

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

ONTOGENESE DES INTERACTIONS ENTRE *FORMICOXENUS PROVANCHERI*
ET SON HOTE *MYRMICA INCOMPLETA* (Hymenoptera, Formicidae).

Christine Errard*, Alain Lenoir* et André Francoeur**

*Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, U.R.A.667,
Université Paris XIII, Av. J.B. Clément,
93430 Villetaneuse, France.

**Laboratoire de Biosystématique, Université du Québec à
Chicoutimi, 555 Bd. de l'Université, G7H ZB1 Chicoutimi,
Québec, Canada.

Résumé : L'étude de l'influence de l'expérience précoce sur la reconnaissance interspécifique de *Formicoxenus provancheri* et *Myrmica incompleta* a été réalisée en relevant les interactions entre les adultes des deux espèces. Les individus testés proviennent de différents modes d'élevage : hétérospécifiques (hôte avec parasite), et homospécifiques. Les résultats font apparaître des différences quant aux comportements agressifs et non-agonistiques présentés par les individus en fonction de la qualité de l'élevage et de l'espèce testée. Ce travail est complété par l'étude des relations entre les adultes et le couvain homo- et hétérospécifique. Il semble que l'expérience précoce ait un rôle plus important chez *Myrmica* que chez *Formicoxenus*. Les *Myrmica* provenant d'élevages homospécifiques sont plus agressives envers leur "parasite". Les *Formicoxenus* sont toujours attirés par les *Myrmica* que ce soit les adultes, ou le couvain. Ce phénomène pourrait être considéré comme une forme d'adaptation au parasitisme.

Mots clés : Fourmis parasites, reconnaissance interspécifique, expérience sociale précoce, éthogénèse.

Summary : Ontogeny of the interactions between *Formicoxenus provancheri* and its host *Myrmica incompleta* (Hymenoptera, Formicidae).

Our present study investigates the influence of the early social experience on the interspecific recognition between *Formicoxenus provancheri* and *Myrmica incompleta*. We have recorded the interactions between the mature adults of the two species. These tested ants were removed from particular experimental rearing conditions : heterospecific colonies (host with its parasite) and homospecific colonies. The workers from these colonies displayed and induced different aggressive and non-aggressive acts that varied 1) with the ant species and 2) according to their early social experience during 15 days after emergence. We also examined the interactions between these workers and

the conspecific or allospecific brood. Our results demonstrated that the early social experience has a more important role in *Myrmica* than in *Formicoxenus*. Homospecifically reared ants of *Myrmica* species displayed more numerous and intense aggressive acts than did their parasite. *Formicoxenus* were always attracted by the host workers or brood. This could be interpreted as a form of parasitism adaptation.

Key Words : Parasite ants, interspecific recognition, early social experience, ethogenesis.

INTRODUCTION

Les fourmis *Formicoxenus provancheri* vivent en parasites d'une autre espèce de fourmis *Myrmica incompleta*. Dans la nature, les *Formicoxenus* ont des nids à la périphérie ou à l'intérieur du nid de leur hôte, mais leurs chambres à couvain demeurent toujours isolées.

Les *Formicoxenus* sont strictement dépendantes des *Myrmica* qu'elles lèchent très souvent (Francoeur et al. 1985). Cette forme de parasitisme social a été appelée xénobiose (voir Buschinger, 1986).

Au laboratoire et dans nos conditions expérimentales, les interactions agressives entre les deux espèces sont rares et de courte durée sauf après une période de séparation. Dans ce cas les *Formicoxenus* présentent des postures d'apaisement, comparables à l'appel sexuel (Lenoir et al. 1989). Par contre, dans les colonies en élevage qui ne sont pas manipulées, nous avons observé fréquemment des attaques de *Formicoxenus* en particulier au niveau des antennes de *Myrmica*.

Nous avons réalisé des expériences dans le domaine de l'éthogenèse de la reconnaissance interspécifique, afin d'apprécier l'influence de l'expérience précoce sur ce phénomène. La question est de savoir si les *Myrmica*, élevées en absence de parasite, vont accepter le parasite, et inversement.

