

## RECONNAISSANCE INTERCOLONIALE ET NIVEAU D'AGRESSION CHEZ LA FOURMI PONERINE, *ECTATOMMA TUBERCULATUM*

Renée FENERON, Elise NOWBAHARI & Fabrice DUTROU

*Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, ES-A CNRS 7025,  
Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse (France)*

**Résumé.** Le degré de fermeture des sociétés a été étudié au sein de deux populations d'*Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae), l'une originaire du Mexique et l'autre du Brésil. Les résultats obtenus à partir de deux procédures expérimentales montrent des variations du niveau d'agression intercoloniale selon la population. Les ouvrières issues de colonies mexicaines présentent une intensité d'agression maximale envers tout intrus quelle que soit sa population d'origine. A l'opposé, les ouvrières issues de colonies brésiliennes se tolèrent entre elles et ne présentent de comportements agressifs que lors des rencontres entre populations. Ces différences observées au niveau de l'agression intercoloniale pourraient s'expliquer par des différences au niveau de la structure des colonies et des populations (densité des nids, proximité génétique entre nids...) qui moduleraient le degré de fermeture des sociétés en fonction des contingences environnementales.

**Mots-clés.** *Comportement agonistique, reconnaissance coloniale, Formicidae, Ponerinae.*

### **Summary : Intercolonial recognition and aggression level in the Ponerine ant, *Ectatomma tuberculatum***

The degree of social closure was studied in two populations of *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae) originating from Mexico and Brazil. The results based on two experimental procedures show various levels of intercolonial aggression according to the population. The workers proceeding from Mexican colonies are highly aggressive towards any intruder whatever its population origin. On the contrary, the workers proceeding from Brazilian colonies are tolerant and display aggressive behaviours only during encounters between populations. Such differences in the level of intercolonial aggression could be explained by differences in the colony and population structure (nest density, genetic proximity between nests...), which would modulate the degree of social closure to adapt the colonies to their environmental contingencies.

**Key words.** *Agonistic behavior, nestmate recognition, Formicidae, Ponerinae.*

## INTRODUCTION

La fermeture des sociétés de fourmis implique la capacité à reconnaître tout individu étranger au nid. Une telle faculté sous-entend l'existence de signaux spécifiques qui, lors de rencontres interindividuelles, sont perçus et comparés à un modèle de

référence ("template") avant de donner lieu à une réponse comportementale adaptée : réactions agonistiques face à un intrus ou réactions amicales face à un congénère (cf. revues Vander Meer & Morel, 1998; Lenoir et al., 1999).

Cette capacité de discrimination a été mise en évidence chez de nombreuses espèces (*ibid.*). Les premiers résultats obtenus sur la fourmi Ponérine *Ectatomma tuberculatum* ont montré une forte agression entre ouvrières étrangères (Fénéron, 1993; Fénéron, 1996). Cependant, cette fourmi présentant une aire de répartition relativement étendue depuis le sud du Mexique jusqu'au Brésil (Weber, 1946) et à l'Argentine (Kempf 1972, cité par Wheeler, 1986), nous avons voulu vérifier si ce niveau d'agression entre colonies était caractéristique de l'espèce ou bien s'il variait selon les populations.

## MATERIEL ET METHODES

Au total, six colonies ont été utilisées pour cette étude. Les unes ont été récoltées en 1988 dans une plantation de cacaoiers-caféiers au Mexique (Tuxtla-Chico, Chiapas), les autres ont été récoltées en juin 1997 dans le même type de plantation au Brésil (Itabuna, Bahia). Au laboratoire ( $T = 28 \pm 3^\circ\text{C}$ ; HR = 60%-80%), les colonies ont été installées dans des nids en plâtre et nourries avec la même diète (mélange de pomme-miel et de vers de farine). Le niveau d'agression intercoloniale a été évalué au moins un an après la mise en élevage des colonies, en observant les réactions comportementales d'ouvrières fourrageuses dans deux situations expérimentales.

### *Expérience 1 : Niveau d'agression au sein d'une dyade*

Les tests dyadiques ont été effectués dans une arène neutre (boîte ronde d'un diamètre de 4 cm) où deux ouvrières étaient opposées pendant 5 minutes. Ces ouvrières provenaient soit de la même colonie (groupe "Témoin"), soit de colonies différentes (groupe "Expérimental"). Les confrontations intercoloniales ont été réalisées au sein de chacune des deux populations ("Mexique/Mexique", "Brésil/Brésil") et entre populations ("Mexique/Brésil"). Chaque dyade a été caractérisée par un score correspondant au niveau d'agression maximal observé.

