

**PREMIERE APPROCHE DU PROBLEME DE LA
RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ
IRIDOMYRMEX HUMILIS (Formicidae; Dolichoderinae)**

Kaufmann B., Passera L.

*Laboratoire d'Entomologie (LA n°664), Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse (France).*

Résumé : La fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* Mayr est une espèce unicoloniale sans frontières nettes: les différentes unités semblent entièrement ouvertes aux membres de colonies étrangères. On en a généralement conclu à l'incapacité de cette espèce à reconnaître l'étranger du résident. Afin d'examiner cette hypothèse, on effectue des tests comportementaux mettant en présence 10 ouvrières résidentes et un individu intrus (ouvrière ou mâle) d'origine connue: identique, proche (même localité, 10 m de distance) ou lointaine (autre localité, 150 km de distance). Il est ainsi possible, par l'observation et le décompte des comportements agonistiques, l'évaluation de l'importance du recrutement des résidentes autour de l'intrus et le résultat global de la confrontation, de dégager plusieurs types de réponses en fonction à la fois de la caste, de l'éloignement géographique et du statut social de la colonie d'origine (avec ou sans reine fécondée). Quand l'intrus est une ouvrière: il n'y a jamais d'agressivité ni de recrutement de résidentes. Par contre il semble y avoir des différences dans les comportements d'exploration antennaire mutuelle des individus. Quand l'intrus est un mâle: les résidentes provenant de nids possédant des reines fécondées (ne produisant donc pas de sexués ailés) manifestent une forte agressivité. Cette agressivité est plus importante à l'égard de mâles d'origine lointaine qu'à l'encontre de mâles d'origine proche. Il semblerait donc que la possibilité d'une reconnaissance coloniale existe chez *I. humilis* mais qu'elle ne soit associée à des comportements agressifs que dans un nombre restreint de cas, liés à la fois à la caste des individus introduits, à leur origine géographique (peut-être donc génétique) et au statut social des colonies.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, reconnaissance coloniale, espèce unicoloniale, comportement agonistique.*

Summary : Possible nestmate recognition in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* : preliminary studies and experiments.

Iridomyrmex humilis is a common example of a unicolonial species without distinct boundaries. Nests seem to be completely open to members of other societies. The species was usually concluded to have no nestmate recognition abilities. In order to test that hypothesis we performed the following ethological tests: 10 "resident" workers were confronted to one intruder (worker or male) of known origin: same as the residents, near (same place, 10 meters away) or distant (different place, 150 km away). We studied 1) behavioral counts, 2) the intensity of worker recruitment and 3) the damage to the intruder. We showed that factors as caste, geographical distance and the social state of the residents' colonies (queenright or queenless) determine the outcome of the confrontations. When the intruder was a worker no sign of aggressivity was displayed by the residents, and there was no recruitment. However, mutual exploration behavior seemed to increase when residents faced a distant alien. When the intruder was a male, residents from queenright nests (thus producing no sexuals) exhibited a strong aggressive behavior. Attacks from the residents were fiercer when the male was of distant origin than when the male came from a neighbouring nest. Therefore nestmate recognition seems quite possible in *I. humilis*, but may lead to aggressive behavior in only a few cases, depending on the caste of intruders, their origin (maybe their genetic relatedness to the residents), and the social state of the colony.

Key words : *Argentine ant, nestmate recognition, unicolonial species, agonistic behavior.*

INTRODUCTION

Iridomyrmex humilis, la fourmi d'Argentine, est une espèce polygyne et unicoloniale. Selon Wilson (1971) "une espèce unicoloniale occupe des sites de nidification discontinus (...), mais échange librement des membres et accepte les jeunes reines de n'importe quel nid après le vol nuptial". Le libre échange des membres entre les nids est une situation peu banale chez les Fourmis, attribuée généralement à la perte de la capacité à identifier les étrangers. Cette capacité à identifier l'étranger est habituellement désignée par le terme de reconnaissance coloniale ("nestmate recognition"). Ainsi l'unicolonialité a été associée à l'absence de reconnaissance coloniale, ce que semblait prouver, entre autres, les observations de Bonavita-Cougourdan (1988) sur *I. humilis*: des ouvrières originaires de nids distants de 250 km ne présentent en effet aucun comportement agressif lorsqu'elles sont confrontées.