Nous avons étudié les relations entre les adultes des deux espèces, en fonction de leur mode d'élevage, afin de mettre en évidence l'éthogenèse du comportement agressif. Ce travail est complété par l'étude des relations entre ces adultes et le couvain homo et hétérosppécifique. Nous utilisons dans ce texte la terminologie de Loisellet et al. (1988) : ergates pour qualifier ouvrières et gynes pour reines.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis sont élevées au laboratoire à 20°C, dans des boîtes de Pétri selon le modèle utilisé par Alloway (1979).

Dans les élevages témoins, ces boîtes contiennent un abreuvoir et 2 nids circulaires, l'un pour les *Myrmica*, l'autre pour les *Formicoxenus* avec un orifice de plus petit diamètre pour empêcher le passage des *Myrmica*.

Nous avons également réalisé des élevages homospécifiques comportant chacun un seul nid circulaire.

A partir de ces deux types de nids, homospécifiques, et en utilisant les jeunes dès leur émergence, nous avons constitué 4 groupes d'élevages expérimentaux homo ou hétérosécifiques. Dans chacun des groupes (1, 2, 3 et 4) nous introduisons soit 40 jeunes ergates *Myrmica*, soit 10 jeunes ergates *Formicoxenus* (Tableau I).

	GROUPE 1		GROUPE 2		GROUPE 3		GROUPE 4	
	MY	FO	MY	FO	MY	FO	MY	FO
Jeunes ergates								
<i>Formicoxenus</i> ou	+	+	-	+	+	-	-	-
<i>Myrmica</i> .								

MY : 1 gyne + 40 ergates + couvain.

FO : 1 gyne + 10 ergates + couvain.

Tableau I : Constitution des groupes expérimentaux.

Table I : Experimental rearing conditions.

Tous les tests ont été effectués dans de petites boîtes de Petri (diamètre = 5 cm) avec des groupes expérimentaux provenant de plusieurs dizaines de colonies. Les fourmis sont testées à l'âge de 15 jours.

1- Interactions entre adultes :

Une ergate de *Formicoxenus* (provenant des différents groupes 1, 2, 3 ou 4) a été mise en présence de 5 *Myrmica* (ergates provenant d'un élevage homospécifique). Le protocole utilisé est comparable pour les tests 1 *Myrmica* / 5 *Formicoxenus*.

Nous avons noté pendant 15 minutes le comportement de la *Formicoxenus* (ou de la *Myrmica*), ainsi que les interactions de celle-ci avec les *Myrmica* (ou les *Formicoxenus*). Les comportements relevés, décrits précédemment (Lenoir et al. 1989), ont été regroupés en 4 catégories :

- agression des *Myrmica* : les *Formicoxenus* peuvent saisir les appendices de leur hôte, ce comportement étant relativement rare.

- agression par les *Myrmica* qui peuvent être beaucoup plus fréquentes et parfois de longue durée.

- Comportement d'apaisement présentés par *Formicoxenus*. Ce comportement a été décrit par Staeger (1925) chez *F. nitidulus*. L'abdomen est relevé, l'aiguillon est sorti et une gouttelette de liquide volatile est libérée à son extrémité. Cette substance n'a pas d'effet répulsif, mais un effet apaisant sur les *Myrmica* qui se calment (Lenoir et al. 1989).

- Comportements non-agonistiques : tous les comportements de relations amicales. Les plus fréquents sont les léchages très intenses et très longs de la *Myrmica* par la *Formicoxenus*. Ces léchages peuvent représenter jusqu'à 40% du temps de la *Formicoxenus* mature. On observe aussi quelques sollicitations, trophallaxies et rares léchages de la *Formicoxenus* par l'hôte.

2- Relations avec le couvain :

Cinq ergates de *Formicoxenus* ou de *Myrmica* (provenant des différents groupes d'élevages 1, 2, 3 ou 4) ont été mises en présence de 5 larves de *Formicoxenus* et de 5 larves de *Myrmica*. Ces larves proviennent d'élevages hétérosécifiques, sont toutes de la même taille et déposées alternativement selon un cercle au centre de la boîte. Les deux espèces de larves n'ont pas été marquées, une différence de pilosité permettant leur distinction à la loupe binoculaire.

Pendant 15 minutes d'observation, nous avons noté tous les comportements de soins : inspections antennaires, déplacement ou simple prise des larves dans les mandibules, léchages et immobilité sur les larves.

Les résultats sont traités par ANOVA, et par le test de Wilcoxon.

