

DISCRIMINATION DE MARQUAGES TERRITORIAUX CHEZ UNE PONERINE
NEOTROPICALE, *PACHYCONDYLA APICALIS*
(HYMENOPTERA : FORMICIDAE : PONERINAE)

A. Pezon, D. Fresneau

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée
FRE CNRS 2413, Université Paris 13, 93430 Villetaneuse, France

RESUME

Chez *Pachycondyla apicalis*, la défense et la protection du nid contre des intrus conspécifiques sont assurées par un comportement territorial adaptatif se limitant au pourtour de l'entrée du nid où un marquage territorial spécifique à la colonie est présent. Nous avons mis au point un test éthologique mettant en évidence la capacité des fourrageuses de cette espèce à discriminer un marquage homocolonial de marquages hétérocoloniaux homospécifique et hétérospécifique de *P. obscuricornis*, une ponérine de la litière dont les contraintes de nidification sont comparables. La similarité des produits de marquage territorial permettrait cette reconnaissance interspécifique entre *P. apicalis* et *P. obscuricornis*. La coexistence au sein de la même communauté de ces deux espèces phylogénétiquement proches est discutée.

INTRODUCTION

Comme de nombreuses ponérines de la litière des forêts tropicales humides, *Pachycondyla apicalis* présente un comportement constructeur quasi inexistant se limitant à l'aménagement partiel de l'entrée du nid et des chambres profondes. Cette espèce nidifie exclusivement dans des cavités naturelles préexistantes, généralement dans du bois mort où les conditions d'humidité et d'obscurité sont adéquates (Fresneau, 1994). De tels sites de nidification sont cependant rares et constituent une ressource instable en raison de la décomposition accélérée du bois mort et de l'espace de nidification limité. Les colonies sont souvent obligées de migrer, créant de ce fait une pression écologique pour l'appropriation de sites de nidification. *P. apicalis* établit de petits territoires de nidification et marque le substrat situé autour de l'entrée du nid avec des phéromones spécifiques à la colonie. Ce type de marquage a été mis en évidence chez plusieurs ponérines appartenant aux genres *Amblyopone*, *Diacamma*, *Ectatomma*, *Hypoponera*, *Leptogenys*, *Onychomyrmex*, *Pachycondyla* et *Ponera* (Hölldobler & Wilson, 1990). Le marquage de l'entrée du nid avec des substances spécifiques à la colonie assiste les fourrageuses au cours de leur approche finale et étiquette l'entrée comme appartenant à la colonie (Hölldobler & Wilson, 1990). La défense et la protection du nid contre des intrus conspécifiques sont assurées par un comportement territorial adaptatif basé sur des rituels de dominance-soumission relativement élaborés qui ont lieu uniquement à proximité de l'entrée du nid où un marquage territorial est présent (Fresneau & Valenzuela-Gonzalez, sous presse). Lorsqu'une rencontre s'effectue à proximité d'un nid, le niveau d'agressivité entre deux fourrageuses non apparentées est élevé, et la perception différente du marquage territorial donne régulièrement l'avantage à l'ouvrière « résidente » par rapport à sa congénère « intruse ». Par contre lorsqu'une rencontre a lieu en terrain neutre, les fourrageuses manifestent généralement des comportements d'évitement. Des agressions fortuites peuvent toutefois avoir lieu lorsque l'appropriation d'une ressource trophique ponctuelle est en jeu. Ces observations suggèrent que les fourrageuses de *P. apicalis* soient capables de discriminer entre des marquages neutres, homocoloniaux et hétérocoloniaux intraspécifiques. Afin de mieux comprendre et de mieux caractériser les différentes relations compétitives intra- et interspécifiques de cette espèce, nous avons mis au point un test éthologique permettant de mettre en évidence la capacité des fourrageuses de *P. apicalis* à discriminer différents marquages territoriaux homospécifiques et hétérospécifiques d'espèces sympatriques. Une meilleure connaissance des phénomènes biologiques liés à la territorialité et aux interactions compétitives permettrait à terme de mieux comprendre la coexistence de ces espèces