Cependant, il nous a semblé que si, chez *I. humilis*, la reconnaissance coloniale ne s'exprimait pas par des actes agressifs, l'amalgame entre unicolonialité et absence de reconnaissance coloniale pouvait être erroné. En effet la reconnaissance coloniale pourrait être marquée par des comportements non agonistiques plus difficiles à observer que des agressions. De plus rien dans la définition de Wilson ne préjuge de l'existence ou de l'absence de processus de reconnaissance chez les espèces unicoloniales.

Nous avons tenté de déceler l'existence d'une reconnaissance coloniale chez *I. humilis* par l'observation des premiers comportements visibles lors de confrontations entre membres de diverses colonies.

MATERIEL ET METHODES

Les individus que nous avons employés dans nos tests proviennent de deux localités de la côte méditerranéenne distantes de 150 km: Port-Leucate (près de Perpignan) et La Grande-Motte (près de Montpellier). Des individus issus du même nid sont dits d'origine identique; des individus issus de nids prélevés à une dizaine de mètres de distance dans la même localité sont dits d'origine proche; des individus issus de nids différents prélevés dans des localités différentes sont dits d'origine lointaine. Les Fourmis sont élevées en laboratoire dans les conditions décrites par Passera *et al.* (1988). Nous avons utilisé des élevages présents au laboratoire depuis moins d'un mois dans la majorité des tests; des élevages plus anciens (3 mois de présence au laboratoire) ont aussi été utilisés comme il sera précisé plus loin.

Les tests ont consisté en des confrontations d'ouvrières entre elles et d'ouvrières avec des mâles. Dans les deux cas on a mis en présence un individu, l'"intrus" qui peut être une ouvrière ou un mâle, et 10 "résidentes" qui sont toujours des ouvrières. Le test se déroule de la façon suivante: au centre d'une boîte en plastique ronde de 8,5 cm de diamètre, aux parois fluonnées, on place un cylindre creux de 1 cm de diamètre aux parois fluonnées dans lequel on dépose l'intrus; les résidentes, prélevées dans leur aire de récolte de nourriture, sont introduites à leur tour dans la boîte. Le test débute lorsque l'on retire le cylindre, libérant ainsi l'intrus. On note les 20 premiers actes comportementaux des résidentes au contact de l'intrus, ainsi que les 20 premiers actes comportementaux de l'intrus au contact des résidentes. Les actes comportementaux dont nous avons tenu compte sont:

- les actes indifférents qui regroupent les antennations effectuées en passant (antennations casuelles) et les contacts physiques fortuits sans conséquence apparente.

- les antennations longues qui regroupent les tapotements antennaires répétés et les

touchers antennaires prolongés.

- les flexions dorsales du gastre qui sont effectuées par les ouvrières en dressant leur abdomen, parfois jusqu'à la verticale.

- les comportements agressifs, qui regroupent les morsures et les flexions ventrales du gastre qu'effectue l'ouvrière en passant son abdomen vers l'avant entre ses pattes pour le diriger vers une cible éventuelle afin d'y déposer du venin.

En plus on comptabilise le nombre de résidentes au contact de l'intrus au moment des 4^{ème}, 8^{ème}, 10^{ème}, 12^{ème}, 16^{ème} et 20^{ème} comportements enregistrés: on appelle le chiffre obtenu l'agrégation des résidentes; il est exprimé en pourcentage de résidentes au contact de l'intrus par rapport au nombre total des résidentes.

