

ETUDE COMPORTEMENTALE DE LA RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ LES
FOURMIS EN COLONIES MIXTES

C. VIENNE & C. ERRARD

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII, Av.
J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France

Résumé : Le but de nos recherches est d'étudier grâce au modèle des colonies mixtes artificielles, la reconnaissance interindividuelle, intra- et interspécifique, chez *Manica rubida* et *Myrmica rubra* (Formicidae, Myrmicinae).

Les interactions entre les individus des sociétés témoins homosspécifiques et expérimentales (colonies mixtes associant les deux espèces) sont relevées pour établir un sociogramme de chaque colonie. La reconnaissance interindividuelle est quantifiée par des tests d'agressivité.

L'espèce *Myrmica rubra* apparaît plus plastique dans son comportement et plus tolérante à l'égard des individus hétérosppécifiques, que *Manica rubida*. Ces différences pourraient s'expliquer par un degré de polygynie supérieur chez *Myrmica rubra*.

Mots-clés : Hymenoptera - Formicidae - Reconnaissance coloniale - Colonie mixte.

Summary : Behavioural study of colonial recognition in mixed colonies of ants.

The aim of our investigations is to study intra- and interspecific recognition by *Manica rubida* and *Myrmica rubra* (Formicidae, Myrmicinae) workers by means of an experimental model based on artificial mixed colonies. A sociogram of each colony is established by measuring the behavioural interactions between individuals from control homospecific colonies, and experimental colonies in which workers from two species are mixed. Interindividual recognition is quantified on the basis of tests involving aggression.

The species *Myrmica rubra* seems to be more plastic in its behaviour and more tolerant towards heterospecific individuals, than *Manica rubida*. A greater degree of polygyny in *Myrmica rubra* could explain these differences.

Key-words : Hymenoptera - Formicidae - Kin recognition - Mixed colony.

INTRODUCTION

Depuis les premières observations de Forel en 1874 et Fielde en 1903, nous connaissons l'existence d'une ségrégation entre les espèces, genres et sous-familles de fourmis. Plus tard, Le Masne (1952) a contribué à l'élaboration de la notion de fermeture des sociétés, c'est-à-dire au rejet de tout individu étranger à la colonie. Cette discrimination suppose, bien sûr, une reconnaissance des congénères.

Plus récemment, l'étude de la reconnaissance spécifique a été poursuivie, au niveau des cocons par Jaisson (1975), Le Moli et Passetti (1977), et entre adultes par Le Moli et Mori (1982). Ainsi, la démonstration a été faite que des relations sociales préférentielles existent entre des ouvrières de même parentèle (Lenoir et al. 1982; Errard, 1985), un phénomène semblable existant chez les ouvrières vis-à-vis de leur couvain (Lenoir, 1984) et se manifestant également à l'égard des reines (Caemmerers-Tricot, 1973; Errard, 1985).

Ces résultats pourraient paraître contradictoires avec l'existence de sociétés de fourmis dulotiques hétérospécifiques, dans lesquelles les individus de l'espèce "esclave" manifestent leur altruisme vis-à-vis de ceux de l'espèce "esclavagiste", ces derniers leur étant pourtant génétiquement éloignés.

Dans ce cas, il a été démontré que la reconnaissance de l'espèce dulotique par l'espèce "esclave" dépendait d'un mécanisme d'apprentissage interspécifique précoce néo-imaginal, dont la possibilité est largement répandue chez les fourmis (Jaisson, 1985).

Pour étudier les mécanismes qui assurent la reconnaissance entre les individus de ces sociétés, nous avons réalisé des colonies mixtes artificielles avec reine, à partir d'espèces ne pratiquant pas naturellement ce genre d'association.

Sachant que la probabilité d'obtenir une telle société est d'autant plus grande que les individus utilisés sont plus jeunes et qu'ils sont proches phylétiquement (Errard, 1984; Errard et Jaisson, 1984), nous avons utilisé deux espèces de Myrmicinae : *Manica rubida* et *Myrmica rubra*, associées dès le stade larvaire. De plus, nos colonies expérimentales contiennent une reine d'une des deux espèces, afin de mettre en évidence son rôle éventuel dans la reconnaissance.

MATERIEL ET METHODES

Myrmica rubra a été récoltée en avril 1987 dans la région de Tours. Les colonies de *Manica rubida* proviennent des Alpes, à 800m d'altitude, où elles ont été prélevées en juillet 1987.

Les reines des deux espèces ont été isolées de leur colonie mère et placées individuellement dans des petits nids en plâtre comprenant cinq loges et un milieu extérieur.

