

Dominique FRESNEAU, Christine ERRARD

L'identité coloniale et sa " représentation " chez les fourmis

Introduction

L'identité d'un individu, bien qu'unique dans sa forme est en fait multiple dans sa composition. Elle est, en effet, déterminée par des niveaux interdépendants différents, génétique, physiologique, morphologique et comportemental (Morin, 1980), il faut y ajouter l'histoire de ses interactions avec le milieu et les autres. Mais si le problème est encore assez simple au niveau d'un organisme vivant en solitaire (où le décodage entre le " moi " et les " autres " se résume à une relation binaire), il est plus complexe avec les organismes vivant en sociétés car vient alors se superposer un niveau supplémentaire correspondant à " l'identité coloniale ". Ce niveau caractéristique du palier social implique que les sociétés sont souvent fermées et rejettent les intrus. Il s'agit alors pour l'individu de reconnaître parmi les " autres " congénères, ceux qui appartiennent ou non à la même société. Pour clarifier l'analyse, il convient de distinguer trois niveaux d'analyse :

(1) L'expression de marqueurs stables que l'individu a lui-même produit, au moins en partie, qui sont un signal d'apparement et qui sont utilisés dans l'identification de l'espèce. Tous les spécialistes ayant abordé cette question s'accordent pour considérer que ces marqueurs sont essentiellement de nature chimique (Hölldobler et Wilson, 1990). Les hydrocarbures cuticulaires sont les meilleurs candidats pour figurer parmi les indices moléculaires constituant le visa de l'individu (Howse, 1975).

Le problème est alors de savoir comment on passe d'une identité individuelle à une identité sociale au niveau du substrat chimique.

(2) La perception (par chimioréception) des traits exprimés par les individus, chacun devant être capable de percevoir les visages des partenaires qu'il rencontre. Cette perception peut comprendre, pour certaines espèces, l'élaboration dans le cerveau d'un modèle de référence (template), qui est en fait une représentation interne des marqueurs (Gamboa et coll., 1991), ce modèle étant utilisé lors de chaque rencontre (Blaustein, 1983 ; Holmes et Sherman, 1983).

(3) La discrimination entre ouvrières sœurs et étrangères homosécifiques ou non : cette capacité est mise en oeuvre lors de rencontres entre deux fourmis et se manifeste par des comportements d'agression face à un intrus et par une tolérance face à un congénère appartenant à la même colonie (Fielde, 1904). Ce système peut résulter d'un simple jeu d'automatismes reposant sur la perception de contrastes ou de chevauchement entre les visages des deux partenaires. Dans ce cas, ces automatismes reposent sur une ou plusieurs règles de décision. On ne peut alors parler de représentation. Ce système peut encore être appris au cours des premières heures de la vie d'une fourmi (Morel et coll., 1988). L'hypothèse proposée est alors celle d'une "représentation" de la norme spécifique ou coloniale.

La reconnaissance d'une identité coloniale pose de nombreux problèmes comme celui de sa permanence dans le temps qui renvoie en fait à la contribution individuelle à la formation du visage collectif, comme celui de sa mémorisation par les membres de la colonie. Dans ce dernier cas, on a deux alternatives : soit la reconnaissance du visage est imposée d'emblée à la naissance de l'individu, soit elle se construit par un apprentissage précoce lors des premières heures de sa vie et qui marquent son intégration dans le groupe colonial. Entre ces deux extrêmes, toutes les combinaisons sont possibles et les diverses espèces sociales fournissent une gamme très variée d'exemples concrets. Les sociétés d'insectes et en particulier les fourmis constituent un excellent modèle expérimental pour aborder ces questions. La diversité des 8800 espèces connues de fourmis est telle que les diverses sous-familles dans lesquelles elles sont rangées fournissent des modèles variés, particulièrement pertinents pour cette

problématique. Nous avons choisi deux modèles très différents pour appuyer notre exposé.

Le modèle des fourmis Ponérines réputées primitives donne un premier exemple où la reconnaissance coloniale obéit à un modèle très simple : chaque fourmi reconnaît strictement ses congénères sœurs et attaque tout étranger appartenant à la même espèce ou non, on ne connaît actuellement aucune association entre espèces chez les Ponérines.