« primitives » et non dominantes dans leur communauté ainsi que leur impact sur la biodiversité des écosystèmes néotropicaux.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons observé pendant 5 minutes le comportement d'une fourrageuse de *P. apicalis* confrontée dans une aire d'expérimentation (20x13x5cm) à deux substrats marqués différemment : un substrat homocolonial et un substrat test (figure 1). Le substrat test peut être selon le cas : 1) homocolonial (HOC) ; 2) neutre (NEU) ; 3) hétérocolonial (HEC) ; 4) hétérosécificique de *Pachycondyla obscuricornis*, ponérine de la litière dont les contraintes de nidification sont similaires à celles de *P. apicalis* (HEL) ; 5) hétérosécificique d'*Odontomachus haematodes*, ponérine de la litière dont les contraintes de nidification sont différentes de celles de *P. apicalis* (LIT) ; 6) hétérosécificique d'*Ectatomma ruidum*, ponérine terricole (TER) ; 7) hétérosécificique de *Pachycondyla villosa*, ponérine arboricole (ARB).

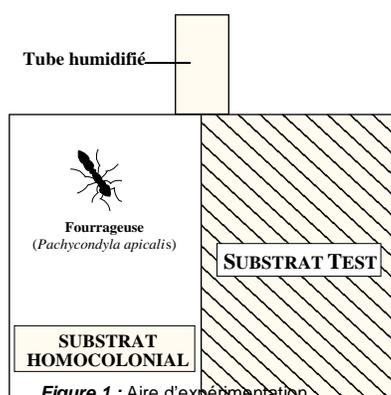


Figure 1 : Aire d'expérimentation contenant un substrat homocolonial et un substrat test.

Lors du test, nous avons noté le temps passé sur chacun des deux substrats et la fréquence des marquages. Chez *P. apicalis*, la territorialité repose sur un marquage buccal : une ouvrière à l'arrêt écarte ses mandibules au maximum et touche le substrat avec ses pièces buccales. Le contact avec le substrat s'accompagne d'un léger mouvement du corps vers l'avant.

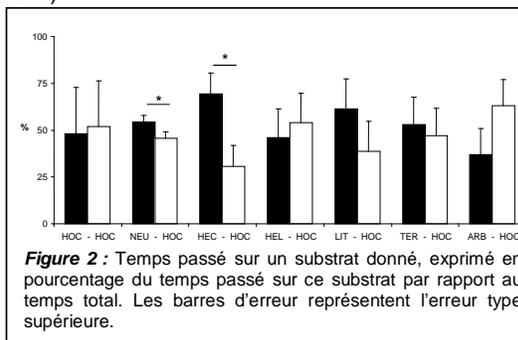
Afin d'obtenir des substrats marqués, un papier filtre vierge (20x13cm) est placé dans l'aire de marquage de chacune des 6 colonies utilisées pendant 96 heures. Durant cette période, les ouvrières ont à tout moment accès à l'aire de marquage située entre le nid et l'aire de fourragement. Ce système de double monde extérieur permet de réduire au maximum toute contamination de l'aire de marquage par le dépôt de

nourriture. Chaque fourrageuse marquée individuellement est testée une fois sur chacune des 7 combinaisons de substrats avec un intervalle de 4 jours entre deux tests afin d'éviter tout phénomène d'habituation. De plus, la séquence des expériences de chaque fourrageuse a été déterminée à l'aide d'un Carré Latin (7 combinaisons de substrats ; 7 fourrageuses par espèce), contrôlant ainsi tout effet d'ordre. Nous avons donc réalisé 7 réplicats par combinaison de substrats, soit un total de 49 tests éthologiques.

RESULTATS

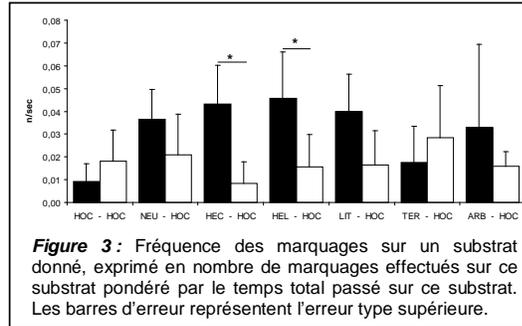
- Temps passé sur chacun des substrats (figure 2) :