### *Expérience 2 : Mesure du niveau d'agression individuel*

Pour mesurer le niveau d'agression et les capacités de discrimination d'un individu indépendamment des comportements de l'opposant, nous avons utilisé un dispositif expérimental dans lequel l'ouvrière testée se trouvait face à quatre ouvrières immobilisées (Fénéron, 1996). Deux des ouvrières immobilisées provenaient de la même colonie que l'ouvrière testée (groupe "Témoin"), les deux autres provenaient d'une colonie étrangère issue ou non de la même population (groupe "Expérimental"). Pendant 5 minutes, tous les comportements de l'ouvrière testée ont été enregistrés à l'aide d'un organisateur (Pision), leur durée et fréquence étant analysées ultérieurement. L'analyse n'a porté ici que sur les fréquences des différentes interactions sociales.

## RESULTATS

### *Expérience 1 : Niveau d'agression au sein d'une dyade*

Les rencontres sont nettement plus agressives entre ouvrières étrangères qu'entre ouvrières de même nid pour la population mexicaine (test de Fisher exact,  $P < 0.0001$ ) et les confrontations entre populations (test de Fisher exact,  $P < 0.0001$ ) (Tableau 1). En revanche, au sein de la population brésilienne, les rencontres inter- et intracoloniales ne diffèrent pas significativement (test de Fisher exact,  $P = 0.072$ ), l'agression entre ouvrières étrangères se limitant à des menaces. D'autre part, le niveau d'agression observé entre les deux populations est similaire à celui observé entre colonies de la population mexicaine (test de Fisher exact,  $P = 0.404$ ).

Type de rencontre		Niveau d'agression					
		N	0	1	2	3	4
Mexique /Brésil	Témoin	21	71%	29%	0%	0%	0%
	Expérimental	24	0%	16%	21%	21%	42%
Mexique/Mexique	Témoin	26	96%	4%	0%	0%	0%
	Expérimental	26	85	11%	15%	8%	58%
Brésil/Brésil	Témoin	24	92%	8%	0%	0%	0%
	Expérimental	24	67%	33%	0%	0%	0%

**Tableau 1.** Distribution des dyades selon le niveau d'agression défini ci-dessous : 0 = aucune agression, 1 = ouverture de mandibules, 2 = morsure, 3 = piqûre, 4 = piqûre mutuelle prolongée.

**Table 1.** Distribution of dyads according to the aggression level as defined below : 0 = no aggression, 1 = mandible opening, 2 = biting, 3 = stinging, 4 = mutual prolonged stinging.

### Expérience 2 : Mesure du niveau d'agression individuel

Les ouvrières issues des colonies mexicaines réalisent des comportements agonistiques vers tout individu étranger, quelle que soit sa population d'origine (Tableau 2). A l'opposé, les ouvrières brésiliennes ne sont agressives qu'à l'égard des ouvrières de l'autre population. Dans cette situation, elles effectuent autant d'actes agonistiques que les ouvrières mexicaines (test U de Mann-Whitney, NS pour chaque comportement). Par ailleurs, les ouvrières mexicaines sont capables de distinguer l'origine des étrangères : elles présentent des réactions de fuite plus fréquentes face à une fourmi brésilienne ( $\bar{x} = 1.33 \pm 0.35$ ) que face à une fourmi étrangère mexicaine ( $\bar{x} = 0.73 \pm 0.19$ ) (test U de Mann-Whitney,  $U = 269$ ,  $P < 0.05$ ).

Type de rencontre		Contact antennaire	Ouverture des mandibules	Morsure	Piqûre	Fuite
Mexique/Brésil (N = 42)	Témoin	5.33±0.52 <sup>a</sup>	0.07±0.05 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>
	Expérimental	2.05±0.32 <sup>b</sup>	3.31±0.48 <sup>b</sup>	2.24±0.38 <sup>b</sup>	1.28±0.33 <sup>b</sup>	2.24±0.36 <sup>b</sup>
Mexique/Mexique (N = 44)	Témoin	2.45±0.34 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>
	Expérimental	3.59±0.36 <sup>b</sup>	2.20±0.35 <sup>b</sup>	1.75±0.50 <sup>b</sup>	1.20±0.38 <sup>b</sup>	0.73±0.20 <sup>b</sup>
Brésil/Brésil (N = 43)	Témoin	6.81±0.87 <sup>a</sup>	0.32±0.08 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.25±0.08 <sup>a</sup>
	Expérimental	7.14±0.80 <sup>a</sup>	0.51±0.16 <sup>a</sup>	0.04±0.03 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.21±0.07 <sup>a</sup>

**Tableau 2.** Fréquences d'interactions sociales (moyenne ± E.S.) dirigées vers les groupes Témoin et Expérimental. Des valeurs différentes en exposant indiquent des différences significatives entre les groupes ( $P < 0.05$ , test de Wilcoxon).