Un second modèle nous est fourni par l'étude d'espèces appartenant aux sous-familles des Myrmicines et Formicines qui peuvent pratiquer le parasitisme social sur la base d'associations interspécifiques. Il en résulte la possibilité de créer des colonies mixtes artificielles interspécifiques, ce qui permet d'étudier la capacité d'un individu à reconnaître des congénères et de mettre en évidence les modifications de l'identité qui adviennent à l'individu lorsqu'il est précocement contraint à vivre avec des membres de l'espèce partenaire.

I. Modèle des fourmis Ponérines

Les fourmis Ponérines réalisent en général de petites sociétés (40 à quelques centaines d'individus) qui tranchent avec les espèces plus évoluées qui font des colonies populeuses (plusieurs centaines à plusieurs milliers d'individus). Ceci n'empêche pas les Ponérines de former des sociétés fermées aux intrus. On sait que la discrimination des étrangers conspécifiques est exacerbée lorsque l'un des protagonistes est en position de défense, par exemple une fourmi résidente face à une intruse qui tente d'entrer dans son nid. Nous avons donc tenu compte de cette variable contextuelle (comportement territorial) pour étudier la reconnaissance des apparentés dans une espèce de Ponérine (*Pachycondyla apicalis*) dont les colonies vivent dans les forêts tropicales du nouveau monde. Les nids sont situés à l'intérieur de réseaux de galeries préalablement forées par des insectes xylophages dans des troncs d'arbres morts. Ces sites de nidification sont fragiles et se décomposent très vite. Le principal facteur de compétition entre colonies voisines est précisément l'appropriation de ces sites qui

constituent en fait une ressource bien plus rare que les disponibilités alimentaires, d'où l'intérêt d'un marquage territorial des nids.

1.1. Agression et territoire

Dans la plupart des cas, l'agression implique une identification des étrangères ou des sœurs, mais aussi l'identification d'un paramètre spatial apporté par le marquage territorial qui permet même des comportements ritualisés de dominance et soumission (Fresneau, 1983 ; 1994). Nous présentons ici un résumé de ces résultats. Lors d'une rencontre, chaque fourmi intègre trois signaux :

- 1) La marque chimique qu'elle porte et qui correspond au visa colonial.
- 2) La marque du substrat.
- 3) Le visa colonial de l'autre fourmi.

Trois situations doivent alors être envisagées (cf. figure 1).

1) Les trois signaux sont identiques : chaque fourmi reconnaît une fourmi sœur dans ou à proximité de son nid. Aucune agression n'apparaît.

2) Les trois signaux sont différents : aucun des partenaires n'est près de son nid. Des combats se produisent notamment si l'appropriation d'une source alimentaire ou d'un site de nidification est en jeu, mais l'intensité de l'agression reste moyenne. L'issue du combat dépend des capacités agressives de chaque partenaire. Le plus faible a la possibilité de fuir.

3) Seule la marque coloniale d'une des fourmis est en accord avec celle du substrat, celle-ci est en situation de résidente et attaque "l'intruse". Parallèlement, l'intruse manifeste sa sensibilité à la situation en fuyant ou en se soumettant. Cette situation correspond à l'agression la plus violente. Le transport de l'intruse faisant suite à son immobilisation aboutit alors à son éloignement et lui laisse la vie sauve.

Figure 1 : Diagramme synthétique présentant les différentes situations d'agression en nature.

Un jeu de contraste perçu entre ces trois signaux nous renseigne sur les mécanismes de reconnaissance ou tout au moins sur l'une des solutions possibles. Pour que ce décodage fonctionne, il faut que chaque fourmi fonde ses "décisions" sur l'écart à une norme de référence. L'interprétation complète (au niveau des mécanismes de reconnaissance) de ce scénario très simple est en réalité beaucoup plus complexe. En effet, il est tentant de penser que les fourmis apprennent à reconnaître les différents signaux et construisent une représentation de la norme de référence correspondant à une identité coloniale à laquelle elles compareront tout autre visa porté par un partenaire. Mais le rôle de l'expérience précoce dans les phénomènes de reconnaissance n'a que très rarement été démontré chez les Ponérines. Dès lors, pourquoi ne pas imaginer une solution alternative ne faisant pas directement appel à une représentation mémorisée ? L'hypothèse que nous défendons dans cet exemple est que la discrimination reposerait sur la similarité des visas chimiques des deux partenaires modulée par la comparaison avec le marqueur du substrat. Cette référence est la marque chimique coloniale ou "visa" porté par les fourmis elles même, tout signal s'éloignant de la norme devrait logiquement déclencher une agression d'autant plus intense que le contraste est fort. Ce qui est le cas près d'un nid où le "visa colonial" d'une intruse serait comparé à celui de la résidente et du substrat qui lui est similaire.

