinq premières minutes du combat, l'ouvrière qui est tenue par l'autre fléchit le gastre entre ses pattes et met son extrémité au contact d'une partie du corps de l'adversaire, sans projeter d'acide. Ce n'est que lorsque l'agressivité augmente et que le combat dure que les antagonistes y ont recours.

Lorsque plusieurs ouvrières se liguent contre l'intruse, celle-ci est complètement immobilisée et écartelée jusqu'à la mort sans aucun recours à l'acide formique (98,4%).

En revanche, le comportement des ouvrières de *P. laboriosa* est très différent lorsqu'elles sont confrontées à une reine hétérocoloniale: elles font preuve de moins d'agressivité, laissant fourrager la reine étrangère sur leur propre territoire (100%). Mais lorsque celle-ci s'approche de leur nid, les ouvrières relèvent alors le gastre à l'horizontale (57,2%), ce qui a pour effet de détourner la reine de sa trajectoire initiale.

Les interactions intraspécifiques chez *P. laboriosa* montrent donc quelques comportements ritualisés de flexion ou de relèvement du gastre.

	rencontres dyadiques	1 ouvrière vs plusieurs	1 ouvrière vs 1 reine les deux fourragent	1 ouvrière vs 1 reine près du nid
Evitement réciproque	-	-	100 %	-
Ouverture des mandibules	-	-	-	42,8 %
Relèvement du gastre	-	-	-	57,2 %
Fuite	3,5 %	1,6 %	-	-
Attaque réciproque	96,5 %	-	-	-
Recrutement puis écartèlement	-	98,4 %	-	-
Nombre de cas	170	62	44	28
0 ouvrière tuée	3,5 %	1,6 %	100 %	100 %
1 ouvrière tuée	12,9 %	98,4 %	-	-
2 ouvrières tuées	83,5 %	-	-	-

Table I.: Agressivité intraspécifique chez *P. laboriosa*.

Table I.: Intraspecific aggressivity of *P. laboriosa*.

II. Compétition interspécifique entre *P. laboriosa* et *C. brutus*.

Lors des interactions entre *P. laboriosa* et *C. brutus* sur une source de nourriture, les deux espèces réagissent au même problème de compétition de manière différente, mais développent toutes deux des comportements ritualisés qui s'intègrent totalement dans les séquences comportementales observées.

Analyse des rythmes d'activité des deux espèces (Fig. 1)

La compétition entre deux espèces sur une même source de nourriture engendre généralement une modification du rythme d'activité journalière de l'une des deux espèces. L'espèce la plus agressée finit par décaler sa période d'exploitation de la source sur une période durant laquelle l'espèce en compétition est absente.

En dehors de toute compétition, *P. laboriosa* présente un rythme d'activité journalière diurne et bimodal, la période de moindre activité correspondant aux heures les plus chaudes de la journée. *C. brutus* a un rythme d'activité journalière typiquement nocturne unimodal.

Dans le cas présent, malgré la compétition, le rythme d'activité journalière de *P. laboriosa* ne varie pas. Tout semble se passer comme si elle était seule sur la source. Par contre, *C. brutus* modifie son rythme d'activité journalière et occupe la source de façon permanente.

Dans la journée, les deux espèces se retrouvent donc en présence l'une de l'autre, ce qui a pour effet d'augmenter les interactions.

Analyse des comportements.

Les séquences comportementales les plus fréquentes laissent apparaître un certain nombre de comportements ritualisés chez l'une ou l'autre des deux espèces:

Back and Forth Jerking of the Body de *C. brutus* (BFJB): chez *C. socius*, ce comportement correspond à une invitation au transport, ou à une tentative de transport non terminée (Hölldobler, 1971). Chez *C. brutus*, ce comportement est dirigé vers le gastre ou vers une patte plutôt que vers la tête; il correspond alors plutôt à une tentative d'intimidation.

Série de Morsures Légères d'une Patte (SMLP): *C. brutus* saisit une patte de *P. laboriosa* et la relâche immédiatement, ceci à plusieurs reprises. Cette séquence peut être considérée comme la ritualisation d'une morsure incomplète, dont la fonction est modifiée dans le sens d'une tentative d'intimidation de l'adversaire.