Chaque reine reçoit alors en adoption du couvain (oeufs, larves et nymphes) homo- et hétérospécifique, prélevé dans les colonies mères. La réussite de ces adoptions est très variable. La répétition de la présentation de couvain étranger, aboutit dans la plupart des cas à son acceptation.

Les colonies témoins sont constituées par isolement de reines des colonies mères, mises dans les nids expérimentaux avec leur couvain, en nombre égal à celui des colonies mixtes.

Toutes les colonies sont conservées dans les mêmes conditions : température ($22^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$), photopériode naturelle et humidité constante. Elles sont alimentées avec un mélange miel/pomme, ainsi que des vers de farine.

Les colonies mixtes et témoins sont étudiées après un mois d'élevage, c'est à dire lorsqu'il y a environ six à sept individus. Les observations du comportement des individus de chaque colonie se sont déroulées d'octobre à décembre 1987, à raison de quatre relevés par jour, un relevé correspondant à un balayage instantané effectué à la loupe binoculaire mobile et en lumière rouge.

Le répertoire des actes comportementaux étant important, nous les avons regroupés en sept catégories :

- Interactions sociales (I): contacts antennaires, toilettes mutuelles, trophallaxies.
- Soins au couvain (SC): soins aux oeufs, larves et nymphes, et contacts antennaires sur le couvain.
- Transport du couvain (TC).
- Activité alimentaire à l'extérieur du nid (AE): prise de nourriture sur les sources de glucides et/ou protides.
- Activité alimentaire à l'intérieur du nid (AN): exploitation de la nourriture ramenée au nid.
- Activités non spécifiques à l'extérieur (NE): toute activité externe au nid, autre que le fourragement et les interactions sociales, c'est-à-dire les déplacements, les activités domestiques et l'immobilité.
- Activités non spécifiques à l'intérieur du nid (NN): incluant les toilettes individuelles, l'immobilité sur le couvain ou ailleurs dans le nid, déplacements, activités domestiques.

Le sociogramme de chaque situation témoin (colonies homospecificues) et expérimentale (colonies mixtes) est présenté sous forme d'histogrammes sur lesquels figure chaque acte comportemental (pour cent relevés).

Nous avons d'autre part quantifié la reconnaissance grâce à des tests d'agressivité, effectués dans une petite boîte de Pétri de 4,8 cm de diamètre. Les fourmis sont confrontées deux à deux, et nous relevons les interactions agonistiques se présentant, toutes les cinq secondes, pendant cinq minutes.

Quatre catégories d'actes sont relevés: Fuites (F), Menaces (ouverture des mandibules et flexion de gastre) (M), Attaques (morsure, piqûre, transport ou halage) (A), Soumissions (S).

Quatre séries de vingt tests ont été réalisées confrontant les individus des différentes colonies. Pour chaque série, un histogramme représente la médiane de chaque comportement agonistique. Les comparaisons sont effectuées à l'aide du test statistique U de Mann & Whitney.

RESULTATS

I. Etude comportementale

Les résultats des observations sont représentés par les histogrammes des figures 1 et 2.

1. Ethogramme des ouvrières des colonies témoins (fig.1).

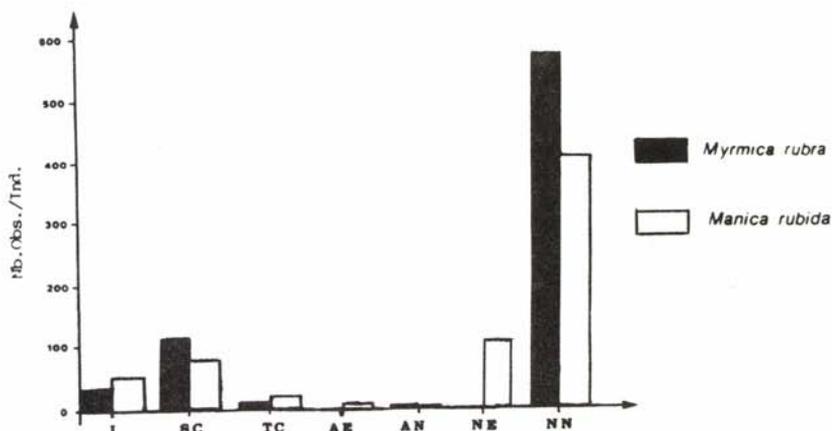


Figure 1 : Ethogramme des ouvrières en colonies témoins.
Ethogram of workers in control colonies.