Ce que nous appelons "règle de décision" ici ne renvoie pas, bien entendu, à une hypothétique fonction cognitive mais à une aptitude (ou à un programme simple) permettant à l'individu de comparer deux profils d'hydrocarbures, ce qui importe alors c'est de savoir où situer la référence; soit les deux profils sont comparés à une référence mémorisée, soit les agents sociaux appliquent des règles simples de discrimination, mais il est difficile de trancher à ce stade de l'analyse.

Sachant que l'agression est largement modulée par l'existence des signaux territoriaux, il était donc intéressant de se servir de ces signaux pour tenter l'adoption d'ouvrières étrangères dans une colonie et plus généralement pour brouiller le système de décodage à l'origine de l'agression.

I.2. La reconnaissance coloniale à l'origine de l'adoption ou le rejet de leurres vivants

La façon la plus simple d'atteindre notre objectif consiste à manipuler des extraits de substrats sur lesquels vivent les colonies d'élevage plutôt que ceux prélevés directement sur les fourmis. Sur cette base, deux manipulations ont été réalisées dont le plan expérimental est résumé sur la figure 2.

Figure 2 : Méthodologie utilisée pour réaliser des expériences de maquillage lors des transferts de fourmis entre différentes colonies (en haut) et lors de leur réintroduction dans leur propre colonie (en bas).

La première a consisté à transférer une fourmi d'une colonie dans une autre. Pour cette opération, chaque fourmi, que nous appellerons désormais fourmi "stimulus", est d'abord lavée, puis baignée dans un extrait provenant soit de la colonie receveuse (échantillon de 40 fourmis), soit de sa colonie d'origine (échantillon de 40 fourmis). Dans les manipulations de transfert, nous avons cherché à étudier les capacités d'adoption de fourmis "stimuli" par des colonies receveuses.

La seconde manipulation, reprenant le même protocole et les mêmes tailles d'échantillons que la première, a consisté à réintroduire les fourmis "stimuli" dans leur propre colonie. Les unes après un bain dans des extraits provenant de leur colonie, les autres dans différents extraits de colonies étrangères. Dans ces manipulations de réintroduction, nous avons cherché à étudier les capacités de rejet des colonies vis-à-vis des fourmis "stimuli".

Dans les deux séries, les observations ont consisté à enregistrer les réactions de l'ensemble des fourmis résidentes au contact de la fourmi "stimulus". Les comportements sont comptabilisés en fréquences sur une période de 15 minutes. On a donc deux facteurs que l'on nommera : (1) le facteur "colonie" et qui désigne l'opération de transfert ou de réintroduction et (2) le facteur "extrait" qui désigne la nature du traitement effectué sur la fourmi "stimulus".

Un contrôle est effectué une heure après l'introduction de la fourmi "stimulus" en notant sa localisation (nid ou monde extérieur) dans la colonie d'accueil.

1.3. Résultats

Lorsque la fourmi "stimulus" a été traitée avec un extrait que l'on peut considérer comme "hétérocolonial" par rapport à la colonie d'accueil (extrait d'origine dans le cas des transferts ou extrait étranger dans le cas des réintroductions), les fréquences d'agressions sont toujours maximales. Elles sont, au contraire, très faibles lorsque la fourmi "stimulus" a été traitée avec un extrait "homocolonial" par rapport à la colonie receveuse. Tout au plus, on remarque quelques comportements de reconnaissance, d'agression

mineures comme les morsures et les piqûres, et les transports qui sont pratiquement absents.

Ces résultats sont confortés par ceux du contrôle effectué une heure après où on a noté la localisation de la fourmi "stimulus". Il apparaît clairement que notre traitement est suffisant pour "tromper" la vigilance des colonies receveuses qui adoptent à 65 % des fourmis étrangères maquillées "sœurs" et rejettent à 72 % des fourmis apparentées mais traitées avec d'autres extraits. Ce phénomène est indépendant du lieu de dépôt et du déplacement libre des fourmis puisque dans la majorité des cas où la fourmi "stimulus" avait été introduite dans le nid, ce sont les résidentes qui les ont transportées à l'extérieur. Dans le cas inverse, les fourmis traitées introduites dans l'aire extérieure ne peuvent pénétrer dans le nid en raison de l'agression subie.