Relèvement du Gastre de *P. laboriosa* (RG): le gastre est relevé vers l'arrière, à l'horizontale, en réponse au "Back and forth jerking of the body" de *C. brutus*. *C. brutus* stoppe son attaque après quelques secondes. Ce même comportement a été observé chez les ouvrières de *P. laboriosa* lorsqu'elles sont confrontées à une reine conspécifique. Il est comparable à ce qu'a décrit Hölldobler (1981) lors des combats ritualisés chez *Myrmecocystus mimicus*. Il peut être aussi considéré comme une version incomplète du comportement d'apaisement de *Formicoxenus provancheri* face à son hôte *Myrmica incompleta* (Lenoir et al, 1992).

Flexion du Gastre de *P. laboriosa* (FG): ce comportement a déjà été décrit dans le cadre de la compétition intraspécifique chez les ouvrières de *P. laboriosa*, mais aussi dans le groupe *F. rufa* (Le Moli et Parmigiani, 1982), et chez *C. americanus* (Carlin et Hölldobler, 1983). Elle est considérée comme étant une version ritualisée du comportement de projection de venin.

Stratégie de "Flee-Return" de *P. laboriosa* (F/RS): lorsque *C. brutus* attaque, les ouvrières de *P. laboriosa* s'échappent; cette rupture de contact leur permet d'éviter une confrontation directe avec l'adversaire. En fait, elles ne quittent pas la source et effectuent rapidement une boucle qui les met hors de portée de *C. brutus*. Ce comportement peut être considéré comme une ritualisation du comportement de fuite, puisqu'en dépit de l'agression subie et de la rupture de contact, *P. laboriosa* exploite la source jusqu'à la prochaine rencontre.