Nous constatons une similitude de profil, exception faite de toutes les activités extérieures. Les *Manica rubida* présentent plus d'interactions sociales que les *Myrmica rubra* et elles transportent davantage le couvain. Les *Myrmica rubra* apparaissent comme étant plus nourrices que les *Manica rubida*. Mais la différence essentielle se situe au niveau des activités extérieures: elles sont cent fois supérieures chez *Manica rubida*. Ce déficit d'activités externes au nid chez *Myrmica rubra*, se réalise au profit des activités non spécifiques à l'intérieur.

2. Ethogramme des ouvrières des colonies mixtes avec reine d'espèce différente (fig.2).

Nous constatons une bonne cohabitation des deux espèces au sein des colonies mixtes. Des relations altruistes interspécifiques sont observées, sans qu'aucun comportement agonistique intracoloniaire ne soit relevé.

Nous remarquons qu'il existe autant d'interactions sociales entre ouvrières *Myrmica rubra* d'une part et d'interactions hétérospécifiques d'autre part, dans les deux types de sociétés mixtes. Par contre, les *Manica rubida* en font trois fois plus quand elles se trouvent avec une reine *Myrmica rubra*.

Soins au couvain: Lorsque la reine est *Myrmica rubra*, les ouvrières *Manica rubida* font beaucoup de soin intraspécifique et peu d'interspécifique; cette différence se retrouvant au niveau du transport du couvain. Par contre, les *Myrmica rubra* soignent de façon indifférente les deux types de couvain.

Quand la reine est une *Manica rubida*, les ouvrières de cette espèce ne soignent que leur couvain alors que les ouvrières *Myrmica rubra* s'occupent essentiellement du couvain hétérospecificque.

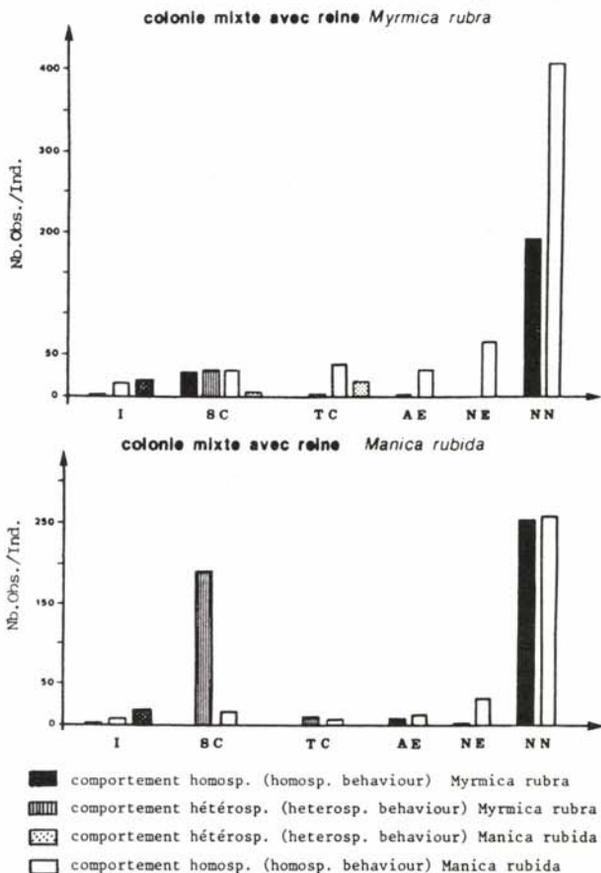


Figure 2 : Ethogramme des ouvrières en colonies mixtes.

Ethogram of workers in mixed colonies.

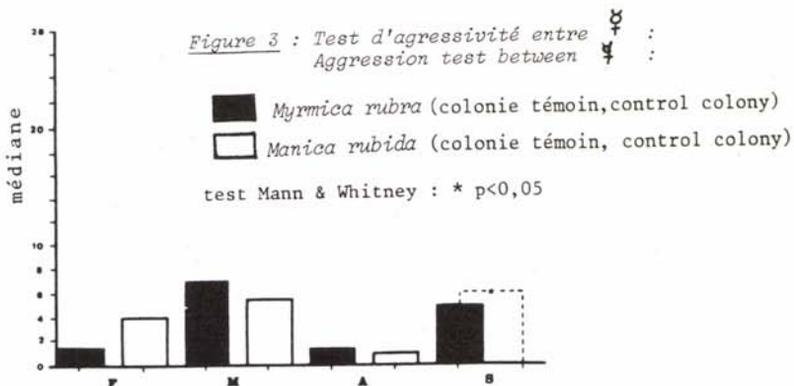
Dans les deux sortes de sociétés, ce sont les individus de l'espèce *Manica rubida* qui effectuent l'ensemble des activités extérieures. La différence est accentuée dans la colonie avec une reine *Myrmica rubra*.