En ce qui concerne l'influence du facteur expérimental (transfert ou réintroduction), bien que les différences soient plus faibles, l'agression est toujours plus importante lorsque les fourmis "tests" ont été transférées dans une autre colonie, que lorsqu'elles ont été réintroduites dans leur colonie d'origine.

Deux éléments du traitement ont pu intervenir pour produire cette dissymétrie : (1) Le lavage effectué à l'eau distillée est vraisemblablement insuffisant pour enlever totalement l'odeur portée par la fourmi "stimulus". Les quelques éléments moléculaires d'origine, demeurant sur la cuticule des fourmis transférées, seraient à l'origine des réactions de reconnaissance et d'agression manifestées par les résidentes. Le même facteur jouerait en sens inverse dans le cas où les fourmis "stimuli" sont réintroduites dans leur colonie d'origine, où une fois passé les premiers instants d'agression, l'identification de ces traces engendrerait un apaisement de l'agression. (2) La méthode de prélèvement des extraits est peu sélective; beaucoup de déchets plus ou moins dégradés ont dû être fixés par la résine en même temps que l'extrait de l'odeur coloniale. Ces impuretés pourraient être à l'origine d'artefacts expliquant les réactions d'agression que nous avons observées lorsque les fourmis traitées avec l'extrait de leur propre colonie sont réintroduites dans leur colonie.

1.4. Conclusions pour le modèle Ponérines

Les manipulations du signal territorial se sont avérées suffisantes pour provoquer des modifications du processus de reconnaissance. Des fourmis étrangères peuvent être adoptées dans une colonie à condition d'avoir été maquillées à partir du substrat de la colonie d'adoption. Inversement, il est possible de déclencher l'agression de fourmis apparentées en les maquillant avec des extraits de substrats étrangers. On en déduit une grande similitude sinon une identité entre le "visa" colonial et le signal territorial. Il existerait donc une continuité du marquage territorial entre le nid et une zone périphérique extérieure proche de l'entrée. Le terme de marquage colonial conviendrait peut-être mieux pour désigner la zone où la rencontre d'étrangères implique une agression maximale.

La procédure de maquillage que nous avons employée ne se limite pas seulement à l'utilisation des fourmis "stimuli" comme des "leures" vivants, elle est aussi une bonne technique pour réaliser, à plus grande échelle, des adoptions durables d'ouvrières adultes dans d'autres colonies. A ce sujet, l'intégration surnuméraire d'ouvrières a pu être suivie durant plusieurs semaines. Ce qui nous a surpris, c'est de voir que des intruses adoptées finissent par s'intégrer si bien à leur environnement social qu'elles peuvent participer à la défense de leur colonie d'adoption contre des fourmis provenant pourtant de leur nid d'origine. Il semblerait donc que les fourmis n'aient aucune mémoire de leur première identité coloniale. Il est difficile de parler ici de "représentation", à moins de considérer que ce que portent les fourmis sur leur cuticule, constitue l'équivalent de leur "mémoire externe", qui ne peut être partagée que par les membres de la même société. Cette référence externe serait constamment et automatiquement remise à jour par l'arrivée ou la disparition des membres de la colonie. L'identité coloniale, sans doute matérialisée par les productions chimiques portées par les fourmis elles-mêmes et déposées sur le sol du nid, cumulerait alors les deux fonctions de signalisation et d'étalon. Le recours à une information externe et partagée est en fait assez courant chez les fourmis, on peut faire référence par exemple au processus de recrutement par piste chimique qui est souvent utilisé lorsqu'une fourmi "éclaireuse" a découvert une source alimentaire,

cette piste attire et canalise l'exploration des nouvelles fourmis "recrutées" vers cette source. La volatilité de cette phéromone chimique joue alors à l'échelle collective un rôle analogue aux mécanismes d'oubli dans les phénomènes d'apprentissages. Nous retiendrons de ce modèle que les propriétés de la vie sociale confèrent des aptitudes collectives qui peuvent, par des mécanismes réactifs simples remplacer la fonction classique des "représentations" dans la résolution de problèmes.