Les fourrageuses de *Pachycondyla apicalis* ne passent pas significativement plus de temps sur l'un ou l'autre des deux substrats homocoloniaux, noté HOC (test de Wilcoxon pour échantillons appariés, $p=0,5781$). Les fourrageuses de *P. apicalis* passent significativement plus de temps sur les substrats neutre (NEU : 54,4% du temps total) et hétérocolonial (HEC : 69,4% du temps total) que sur le substrat HOC associé (test de Wilcoxon pour échantillons appariés, respectivement $p=0,0313$; $p=0,0156$). En revanche, les fourrageuses de *P. apicalis* ne passent pas significativement plus de temps sur les substrats hétérosécificiques de *P. obscuricornis* (HEL), d'*Odontomachus hæmatodes* (LIT), d'*Ectatomma ruidum* (TER) et de *Pachycondyla villosa* (ARB) que sur le substrat HOC associé (test de Wilcoxon pour échantillons appariés, respectivement $p=0,6875$; $p=0,2188$; $p=1,0000$; $p=0,2188$).



• *Fréquences des marquages* (figure3) :

La fréquence des marquages des fourrageuses de *P. apicalis* est significativement plus élevée sur les substrats HEC et HEL que sur le substrat HOC associé (test de Wilcoxon pour échantillons appariés, respectivement $p=0,0469$; $p=0,0156$). Les sept ouvrières testées avec les combinaisons de substrats HEC-HOC et HEL-HOC ont effectué respectivement un total de 67 et 59 marquages. Sur les 67 marquages réalisés lors des tests HEC-HOC, 61 (soit 91,0%) ont été effectués sur le substrat HEC. Sur les 59 marquages réalisés lors des tests HEL-HOC, 45 (soit 76,3%) ont été effectués sur le substrat HEL. En revanche, aucune différence significative n'est observée entre le substrat HOC et les substrats HOC, NEU, LIT, TER et ARB (test de Wilcoxon pour échantillons appariés, respectivement $p=0,1250$; $p=0,1563$; $p=0,1094$; $p=0,4688$; $p=0,9375$).



CONCLUSION

Selon la loi de Gause communément acceptée en écologie, la compétition pour l'occupation d'une niche écologique est la plus forte entre deux individus ou deux sociétés différents d'une même espèce. D'après les résultats de notre étude, il apparaît que les fourrageuses de *Pachycondyla apicalis* sont capables de discriminer un substrat homocolonial d'un substrat hétérocolonial homospécifique. Les ouvrières marquent plus le substrat hétérocolonial que leur propre substrat. Nos résultats sont en accord avec la mise en évidence de la fermeture des sociétés et l'existence d'un comportement territorial chez cette espèce (Fresneau, 1980, 1994 ; Fresneau & Valenzuela-Gonzalez, sous presse). La territorialité manifestée par *P. apicalis* est comparable aux stratégies territoriales d'espèces plus « évoluées », telles que *Myrmica rubra* et *Pheidole pallidula* qui marquent les entrées et les abords immédiats des nids avec des phéromones spécifiques à la colonie (Cammaerts *et al.*, 1977 ; Cammaerts & Cammaerts, 1998).

Un substrat neutre ne provoque pas chez les fourrageuses de *P. apicalis* plus de marquages, contrairement aux espèces généralement « évoluées » et dominantes défendant de vastes territoires absolus de fourrageage, telle que *Oecophylla longinoda*. Chez ces ponérines, le marquage territorial permettrait de défendre le nid et non d'accaparer des ressources trophiques se trouvant majoritairement à l'extérieur du territoire.

Les fourrageuses de *P. apicalis* ne discriminent pas au niveau comportemental un substrat homocolonial d'un substrat hétérospécifique de ponérines terricole (*Ectatomma ruidum*), arboricole (*Pachycondyla villosa*) ou de la litière (*Odontomachus hæmatodes*) dont les niches écologiques et les contraintes de nidification sont différentes. Ces espèces ne sont pas en compétition avec *P. apicalis* pour l'appropriation de sites de nidification. L'absence de discrimination comportementale traduirait donc cette absence de compétition. En revanche, *Pachycondyla apicalis* est en compétition pour l'accès aux sites de nidification avec une ponérine de la litière, *P. obscuricornis*, dont l'écologie et dans une moindre mesure la biologie sont similaires. Les fourrageuses de *P. apicalis* marquent plus le substrat hétérospécifique de *P. obscuricornis* que leur propre substrat. La question se pose de savoir quel mécanisme permet à *P. apicalis* de reconnaître et discriminer les substrats marqués par *P. obscuricornis*. Etant donné que toutes les fourrageuses testées sont nées en laboratoire et n'ont jamais été en contact avec *P. obscuricornis*, un phénomène d'apprentissage semble peu probable. Phylogénétiquement proches, ces deux espèces furent fréquemment confondues dans la littérature. Il semble donc plausible que les produits de marquages déposés par *P. obscuricornis* soient similaires aux produits de marquages de *P. apicalis*. Cette similarité des produits glandulaires permettrait aux fourrageuses de *P. apicalis* de