II. Etude de l'agressivité interindividuelle.

Afin d'apprécier la reconnaissance coloniale, nous avons choisi de mesurer l'agressivité interindividuelle entre les fourmis des différentes colonies témoins et mixtes.

1. Interactions agonistiques interspécifiques entre les individus des colonies témoins (fig.3).

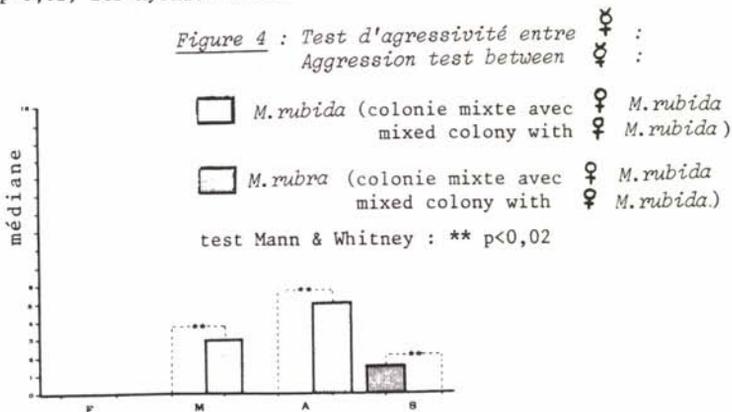
Ce test nous révèle un certain taux d'agressivité, sans différence significative entre les deux espèces, excepté pour le comportement de soumission qui n'apparaît que chez *Myrmica rubra* ($p < 0,05$).



2. Interactions agonistiques entre individus de colonies mixtes (après sept à huit mois d'association).

a) Agressivité interspécifique entre ouvrières élevées avec une reine de même espèce.

Quand les individus proviennent de deux colonies mixtes à reine *Manica rubida* (fig.4), il n'y a plus d'agressivité de la part des *Myrmica rubra*, celles-ci ne manifestant qu'un comportement de soumission ($p < 0,02$). Par contre, les *Manica rubida* menacent ($p < 0,02$) et attaquent ($p < 0,02$) les *Myrmica rubra*.

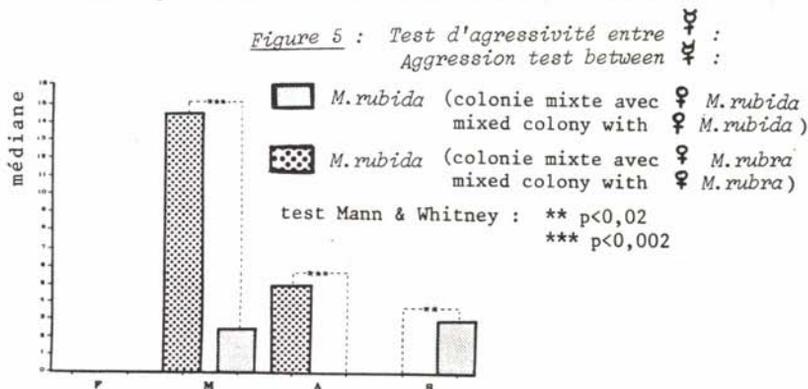


Lorsque les ouvrières confrontées proviennent de colonies mixtes à reine *Myrmica rubra*, seules les *Manica rubida* présentent quelques menaces ($p < 0,05$). La présence de la reine *Myrmica rubra* semble, dans ce cas, avoir fortement perturbé le critère de reconnaissance des ouvrières *Manica rubida*, leur agressivité étant complètement inhibée.

b) Agressivité intraspécifique entre individus élevés en colonie mixte avec une reine d'espèce différente.

Ces tests ont été réalisés pour préciser l'impact de la reine dans les phénomènes de reconnaissance.

* Interactions entre ouvrières *Manica rubida* (fig.5)



Celles élevées en colonie mixte avec une reine hétérospécifique sont très fortement agressives vis-à-vis de leurs "soeurs" élevées en présence d'une reine homospécifique ($p < 0,002$ pour les menaces et attaques). Ces dernières ne présentent que quelques soumissions ($p < 0,02$).

* Interactions entre ouvrières *Myrmica rubra*

Elles ne manifestent aucun comportement agonistique, quelle que soit l'espèce de la reine.