RESULTATS

1- Interactions entre adultes :

L'étude de la fréquence moyenne des interactions entre *Formicoxenus* (provenant des différentes modalités d'élevages) et les *Myrmica* (élevées en groupes homosécifiques) montre que les *Formicoxenus* agressent peu les *Myrmica*, quelle que soit leur expérience précoce (pas de différence significative entre les groupes). Par contre, lorsque les *Formicoxenus* ont été élevées avec des *Formicoxenus* (pendant les 15 jours d'élevage), celles-ci sont agressées significativement plus que dans le cas contraire, et indépendamment de la présence des *Myrmica* ($F=2.47$, $P<0.05$). D'autre part, les *Formicoxenus* présentent significativement plus de comportements d'apaisements et effectuent plus de léchages lorsqu'elles ont été élevées en absence d'agées ($F=7.56$, $P<0.01$; $F=43.00$, $P<0.005$ respectivement).

L'étude des interactions entre *Myrmica* (provenant des différentes modalités d'élevage) et les *Formicoxenus* (élevées en groupes homosécifiques) montre que les *Myrmica* agressent un peu plus les *Formicoxenus* lorsqu'elles ont été élevées en absence du parasite ($F=.72$, N.S.). La fréquence moyenne des léchages effectués par *Formicoxenus* est significativement supérieure lorsque les *Myrmica* ont eu une expérience sociale précoce avec le parasite ($F=9.21$,

$P < 0.005$). Les *Myrmica*, élevées en absence de *Myrmica* âgées, font l'objet de moins de comportements d'apaisement ($F=3.26$, $P < .10$).

2- Relations avec le couvain :

Les résultats des tests de choix de larves, selon les groupes d'élevages des individus testés, sont présentés figures 1 et 2.

a) *Formicoxenus* (Figure 1)

Les individus témoins orientent préférentiellement leurs soins vers leurs larves ($T=4$, $P < 0.01$). Par contre, quand les *Formicoxenus* sont élevées en absence de leur hôte, les comportements de soins aux larves *Myrmica* sont significativement supérieurs à ceux adressés aux larves homospécifiques ($T=0$, $P < 0.005$).

b) *Myrmica* (Figure 2)

Les comportements de soins aux larves homospécifiques sont significativement supérieurs à ceux portés aux larves étrangères quand les *Myrmica* sont élevées en isolement ($T=0$, $P < 0.005$). Dans les autres situations, on n'observe pas de préférence pour l'un ou l'autre lot de larves ($T=19$, $T=28$, $T=22$, N.S.).

CONCLUSIONS

L'expérience précoce est donc beaucoup moins importante chez *Formicoxenus* que chez *Myrmica*. Nous pouvons alors nous poser la question de savoir si ce phénomène peut être considéré comme une forme d'adaptation au parasitisme.

On sait que chez de nombreuses espèces, l'expérience sociale dans les heures ou les jours qui suivent l'émergence est très importante, par exemple chez les genres *Formica*, *Camponotus*, *Myrmica* (Jaisson, 1985). Les *Myrmica* d'espèces polygynes ont une grande plasticité et apprennent donc facilement à tolérer des intrusés d'une espèce étrangère (Vienne et al., ce volume). Les *Formicoxenus*, par contre, sont fondamentalement attirées par leur hôte. Ces résultats se rapprochent des travaux de Jaisson (1985) montrant que les jeunes ouvrières de *Formica sanguinea* n'apprennent pas à soigner préférentiellement d'autres cocons que ceux de leur espèce.

On sait cependant que l'on peut faire vivre les *Formicoxenus* avec des *Leptothorax acervorum*, qui appartiennent au sous-genre le plus proche, si on les introduit à l'état de nymphes dans la colonie de *Formicoxenus*. Les nouveau-nées sont tolérées car elles ont probablement une odeur voisine de celle des *Formicoxenus*.

Ce système peu plastique semble bien adapté au parasitisme. Il serait intéressant de le comparer avec celui de *F. nitidulus* qui vit avec des hôtes du genre *Formica*.