traiter un substrat hétérosppécifique de *P. obscuricornis* comme un substrat hétérocolonial. Un tel cas existe chez deux espèces fortement apparentées de fourmis moissonneuses, *Pogonomyrmex barbatus* et *P. rugosus*. Ces deux espèces occupent des niches écologiques quasiment identiques et sont caractérisées par une très forte territorialité intersppécifique. Regnier *et al.* (1973) ont montré que les profils chimiques des sécrétions de la glande de Dufour servant au marquage territorial sont presque identiques. Cette similarité chimique amène ces deux espèces à se traiter comme une seule et même espèce dans le contexte territorial.

Pour mieux comprendre les interactions des sociétés de ponérines de la litière dans leur communauté écologique, il est nécessaire d'étudier de plus près la dispersion des nids et la structure des communautés (Levings & Traniello, 1981), la relation entre la morphologie et l'utilisation des ressources, le choix de l'habitat et des sites de nidification (Smallwood, 1982) et les mécanismes comportementaux régulant la coexistence intraspécifique et intersppécifique des fourmis (Hölldobler, 1976). Ces études permettraient à terme de mieux comprendre la coexistence de deux espèces phylogénétiquement proche, comme *P. apicalis* et *P. obscuricornis*, dans la même communauté. En effet, la question se pose de savoir comment deux espèces dont les traits d'histoire de vie sont semblables peuvent se maintenir dans la même communauté sans que l'une d'elles ne disparaisse. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer la coexistence d'espèces dont l'utilisation des ressources est similaire (Retana *et al.*, 1992) : (a) les traits d'histoire de vie diffèrent entre les espèces et permettent à l'une des espèces d'être un meilleur compétiteur et à l'autre un meilleur colonisateur ; (b) le recouvrement spatial des espèces est très faible, dû à une séparation en micro-habitats ; (c) certains régimes de perturbations environnementales peuvent maintenir la densité des colonies à un seuil trop faible pour que la compétition puisse jouer un rôle dans l'organisation de la communauté. Les phénomènes biologiques liés à la territorialité et aux interactions compétitives chez *P. apicalis* et *P. obscuricornis* méritent donc d'être étudiés plus en détail.

REFERENCES

- Cammaerts M.-C., Morgan E.D., Tyler R., 1977. Territorial marking in the ant *Myrmica rubra* L. (Formicidæ). Biol. Behav., 2, 263-272.
- Cammaerts M.-C., Cammaerts R., 1998. Marking of nest entrance vicinity in the ant *Pheidole pallidula* (Formicidæ, Myrmicinæ). Behav. Proc., 40, 25-34.
- Fresneau D., 1980. La fermeture des sociétés et le marquage territorial chez une fourmi ponérine du genre *Neoponera*. Rev. Biol. Ecol. Med., 7, 205-206.
- Fresneau D., 1994. Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). Thèse d'Etat, Université Paris XIII, 331 p.
- Fresneau D., Valenzuela-Gonzalez J., sous presse. Territoriality and nestmate recognition in the Ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidæ). J. Insect Behav.
- Hölldobler B., 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. Behav. Ecol. Sociobiol., 1, 3-44.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Jaffe K., Marquez M., 1987. On agonistic behavior among workers of the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera : Formicidæ). Insectes soc., 34, 87-95.
- Levings S.C., Traniello J.F.A., 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. Psyche 88, 265-319.
- Regnier F., Nieh M., Hölldobler B., 1973. The volatile Dufour's gland component of the harvester ant *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. J. Insect Physiol. 19, 981-992.
- Retana J., Cerdá X., Espalader X., 1992. Coexistence of two sympatric ant species, *Pheidole pallidula* and *Tetramorium semilæve* (Hymenoptera : Formicidæ). Entomol. Gener., 17, 29-40.
- Smallwood J., 1982. Nest relocations in ants. Insectes soc., 29, 138-147.