DISCUSSION

A l'issue de ces travaux, nos résultats montrent que les adoptions interspécifiques de couvain, ont permis d'établir plus qu'une simple tolérance mutuelle entre les individus des deux espèces. En effet, celles-ci ne se contentent pas de cohabiter dans un même nid, puisque nous avons observé l'apparition de comportements altruistes hétérospécifiques: soins au couvain, trophallaxies, toilettes mutuelles. D'autre part, aucune réaction agonistique ne s'est manifestée dans les sociétés mixtes artificielles. Ces colonies ont présenté une véritable réorganisation sociale, par rapport aux colonies témoins. Une adaptation du répertoire comportemental des individus s'est réalisée en fonction de l'environnement social auquel ils ont été confrontés dès le stade larvaire.

Ceci démontre l'existence d'une plasticité dans ce domaine, plasticité variable selon l'espèce considérée. *Manica rubida* modifie moins profondément son profil comportemental que *Myrmica rubra*, qui semble plus perméable aux contraintes environnementales.

Les ouvrières *Myrmica rubra* élevées en colonies mixtes, sont très "plastiques" à l'émergence, ce qui laisse penser que l'expérience précoce est très importante chez cette espèce, et que apparemment, seule la présence des ouvrières étrangères suffit à leur apprentissage, la nature de la reine n'ayant que peu d'importance.

Par contre, les ouvrières *Manica rubida* élevées en sociétés mixtes gardent une grande part de leur identité quand elles sont avec leur reine, mais leur reconnaissance spécifique semble disparaître lorsqu'elles vivent avec une reine *Myrmica rubra*.

Chez cette espèce, la reine semble donc avoir une part non négligeable dans les phénomènes d'apprentissage précoce. Cette différence serait directement liée à la variation dans le degré de polygynie présenté par les deux espèces.

Cette polygynie supérieure dans l'espèce *Myrmica rubra* pourrait permettre de comprendre sa plus grande plasticité comportementale, ainsi que sa meilleure tolérance à l'égard des fourmis étrangères à la colonie.

En effet, Hölldobler et Wilson (1977) ont démontré que les espèces monogynes étaient moins tolérantes à l'égard des individus étrangers, que les espèces polygynes. Nous pouvons étendre cette notion au sein même de la polygynie. Ainsi, il existerait une corrélation entre l'ouverture des sociétés et le degré de polygynie de l'espèce considérée: plus une espèce serait polygyne, plus elle constituerait des colonies ouvertes aux individus étrangers.

De plus, nos travaux nous permettent de penser qu'une relation semblable pourrait s'établir entre le niveau de polygynie et la plasticité comportementale d'une espèce.

REFERENCES

- CAEMMERTS-TRICOT M.C., 1973. - Pheromones agrégeant les ouvrières de *Myrmica rubra*. J. Insect. Physiol., 19, 1200-1315.
- ERRARD C., 1984. - Evolution en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. Insectes Soc., 31, 185-198.
- ERRARD C., 1985. - Influence des facteurs de parentèle dans la reconnaissance interindividuelle chez l'adulte de *Camponotus abdominalis*. Actes coll. Insectes Soc., 2, 177-184.
- ERRARD C., JAISSON P., 1984. - Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis. Folia Entom. Mexicana, 61, 135-146.
- FIELDE A.M., 1903. - Artificial mixed nests of ants. Biol. Bull., 5, 320-325.
- FOREL A., 1874. - Les fourmis de la Suisse. Nouv. Mem. Soc. Helv. Sc. Nat. Zurich, 26, 447p.
- HOLLOBLER B., WILSON E.O., 1977. - The number of queens: an important trait in the ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.

- JAISSON P., 1975. - L'imprégnation dans l'ontogénèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse *Formica polyctena* Först.. Behaviour, 52, 1-37.
- JAISSON P., 1985. - Conviviality and social integration. Proc. 19th Intern. Ethol. Conf., Toulouse, sept. 1985, 3, 87-89.
- LE MASNE G., 1952. - Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les invertébrés. Coll. Int. C.N.R.S. Struct. et Physiol. Soc. Animales, 19-72.
- LE MOLI F., MORI A., 1982. - Early learning and cocoon nursing behaviour in the red-wood ant *Formica lugubris* Zett.. Boll. Zool., 49, 93-97.
- LE MOLI F., PASSETTI M., 1977. - The effect of early learning on recognition acceptance and care of cocoons in the ant *Formica rufa* L.. Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civ. Stor. Nat., Milano, 118, 49-64.
- LENOIR A., 1984. - Brood colony recognition in *Cataglyphis cursor* worker ants (Hymenoptera. Formicidae). Animal Behaviour, 32, 942-944.
- LENOIR A. et al., 1982. - Le comportement d'ouvrières de *Cataglyphis cursor* introduites dans une colonie étrangère de la même espèce. Dans : *La communication chez les Sociétés d'Insectes*. A. de HARO et X. ESPALADER, Eds, Press. Univ. Autonoma de Barcelona, 107-114.