Enfin on contrôle l'état de l'intrus 30 minutes après le 20^{ème} comportement: on attribue la note 0 à un intrus retrouvé vivant et indemne, la note 1 à un intrus mutilé ou toujours agressé et la note 2 à un intrus mort. Cette note constitue l'indice de gravité de l'agression subie par l'intrus.

La durée des tests est variable et dépend uniquement des interactions entre les résidentes et les intrus, puisque l'observation des comportements est arrêtée après le 20^{ème} acte. Chaque confrontation dure ainsi de 1 à 6 minutes.

RESULTATS

Confrontations ouvrière-ouvrières: nous avons effectué deux séries de tests confrontant des ouvrières entre elles. Dans la première série, dite homocoloniale, intrus et résidentes sont des ouvrières d'origine identique; dans la seconde, dite série hétérocoloniale, intrus et résidentes sont des ouvrières d'origine lointaine (c'est-à-dire que lorsque l'intruse provient de Port-Leucate, les résidentes sont issues de nids récoltés à La Grande-Motte). De façon générale on n'observe aucun comportement agressif. Les seuls comportements observés sont les comportements indifférents, les antennations longues et les flexions dorsales du gastre. Les comportements des résidentes montrent qu'il existe des différences entre les séries homocoloniale et hétérocoloniale (fig.1): les résidentes ont plus de comportements indifférents à l'égard d'intrus d'origine identique qu'à l'égard d'intrus d'origine lointaine; à l'inverse les résidentes confrontées à des intrus d'origine lointaine effectuent plus d'antennations longues et de flexions dorsales que les résidentes confrontées à des intrus d'origine identique. La situation est tout à fait semblable pour les comportements des intruses, sauf pour les flexions dorsales du gastre en nombre trop faible pour pouvoir être analysées. Les ouvrières tendent donc à multiplier des comportements exploratoires comme les antennations longues lorsqu'elles sont en présence d'individus d'origine lointaine. Elles augmentent aussi la fréquence des flexions dorsales, comportement qui est difficile à interpréter.

Confrontations mâle-ouvrières: en général les mâles ne peuvent être obtenus au laboratoire qu'en éliminant les reines adultes. Celles-ci semblent inhiber le développement des mâles qui sont présents tout au long du cycle à l'état d'oeufs et de jeunes larves (Passera *et al.* 1988). On constate lors des confrontations mâle-ouvrières que des résidentes issues de sociétés orphelines n'agressent jamais les mâles, leur prodiguent des soins ou les transportent, ceci quelle que soit l'origine des mâles par rapport aux ouvrières. A l'opposé des résidentes non orphelines attaquent les mâles.

Nous avons constitué trois séries de confrontations avec des mâles et des

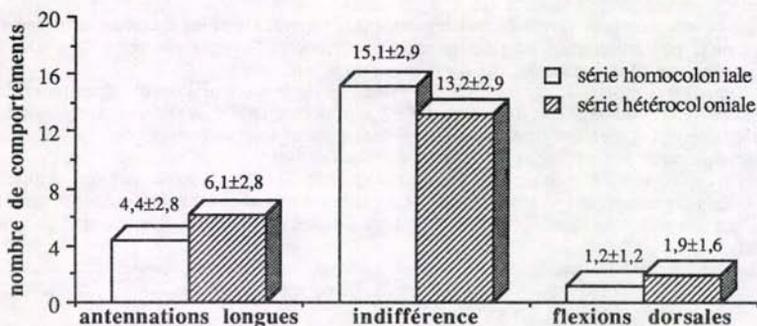


Fig. 1 Confrontations d'ouvrières : nombres de comportements des résidentes relevés dans les séries homo et hétérocoloniales (moyenne ± écart-type). Pour chaque type comportemental (antennations longues, indifférence et flexions dorsales), on constate une différence significative entre les deux séries ($p < 0,05$; test de Mann-Whitney; $n = 30$ pour chaque échantillon).