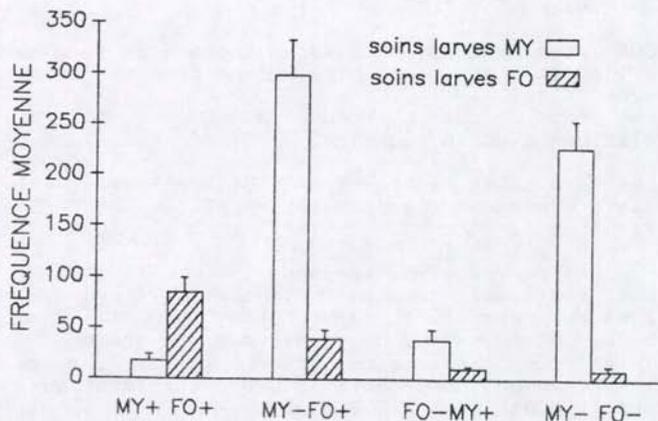


Figure 1 : Fréquence moyenne des comportements de soins aux larves homospécifiques (FO) et hétérosécifiques (MY) présentés par les ergates *F. provancheri* (provenant des différents groupes expérimentaux, Tableau I).

Figure 1 : Interaction mean frequencies between *F. provancheri* ergates and conspecific (FO) or allospecific (MY) brood (The ergates were removed from the four experimental groups, Table I).

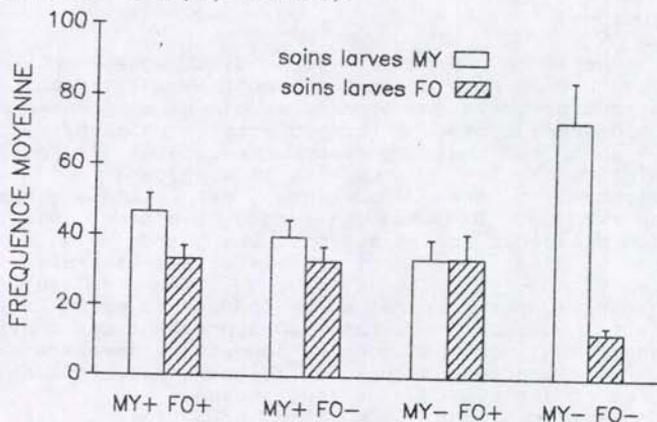


Figure 2 : Fréquence moyenne des comportements de soins aux larves homospécifiques (MY) et hétérosécifiques (FO) présentés par les ergates de *M. incompleta* (provenant des différents groupes expérimentaux, Tableau I).

Figure 2 : Interaction mean frequencies between *M. incompleta* ergates and conspecific (MY) or allospecific (FO) brood (Ergates from the four experimental groups).

REFERENCES

- ALLOWAY T.M. 1979 - Raiding behaviour of two species of slave-making ants, *Harpagoxenus americanus* (Emery) and *Leptothorax duloticus* Wesson (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, 27, 202-210.
- BUSCHINGER A. 1976 - Eine methode zur zucht der gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) mit *Leptothorax acervorum* (Fabr.) als "wirtameise" (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, 23, 205-214.
- BUSCHINGER A. 1986 - Evolution of social parasitism in ants. *TREE*, 1, 155-160.
- FRANCOEUR A., LOISELLE R. and BUSCHINGER A. 1985 - Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1- Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. *Naturaliste Can.*, 112, 343-403.
- JAISSON P. 1985 - Social behaviour. In : "Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology". Vol 15, G.A. Kerkut and L.I. Gilbert eds., pp. 673-694. Oxford : Pergamon Press.
- LENOIR A., FRANCOEUR A., ERRARD C. et JAISSON P. 1989 - Résultats préliminaires sur le comportement de *Formicoxenus provancheri* en relation avec son hôte *Myrmica incompleta* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes coll. Insectes Sociaux*, 5, 225-232.
- LOISELLE R. et FRANCOEUR A. 1988 - Régression du dimorphisme sexuel dans le genre *Formicoxenus* et polymorphie comparée au niveau de la famille (Formicidae, Hymenoptera). *Naturaliste Can.*, 115 (sous presse).
- STAEGER R. 1925 - Das leben der gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. *Z. Morph. Oek.* (A), 3, 452-476.
- VIENNE C., BAGNERES A.G., LANGE C. et ERRARD C. 1990 - Etude chimique de la reconnaissance interindividuelle chez *Myrmica rubra* et *Manica rubida* (Formicinae, Myrmicinae) élevées en colonies mixtes artificielles. *Actes coll. Insectes Sociaux*, 6, (sous presse).