II. Modèle des colonies mixtes

Il existe dans la nature des fourmis appartenant à des espèces différentes, mais qui s'associent pourtant afin de constituer des fourmilières mixtes. De très nombreux cas sont connus dans les différentes sous-familles qui correspondent le plus souvent à une relation hôte-parasite (Stumper, 1950 ; Kutter, 1967). L'ensemble de ces formes d'association a reçu de la part des myrmécologues les qualifications contradictoires de "parasitisme social" et de "symbiose sociale". Quoiqu'il en soit on accède ici au niveau de la reconnaissance entre espèces.

Expérimentalement, il est possible de constituer des sociétés mixtes dites artificielles à partir de plus de deux espèces qui ne pratiquent jamais en nature ce genre d'association. Les premières tentatives ont été réalisées par Adèle Fielde (1903) bien que Forel (1874) pensât que "toute alliance entre fourmis adultes de genres éloignés fût impossible". La constitution d'une société mixte est malgré tout réalisable à condition de respecter deux principes : la probabilité d'obtenir une société mixte est d'autant plus grande que les individus sont plus jeunes et que la distance phylétique entre les espèces choisies est plus faible. Nous avons confirmé ces deux principes après de nombreux essais pratiqués à l'aide des jeunes imagos, appartenant aux différentes sous-familles (Myrmicines, Formicines, Dolichodérines, Ponérines, Pseudomyrmécines) (Errard et Jaisson, 1984). Selon le premier principe, il existerait une période critique pour la mise en place de relations préférentielles entre espèces. Durant cette période, la jeune fourmi serait capable de modifier son comportement social et ses cibles, en fonction de

son environnement. Ainsi, nous avons montré que l'intégration de deux espèces éloignées phylétiquement peut se faire aisément à condition de les réunir dans les 5 premières heures après l'émergence. La même opération devient impossible quand les individus sont âgés de plus de 24h, l'association aboutissant alors à la mort d'une, voire des deux espèces. D'autre part, selon le second principe, l'origine de l'odeur impliquée dans la reconnaissance serait intimement liée à la phylogénie, et par suite à la partie du génome commune aux différentes espèces. Une jeune ouvrière accepterait d'autres ouvrières d'autant plus facilement que leur odeur comprendrait des composés communs à sa propre odeur. Cette information lui permettrait d'apprécier son degré de parenté et d'évaluer son éloignement phylétique. Ainsi, lorsque les espèces associées sont éloignées phylétiquement, donc très peu apparentées, les composés communs constituant leur odeur seraient d'autant moins nombreux (Jaisson, 1991).

Le modèle expérimental des sociétés mixtes est utilisé ici, afin d'examiner le développement de la reconnaissance interspécifique. Ce travail soulève donc le problème de l'influence respective des facteurs liés au génome et des facteurs dérivés de l'environnement social précoce, sur le comportement social de la jeune fourmi. On peut donc considérer que les colonies mixtes artificielles sont une voie pour comprendre la mise en place d'un système de reconnaissance coloniale, comme les chimères fournissent un modèle de choix pour l'étude de certains aspects du développement de l'embryon (Le Douarin, 1993).

Dans une colonie naturelle, il est en fait difficile de faire la part de la détermination génétique et celle de l'acquis, aussi bien au niveau de l'élaboration du visa que de celle du modèle de référence. Pour cela, les colonies mixtes artificielles de fourmis constituent un modèle performant pour répondre aux questions suivantes : comment le visa d'un individu et par suite le visa colonial sont-ils élaborés et comment est élaboré le modèle de référence ?

Pour cette étude, nous avons centré notre travail sur deux espèces de fourmis phylétiquement éloignées et occupant le même biotope (700m d'altitude, Morillon, Alpes françaises). Il s'agit de *Formica selysi* (Formicinae) et de *Manica rubida* (Myrmicinae).

II.1. Étude de l'élaboration des visas individuel et collectif

Dès leur émergence (passage de la nymphe à l'adulte), les jeunes ouvrières de *F. selysi* et *M. rubida* sont prélevées de leur colonie mère pour former des groupes homosécifiques (témoins) ou hétérosécifiques (mixtes). Un groupe témoin comprend 20 jeunes ouvrières de l'une ou l'autre espèce, tandis qu'un groupe mixte est formé de 15 ouvrières de chaque espèce. Les groupes ne contiennent ni reine, ni couvain.