Fig. 1 Worker confrontations : numbers of behavioral acts computed in the homocolonial and heterocolonial series for the residents (mean ± sd). For each behavioral type (lasting antennations, indifference and dorsal flexions) there is a significant difference between the two series ($p < 0,05$; Mann-Whitney test; $n = 30$ in each series).

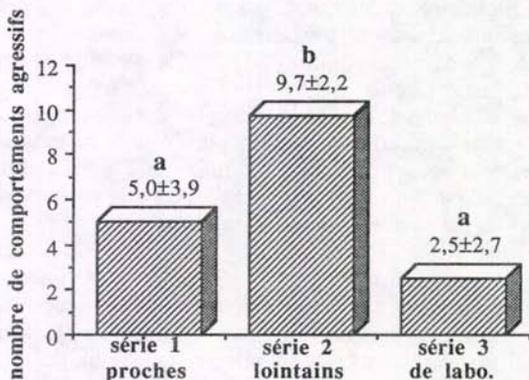


Fig. 2 Confrontations mâle-ouvrières : nombres de comportements agressifs des résidentes (moyenne ± écart-type). Une différence significative est marquée par des lettres différentes au-dessus des colonnes ($p < 0,05$; test non paramétrique de Tuckey; $n = 15$ dans chaque série).

Fig. 2 Male-workers confrontations : numbers of aggressive acts exhibited by the residents (mean ± sd). Different letters above bars mean significant differences ($p < 0,05$; non-parametric Tuckey test; $n = 15$ in each series).

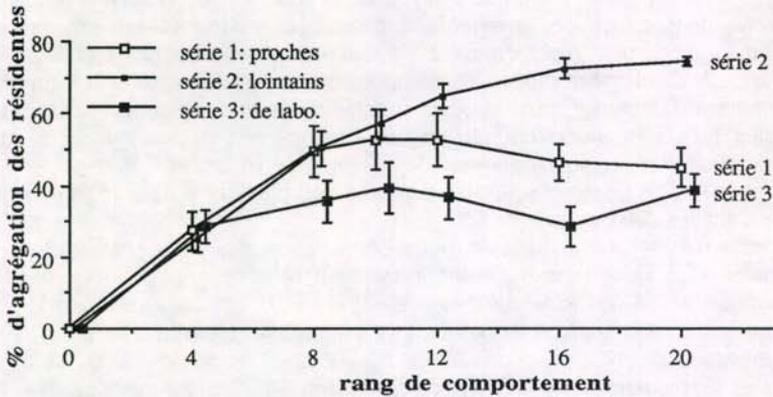


Fig. 3 Confrontations mâle-ouvrières : agrégation des résidentes autour du mâle \pm erreur standard. En abscisse rang du comportement auquel a été compté le nombre de résidentes autour de l'intrus. Des différences significatives apparaissent à partir du 12^{ème} comportement entre la série 2 et les séries 1 et 3 ($p < 0,05$; test nonparamétrique de Tuckey; $n=9$ pour chaque série).

Fig. 3 Male-workers confrontations : aggregation of the residents around the male \pm se, at behavioral act ranks 4, 8, 10, 12, 16 and 20. Significant differences ($p < 0,05$; non-parametric Tuckey test; $n=9$ in each series) arise at the 12th act between series 2 and both other series and last to the 20th act.

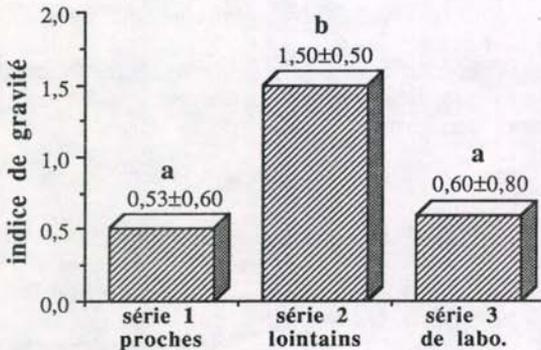


Fig. 4 Confrontations mâle-ouvrières : indices de gravité des dommages subis par le mâle au bout de 30 mn avec les résidentes (moyenne \pm écart-type; mâle vivant = 0; mâle mutilé = 1; mâle mort = 2). Une différence significative est marquée par des lettres différentes au-dessus des colonnes ($p < 0,05$; test non paramétrique de Tuckey; $n=15$ dans chaque série).