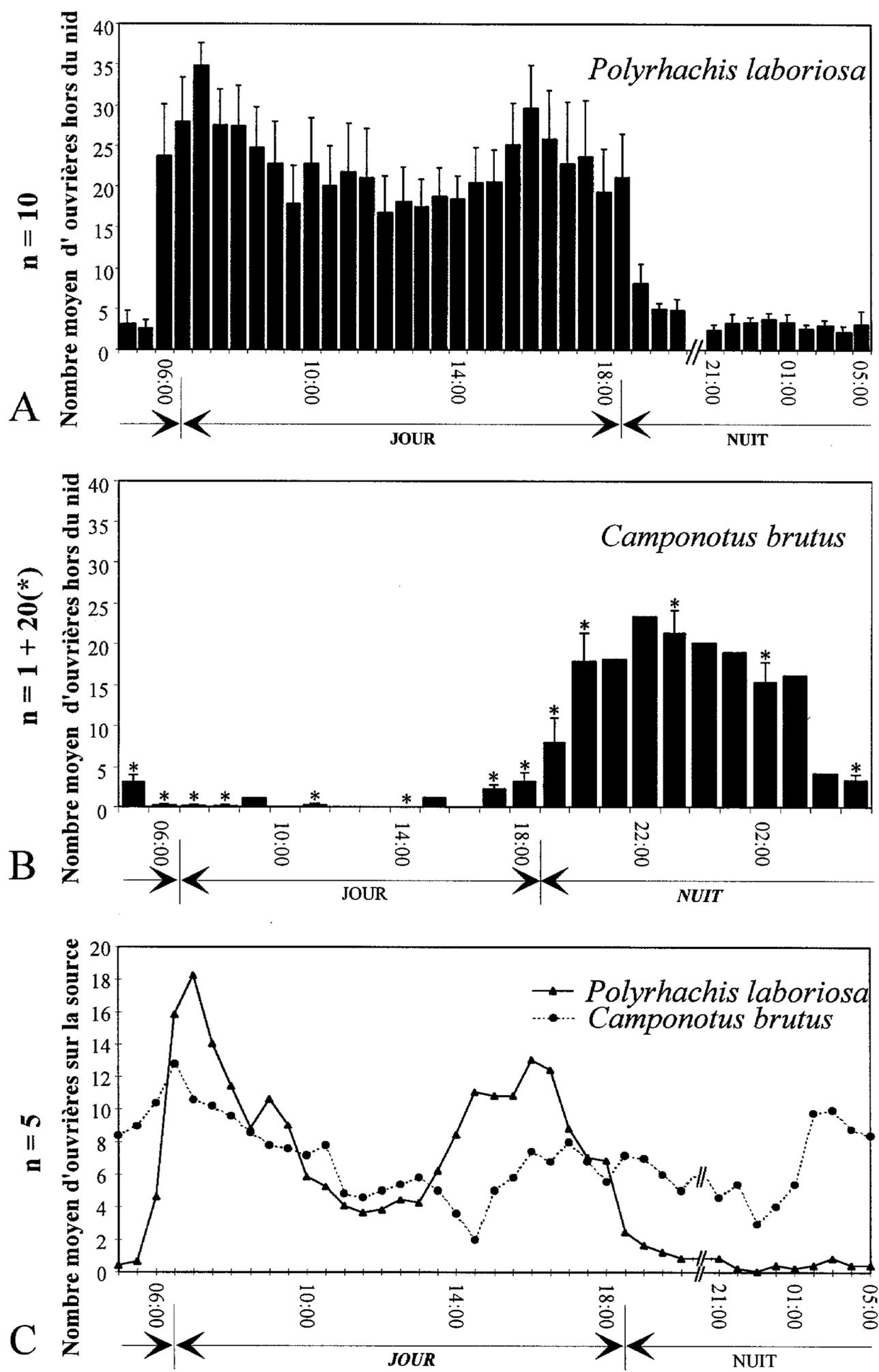


Fig.1: Rythme d'activité journalière de *P. laboriosa* and *C. brutus* (heure locale).

A: Rythme contrôle de *P. laboriosa* ($n = 10$). B: Rythme contrôle de *C. brutus* ($n = 1 + 20^*$).

C: Rythme de *P. laboriosa* et *C. brutus* sur la même source ($n = 5$).

*: L'erreur standard est basée sur les données prises durant 20 jours non consécutifs.

Fig.1: Rhythm of daily activity of *P. laboriosa* and *C. brutus* (local time).

A: Control rhythm of *P. laboriosa* ($n = 10$). B: Control rhythm of *C. brutus* ($n = 1 + 20^*$).

C: Rhythm of *P. laboriosa* and *C. brutus* on the same source ($n = 5$).

*: The standard error is based on the data taken over 20 non-successive days.

Analyse des séquences comportementales (Fig.2).

Les séquences initiées par le mouvement de *C. brutus* vers *P. laboriosa* représentent 81,4% des séquences totales, contre 18,6% pour *P. laboriosa*.

Une bonne proportion des rencontres ne présentent aucune agressivité de la part des deux ouvrières, *P. laboriosa* évitant spontanément *C. brutus*: Evitement avant Contact (EAVTC) et Evitement au Contact (EAUC) représentent 18,2% des séquences initiées par *P. laboriosa* et 18,1% (12,2% + 5,9%) des séquences initiées par *C. brutus*, soit 36,3% des séquences totales.

L'agressivité de *C. brutus* débute le plus souvent par le comportement de "Back and Forth Jerking of the Body" (BFJB; 43,4%) et est suivie soit par la "Fuite-Retour" (F/RS; 13,7%) de *P. laboriosa*, soit par le relèvement du gastre de celle-ci (RG; 19,4%). Dans ce dernier cas, l'agressivité de *C. brutus* est complètement inhibée.

Mais si *P. laboriosa* ne lève pas le gastre et reste sur place et avance (R/A; 10,3%), l'agressivité de *C. brutus* augmente en fonction de l'intensité de la réponse de *P. laboriosa*; elle reste toutefois relativement faible, puisque l'on observe ni mutilations ni morts.