L'étude de la mise en place du visa chimique est faite sur les individus des deux espèces, prélevés dans les différents groupes d'élevage (groupes témoins ou mixtes) et âgés respectivement de 5h, 12h, 24h, 48h, 72 heures, 8j, 15j, 30j, 60j ou 90 jours. Une étude chimique a été également réalisée sur des ouvrières provenant d'élevages parallèles où les individus sont élevés en isolement depuis le stade nymphal afin d'obtenir des individus n'ayant reçu, lors de leur éclosion, aucun léchage ni contact de la part des congénères. Après 3 mois d'élevage en groupes mixtes, ces groupes sont séparés par espèces. Une étude des hydrocarbures cuticulaires est alors réalisée sur les individus des deux espèces, pour des temps de séparation de 8j, 15 jours, 1m, 2m, 6 mois et 1 an.

Les extraits cuticulaires des individus de chaque espèce et de chaque groupe d'élevage (témoins, mixtes, isolés et séparés) sont analysés par chromatographie en phase gazeuse et l'identification des hydrocarbures est réalisée par spectrométrie de masse (Bagnères et coll., 1991).

II.2. Résultats

Les premiers résultats que nous avons obtenus montrent qu'élevé en isolement, chaque individu est capable de produire des composés spécifiques, les profils cuticulaires des ouvrières étant toujours liés avec leur identité génétique spécifique, c'est à dire propre à l'espèce. Ceci montre l'existence d'une contribution génétique à l'élaboration du visa chimique spécifique, puisque les individus *F. selysi* comme *M. rubida* n'ont pas besoin d'être exposés à leurs congénères pour produire leur visa. Chez ces deux

espèces, le visa de l'individu, en tant que tel, se met en place progressivement avec l'âge, ce phénomène étant plus rapide pour les ouvrières *M. rubida* (24 heures) que pour les ouvrières *F. selysi* (3 jours).

Dans les groupes mixtes, il y a apparition d'une nouvelle signature chimique au niveau de la cuticule des individus de chaque espèce, et ceci dès les premières heures de cohabitation. En fait, chaque espèce tend à acquérir graduellement les composés caractéristiques de l'espèce partenaire et familière. Ainsi, rapidement, les profils cuticulaires tendent à converger. Cependant, alors que les ouvrières *F. selysi* acquièrent de plus en plus d'hydrocarbures hétérosécifiques en fonction du temps passé en groupe mixte (environ 20% de la totalité des hydrocarbures après 3 mois de vie en association) (figure 3a), les quantités de composés étrangers acquises par les ouvrières *M. rubida* restent toujours faibles (9% des composés totaux) (figure 3b). Ces résultats montrent donc que le visa chimique des ouvrières peut se modifier en fonction de la présence d'ouvrières étrangères. Cependant, il semble que la mise en place du visa chimique des ouvrières *M. rubida* dépende moins des congénères associés que celle des ouvrières *F. selysi* où le visa apparaît comme étant construit plus collectivement.

Les modifications des profils cuticulaires peuvent s'expliquer par différents modes de transferts actifs des hydrocarbures (trophallaxies) ou passifs (contacts physiques, toilettes) entre les ouvrières des deux espèces, ces échanges n'étant pas équivalents chez les ouvrières *F. selysi* et *M. rubida*. Ceci est confirmé par le fait que lorsque *F. selysi* et *M. rubida* sont élevées en groupes mixtes pendant 3 mois puis sont séparées, l'étude des profils cuticulaires montre une diminution progressive de la proportion relative des hydrocarbures étrangers, en fonction du temps de séparation.

Ainsi, après une séparation des deux espèces de 1 an, les produits hétérosécifiques ne sont retrouvés qu'à l'état de traces au niveau de la cuticule des individus de chaque espèce (figure 4ab). L'ensemble de ces résultats montre donc que l'odeur coloniale serait un mélange partagé par tous les congénères qui résulte de la contribution de chaque individu.

Figure 3 : Variation, en fonction de l'âge, des proportions relatives des hydrocarbures spécifiques de F. selysi, de M. rubida et des hydrocarbures communs, chez des ouvrières élevées en groupes mixtes. En témoins : proportions chez des ouvrières élevées en groupes homospécifiques et âgées de 3 mois. a : Formica selysi, b : Manica rubida.