Fig. 4 Male-workers confrontations : index of damage taken by the males after 30 mn with the residents (mean \pm sd; living male = 0; wounded male = 1; killed male = 2). Different letters above bars mean significant differences ($p < 0,05$; non-parametric Tuckey test; $n=15$ in each series).

résidentes non orphelines d'origine soit proche (série 1), soit lointaine (séries 2 et 3). La série 3 se distingue à la fois de la série 1 et de la série 2 parce que les résidentes utilisées proviennent d'élevages maintenus au laboratoires depuis plus de trois mois, contre 2 à 4 semaines pour les séries 1 et 2.

L'étude du nombre moyen de comportements agressifs par test montre de grandes différences entre la série 2 (origine lointaine) et les deux autres séries 1 et 3 (respectivement "origine proche" et "origine lointaine, mais résidentes élevées au labotatoire depuis plus de trois mois"): le nombre de morsures et de flexions ventrales est beaucoup plus élevé dans le premier cas que dans les deux autres (fig.2).

La situation est semblable pour l'agrégation des résidentes autour de l'intrus (fig.3): on ne constate aucune différence significative dans la première partie des trois courbes (du 4^{ème} au 10^{ème} comportement); puis, alors que les agrégations des séries 1 et 3 atteignent leur maximum au 10^{ème} comportement avec respectivement $52,7\% \pm 24,7$ et $39,3\% \pm 21,1$, avant de chuter légèrement pour atteindre en fin de test $44,9\% \pm 15,8$ pour la série 1 et $38,8\% \pm 14,4$ pour la série 3, dès le 12^{ème} comportement la courbe de la série 2 se détache significativement des deux autres et culmine au 20^{ème} comportement à $74,6\% \pm 3,8$. Ainsi, on s'aperçoit que l'agrégation est bien plus forte dans la série 2 (origine lointaine) que dans la série 1 (origine proche) et dans la série 3 (origine lointaine, résidentes élevées au laboratoire depuis 3 mois), ce qui traduit une attaque plus soutenue de la part des résidentes.

Lorsqu'on analyse les indices moyens de gravité de l'attaque pour les trois séries, on retrouve encore une fois la situation précédente (fig.4): l'indice moyen de gravité pour la série 2 est bien plus élevé que pour les séries 1 et 3 dont les indices sont très voisins.

L'agression semble donc beaucoup plus intense dans le cas de la série 2 (origine lointaine) que dans les deux autres séries: les trois paramètres étudiés le montrent clairement.

DISCUSSION

Nous pouvons dégager une conclusion commune aux deux types de confrontations (ouvrières entre elles et mâle-ouvrières): les ouvrières d'*Iridomyrmex humilis* traitent de manière différente selon leur origine les individus rencontrés. Ainsi, les comportements exploratoires (antennations longues) sont plus marqués lorsque l'individu rencontré est une ouvrière provenant d'une colonie lointaine. De même les flexions dorsales du gaster sont plus fréquentes dans ce cas (ce comportement est peut-être un comportement d'apaisement ou de soumission). Les mâles sont attaqués de façon bien plus intense lorsqu'ils proviennent de colonies lointaines. Nous pouvons en conclure que les ouvrières d'*I.humilis* sont capables de reconnaître les étrangers même si elles ne l'expriment pas par des comportements agressifs à l'encontre d'autres ouvrières et donc possèdent bien une forme de reconnaissance coloniale. Nous remarquons aussi que les comportements à l'égard de l'étranger ne diffèrent que de façon quantitative