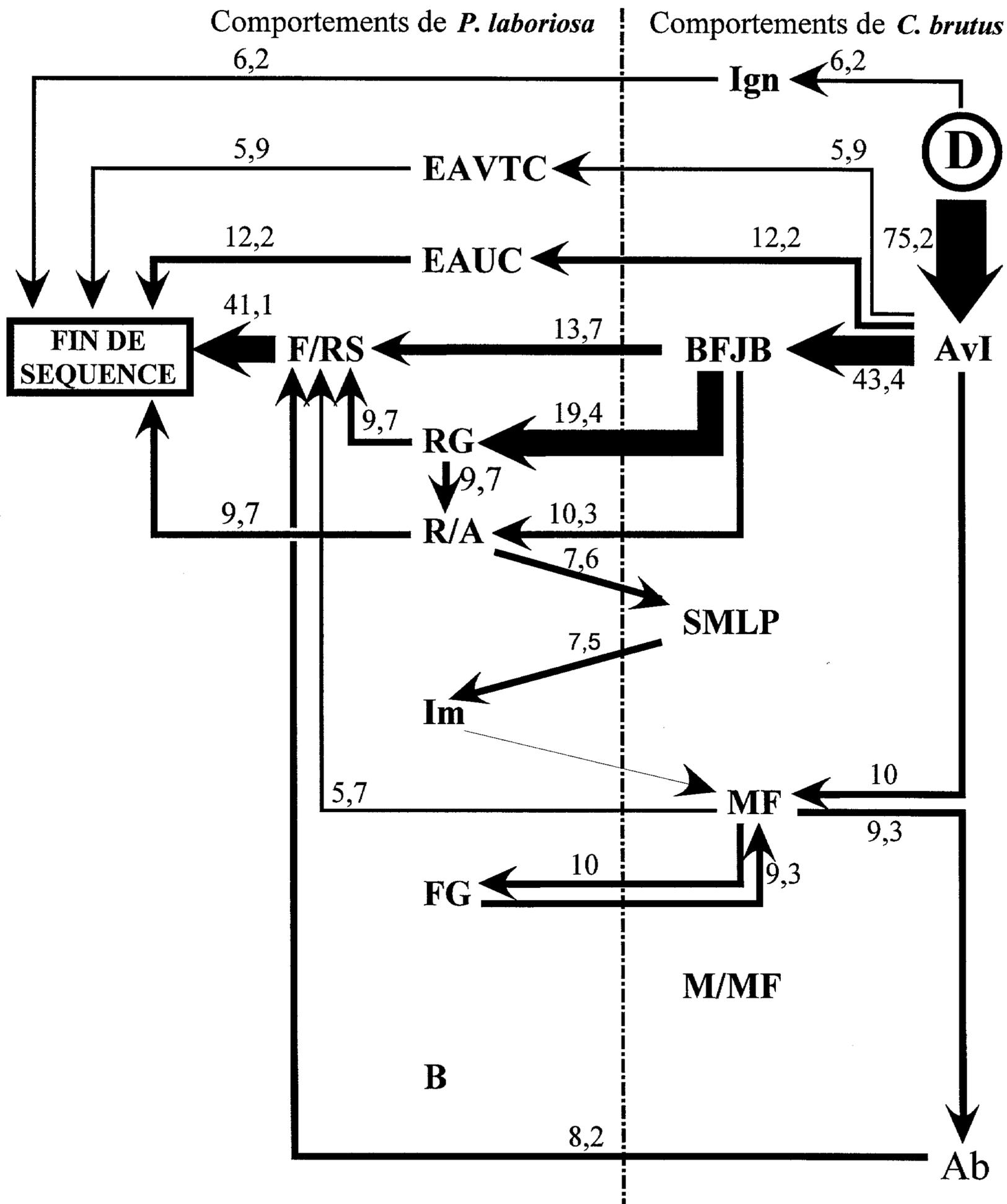
Lorsque l'agressivité de *C. brutus* est tout de suite forte (MF; 10%), *P. laboriosa* répond par une flexion du gastre (FG; 10%) qui suffit à stopper l'attaque de *C. brutus*.

DISCUSSION

Un certain nombre de comportements ritualisés ont pu être observés au niveau intraspécifique chez *P. laboriosa*, mais aussi lors de rencontres interspécifiques entre *P. laboriosa* et *C. brutus*. De telles observations soulèvent quelques interrogations quant à l'émergence de ces comportements.

- Quels sont les avantages de la ritualisation interspécifique des comportements agressifs ?

La ritualisation des comportements donne la possibilité à l'espèce de gérer au mieux la compétition trophique en diminuant les coûts d'exploitation des ressources du milieu, et par là-même, d'améliorer l'investissement reproducteur de l'espèce. Pour les espèces à effectifs réduits, la perte de fourrageuses au cours de combats interspécifiques peut avoir de lourdes conséquences sur la survie de la colonie. L'émergence de comportements ritualisés au cours de rencontres interspécifiques entre fourrageuses d'espèces non dominantes a pour avantage direct d'économiser à celles-ci la perte d'une ou plusieurs ouvrières au cours d'un combat dont l'issue reste incertaine. Ainsi dans notre étude, en rompant le contact ou en apaisant l'agresseur, *P. laboriosa* peut exploiter une source de nourriture constamment occupée par une autre espèce. De plus, même si dans la journée *C. brutus* passe plus de temps à chasser *P. laboriosa* qu'à s'alimenter, le succès à cours terme de ses tentatives d'intimidation lui est bénéfique par le fait qu'il lui évite d'affronter *P. laboriosa* dans un combat où la projection de venin serait utilisée. Or le venin de *P. laboriosa* s'avère très efficace lors de la capture de grosses proies (Dejean et al, 1994).