Figure 4 : Variation, en fonction de la durée de séparation des hydrocarbures spécifiques de F. selysi, de M. rubida et des hydrocarbures communs, chez des ouvrières élevées en groupes mixtes pendant 3 mois puis séparées par espèces. En témoins : proportions chez des ouvrières élevées en groupes homospécifiques et âgées de 3 mois. a : Formica selysi, b : Manica rubida.

Lors de cette étude, un autre phénomène apparaît. Ainsi, nous remarquons que les proportions d'hydrocarbures propres à l'espèce varient également différemment selon les espèces, en fonction de la durée de la cohabitation et en fonction de la durée de séparation. Tandis que chez *M. rubida* ces proportions restent semblables à celles observées dans les groupes témoins (20%) et ceci dans les deux phases expérimentales (figures 3b et 4b), les proportions des hydrocarbures spécifiques diminuent significativement avec la durée d'association chez *F. selysi* élevée en groupe mixte pour atteindre 32% contre 72% chez les témoins (figure 3a), un phénomène inverse s'observant lors de la séparation (figure 4a).

Ces résultats vont dans le sens d'une plus grande plasticité chimique chez les ouvrières *F. selysi* qui, en diminuant la production des hydrocarbures spécifiques, peuvent acquérir d'autant plus de composés étrangers. Ces modifications observées au niveau du visa des ouvrières *F. selysi* leur permettraient ainsi une meilleure cohabitation avec les ouvrières *M. rubida* et va dans le sens d'une différence entre les deux espèces pour la construction d'un visa collectif.

II.3. Mise en évidence d'un apprentissage

Cette étude comprend l'étude de la mise en place de la reconnaissance ainsi que l'étude d'une mémorisation de l'odeur hétérosécificque.

La reconnaissance étant en fait une série d'événements physiologiques internes non observables, c'est à dire sans réponse comportementale, elle ne peut être appréhendée que par l'étude de la discrimination comportementale des individus lors de rencontres.

La reconnaissance a donc été évaluée en rassemblant, lors de rencontres dyadiques, des individus d'espèces différentes, prélevés dans les différents groupes d'élevages (témoins ou mixtes). Lors de chaque rencontre ou test, 2 individus, un de chaque espèce (du même âge), sont placés ensemble dans une arène neutre et sont observés simultanément pendant 5 mn. On relève toutes les interactions entre les deux partenaires. Une série de 15 tests pour chaque âge et chaque type de rencontre est réalisée en utilisant à

chaque fois de nouveaux individus. Les actes sont regroupés en 4 catégories comportementales : contacts antennaires amicaux (suivis de toilettes ou de trophallaxies) ou agressifs (suivis de menaces, flexions de gastre ou morsures), agressions (menaces, flexions de gastre, morsures, piqûres) et fuites.