des comportements observés à l'égard des individus de même origine. En effet seule l'intensité de l'exploration ou de l'agression change lorsque l'individu rencontré est un étranger. Il est possible que cela soit dû à la grande variété chez *I. humilis* du signal chimique permettant la reconnaissance: en effet si le signal est très variable à l'intérieur même d'une colonie, une ouvrière pourra rencontrer un certain nombre d'individus porteurs de signaux totalement inconnus; ceux-ci seront l'objet d'antennations longues ou de flexions dorsales. On aura alors le taux "normal" d'antennations longues ou de flexions dorsales. Lorsqu'on confronte cette ouvrière à des membres d'une colonie lointaine, elle aura une probabilité plus grande de rencontrer des signaux inconnus et ainsi effectuera plus d'antennations longues ou de flexions dorsales.

Cette hypothèse d'un signal très variable dans les colonies d'*I. humilis* est compatible avec tous les modèles couramment avancés pour expliquer la nature du signal de reconnaissance: le grand nombre des reines présentes dans une même colonie affecte la variabilité génétique à l'intérieur de celle-ci; ainsi, si l'on envisage le modèle individualiste (Crozier & Dix, 1979) pour lequel chaque individu produit ses propres signaux, directement dépendants du génome, on s'aperçoit aisément que la variété des signaux sera proportionnelle à la variabilité génétique de la colonie. Le modèle du "gestalt", proposé par Crozier & Dix (1979), débouche aussi sur une certaine variété du signal chez *I. humilis*: selon ce modèle tous les individus de la colonie participent à un signal commun par "contagion" de signaux produits de façon endogène; or les colonies de la fourmi d'Argentine sont très vastes et très peuplées; on considère en effet que la colonie recouvre tout un site jusqu'à une frontière physique ou biologique (autres espèces de fourmis). Une même colonie peut ainsi s'étendre sur plusieurs dizaines d'hectares; de plus cette espèce ne construit pas de nid bien délimité, mais se concentre en poches temporaires où l'on trouve le couvain et les reines. Dans cette situation il est probable qu'un éventuel gestalt ne conduirait pas à un signal unique car il semble exclu qu'un individu puisse recevoir directement ou indirectement les composantes du signal émises par des individus distants de plusieurs centaines de mètres et faisant partie d'une population de plusieurs millions de fourmis. Les résultats de la série 3, où des résidentes élevées depuis longtemps au laboratoire attaquent avec moins d'intensité des mâles d'origine lointaine que ne le font des résidentes ayant séjourné moins longtemps au laboratoire pourrait nous suggérer que le signal serait d'origine environnementale (la baisse d'agressivité des résidentes avec le temps passé au laboratoire pourrait aussi s'inscrire dans un processus de baisse globale de l'activité lié à la standardisation de l'habitat et de la nourriture). Si le signal est d'origine environnementale, c'est-à-dire dû aux matériaux du nid ou à des produits d'origine alimentaire, la variété du signal reste grande car les nombreux nids d'une même colonie sont creusés dans des matériaux très divers et leurs membres ont accès à des nourritures très différentes (par exemple, un nid au pied d'un arbre et dont les membres se nourrissent principalement d'excréments sucrés d'homoptères sera très différent d'un autre installé près d'une poubelle).

Afin de confirmer et compléter ces résultats il sera intéressant de confronter des ouvrières à des reines vierges ailées d'origines diverses et, pour connaître la nature exacte du signal de reconnaissance, il faudra tenter d'isoler le produit qui en est responsable.

REFERENCES

- Bonavita-Cougourdan A.**, 1988. *Contribution à l'étude des communications et de leur rôle dans l'organisation sociale chez la Fourmi Camponotus vagus Scop.* Thèse d'état, Marseille, 135 pp.
- Crozier R.H., Dix M.W.**, 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odour in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4**, 217-224.
- Passera L., Keller L., Suzzoni J.P.**, 1988. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche*, **99**, 59-66.
- Wilson E.O.**, 1971. *The Insect Societies*. Cambridge Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press., 548 pp.