**Table 2.** Frequencies of social interactions (mean ± S.E.) directed towards the Control and Experimental groups. Means with different superscripts are significantly different ( $P < 0.05$ , Wilcoxon test).

## DISCUSSION

Chez la fourmi *E. tuberculatum*, le degré de fermeture des sociétés semble varier d'une population à l'autre. Au sein de la population mexicaine, les ouvrières présentent un niveau d'agression d'emblée maximal envers tout individu étranger conspécifique. En

revanche, dans la population brésilienne, les ouvrières sont tolérantes à l'égard des étrangères de la même localité, bien qu'elles soient capables de discriminer et d'agresser les ouvrières de l'autre population. Ces résultats montrent clairement que le degré de fermeture des sociétés doit être considéré comme une variable contextuelle. Diverses études l'ont démontré également, bien qu'à une autre échelle, en mettant en évidence l'influence de la distance géographique entre nids sur l'intensité de l'agression (Jutsum et al., 1979; Nowbahari et al., 1990).

Même s'il n'est pas exclu qu'une éventuelle dérive de l'odeur coloniale (liée à l'élevage prolongé en laboratoire) ait pu altérer les capacités de reconnaissance et niveaux d'agression entre colonies, d'autres facteurs comme la diversité de la structure sociale pourraient également expliquer les différences observées entre populations d'*E. tuberculatum*. Les colonies récoltées au Mexique sont, en effet, strictement monogynes, alors que celles récoltées sur le site d'Itabuna au Brésil peuvent contenir une ou plusieurs reines fonctionnellement reproductives (observation personnelle). Or, on sait que les sociétés monogynes présentant une moindre variabilité génétique intracoloniaire sont généralement plus fermées que les sociétés polygynes (Hölldobler & Wilson, 1977). D'autres caractéristiques au niveau de la population pourraient aussi influencer le niveau d'agression intercoloniale, comme la densité des nids ou la proximité génétique entre nids. Une étude de la variabilité génétique entre colonies nous permettra de mieux comprendre ces différences au niveau des populations.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement Dr Jacques Delabie pour la détermination des fourmis et les techniciens du CEPLAC (Itabuna, Brésil) pour leur aide lors de la récolte des nids. Nous remercions également Marie-Claire Malherbe qui a assuré l'élevage des colonies au laboratoire de Villeteuse. La mission de récolte au Brésil a été financée par l'AFFDU en juin 1997.

## REFERENCES

- Fénéron, R., 1993. Ethogenèse et reconnaissance interindividuelle. Influence de l'expérience précoce chez une Fourmi Ponérine (*Ectatomma tuberculatum* Ol.). Thèse de Doctorat d'Université, Univ. Paris XIII, 141 p.
- Fénéron, R., 1996. A new ethological test to study nestmate recognition in adult ants. *Insectes Soc.* 43: 131-135.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- Jutsum, A.R., T.S. Saunders & J.M. Cherret, 1979. Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Anim. Behav.* 27: 839-844.
- Lenoir, A., D. Fresneau, C. Errard & A. Hefetz, 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds), Birkhäuser, Basel, sous presse.
- Nowbahari, E., A. Lenoir, J.L. Clément, C. Lange, A.G. Bagnères & C. Joulie, 1990. Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hym.: Formicidae): Their use in nest and subspecies recognition. *Biochem. Syst. and Ecol.* 18: 63-73.
- Vander Meer, R.K. & L. Morel, 1998. Nestmate recognition in ants. In: *Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees and Termites*. (R.K. Van der Meer, M.D. Breed, M. Winston & C. Espelie, Eds), Westview Press, Oxford, pp. 79-103.
- Weber, N.A., 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *Ectatomma ruidum* (Roger). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 48: 1-16.
- Wheeler, D.E., 1986. *Ectatomma tuberculatum*: foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 300-303.