Ab: Abandonne; AvI: Avance vers l'Intruse; BFJB: Back and Forth Jerking of the Body; B: se Bat; D: se Déplace; EAVTC(EAUC): Evite AVanT (AU) Contact; FG: Fléchit le Gastre; F/RS: Fuit et Revient à la Source; Ign: Ignore; Im: Immobile; MF: Mord Franchement; M/MF: Monte sur l'Intruse et Mord Franchement; R/A: Résiste et Avance; RG: Relève le Gastre; SMLP: Série de Morsures Légères aux Pattes; (43,4) : % de cas observés.

Fig.2: Diagramme des principales séquences comportementales initiées par C. brutus lors de la compétition interspécifique avec P. laboriosa.

Fig.2: Diagram of the main behavioural sequences initiated by C. brutus during interspecific competition with P. laboriosa.

Comment la ritualisation interspécifique a-t-elle été sélectionnée? (Fig.3)

La ritualisation des comportements nécessite un investissement à la fois dans le codage et le décodage de l'information. Elle émerge d'autant plus difficilement qu'elle apparaît ici au niveau interspécifique. Dans le cadre de nos travaux, deux scénarios sont possibles. Ils mettent en évidence l'importance de la proximité géographique des deux espèces ainsi que l'émergence de la ritualisation intraspécifique avant la ritualisation interspécifique:

Le premier scénario (A) suppose l'existence d'un ancêtre commun qui serait à l'origine d'un « langage » de base. A partir de ce « langage » de base, une ségrégation des comportements se serait produite dans chaque espèce indépendamment l'une de l'autre, les espèces pouvant être allopatriques ou sympatriques. Au cours de l'évolution serait alors apparue la ritualisation intraspécifique de certains comportements agressifs, chaque espèce développant ses propres comportements ritualisés. Puis, après le passage de l'allopatrie (ou de la sympatrie) à la syntopie, les comportements ritualisés se seraient exprimés au niveau interspécifique, ceci d'autant plus facilement que les deux espèces génétiquement proches auraient gardé un « langage » de base commun.

Le deuxième scénario (B) repose sur une convergence évolutive des comportements agressifs entre deux espèces pas forcément génétiquement proches. Après une évolution parallèle et indépendante des deux espèces et la ritualisation intraspécifique de certains de leurs comportements, elles seraient devenues syntopiques. La communication se serait alors établie entre elles par la sélection respective du comportement ritualisé le mieux approprié au comportement de l'espèce en compétition.

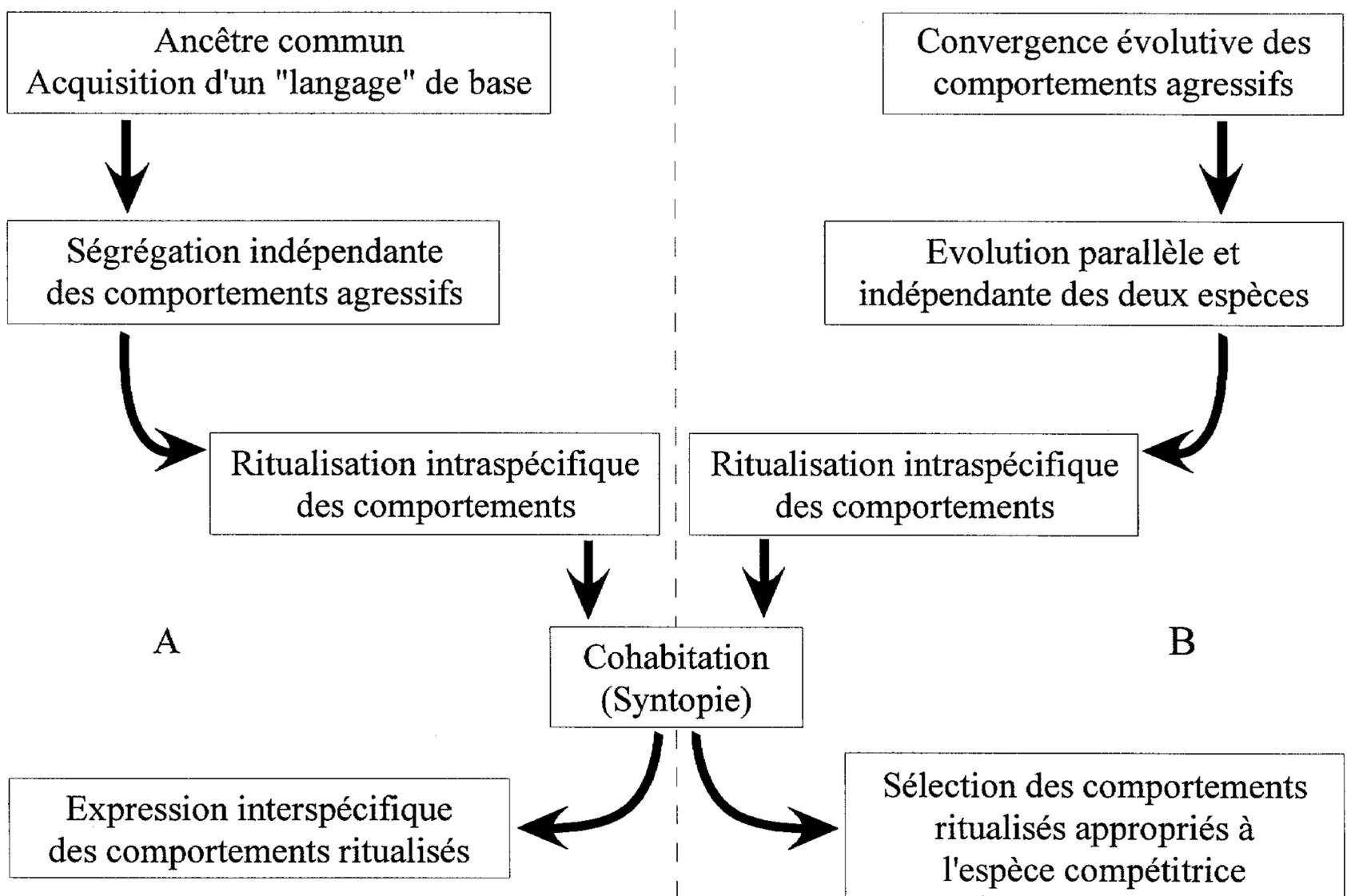


Fig.3: Mécanismes possibles de l'émergence de la ritualisation interspécifique.

Fig.3: Possible mechanisms of the emergence of interspecific ritualization.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'un projet Campus du Ministère Français de la Coopération (108/CD/90).

REFERENCES

- Bhatkar, A.P., 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance. In: *Social insects in the tropics*. P. Jaisson, ed., Presses de l'Université Paris XIII, Villetaneuse, 2: 105-123.
- Carlin, N.F. and B. Hölldobler. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science* 222: 1027-1029.
- Dejean, A., Lenoir, A. and E.J. Godzinska, 1994. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology* 23: 293-313.
- Ettershank, G. and J.A. Ettershank, 1982. Ritualized fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Austr. Entomol. Soc.* 21: 97-102.
- Hölldobler, B., 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 75: 123-142.
- Hölldobler, B., 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 301-314.
- Kloft, W.J., 1983. Interspecific trophallactic relations between ants of different species, genera and subfamilies - an important strategy in population ecology. *Annals of Entomology (India)*, 1:85-86.
- Le Moli, F. and S. Parmigiani, 1982. Intraspecific combat in the red-wood ant (*Formica lugubris*, Zett.). *Aggr. Behav.* 8: 145-148.
- Lenoir, A., Errard, C., Francoeur, A. and R. Loiselle, 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 39: 81-97.
- Mc Farland, D., 1981. *The Oxford companion to Animal Behaviour*. Oxford University Press, Oxford. 657 pp.
- Mercier, J.L., 1992. Structure sociale et organisation du milieu chez *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera: Formicidae). DEA Thesis, *Université Paris-Nord*. 22 pp.
- Mercier, J.L. and A. Dejean, 1996. Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Ins. Soc.* (sous presse).
- Yamaguchi, T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the Harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc.* 42: 89-101.