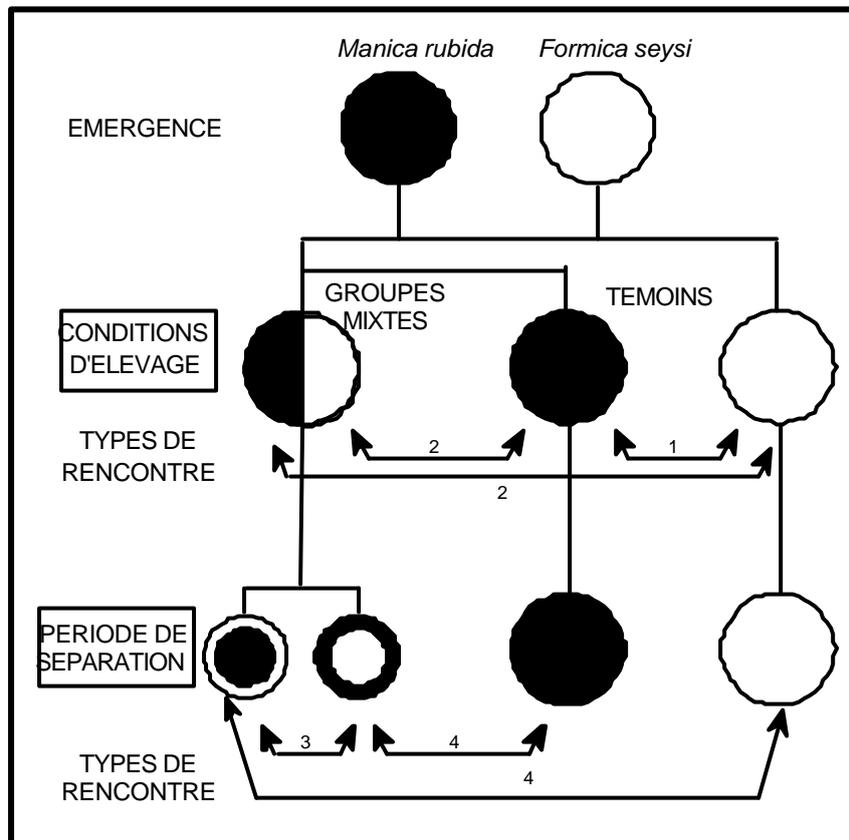


Figure 5 : Diagramme des différents types de rencontres entre les ouvrières des deux espèces étudiées, pendant la période d'élevage en groupes mixtes (1 : témoin-témoin; 2 : témoin-mixte) et pendant leur séparation par espèce (3 : mixte-mixte; 4 : témoin-mixte).

La mise en place de la reconnaissance est évaluée chez des individus âgés respectivement de 5h, 12h, 24h, 72 heures, 8j, 15j, 30j, 60j ou 90 jours 3 mois, dans de deux types de rencontres : rencontres entre deux individus élevés en groupes témoins (figure 5,

1) ; rencontres entre un individu élevé en groupe témoin et un individu élevé en groupe mixte (figure 5, 2).

L'étude d'un apprentissage est réalisée sur des fourmis élevées en groupes mixtes pendant trois mois puis séparées pendant des temps variables allant de 8 jours à 1 an. Ces individus sont étudiés dans deux types de rencontres : rencontres entre deux individus familiers, provenant de groupes mixtes (figure 5, 3) ; rencontres entre un individu élevé en groupe témoin et un individu élevé précédemment en groupe mixte (individus non familiers) (figure 5, 4).

II.4. Résultats

Dans les rencontres entre des individus élevés en groupes témoins (rencontres 1), l'ontogenèse des comportements d'agression est plus rapide chez *M. rubida* où la fréquence de ces actes augmente significativement dès l'âge de 48 heures, tandis que la mise en place de l'agression nécessite 8 jours chez *F. selysi*. Les ouvrières *F. selysi* ont donc une éthogénèse plus lente que les ouvrières *M. rubida*. Lorsque les deux espèces sont élevées en groupes mixtes depuis l'émergence, elles se tolèrent progressivement et on assiste à l'apparition de comportements amicaux interspécifiques. Nos résultats montrent également que les individus de chaque espèce, élevés en groupes mixtes, manifestent une tolérance de plus en plus marquée pour des individus non familiers de l'autre espèce, élevés en groupes témoins (rencontres 2). De même, les individus témoins agressent de moins en moins ceux qui proviennent des groupes mixtes (rencontres 2). Dans ces rencontres, l'agression diminue significativement dès que les espèces ont été élevées en groupes mixtes pendant au moins 8 jours. En outre, des différences interspécifiques apparaissent puisque les ouvrières *F. selysi* élevées en groupes mixtes reconnaissent mieux les allospécifiques témoins qui les tolèrent également mieux que les *M. rubida* élevées en groupes mixtes observées dans des rencontres similaires.

Les rencontres faisant intervenir des individus ayant été séparés après 3 mois d'association font apparaître qu'après 1 an de séparation, non seulement les individus familiers sont reconnus

(rencontres 3), mais également les hétérospécifiques non familiers (rencontres 4), et ceci pour les deux espèces.

Après un an de séparation, les individus ne reconnaîtraient donc pas exclusivement leurs composés spécifiques qui existent seulement à l'état de traces sur la cuticule des familiers, mais reconnaîtraient les composés hétérospécifiques auxquels ils ont été familiarisés. Ils ont donc mémorisé le visa hétérospécifique des individus avec lesquels ils furent placés dès leur émergence. L'apprentissage de l'odeur des congénères est rendue possible par l'existence de la période sensible, pendant laquelle la jeune fourmi peut être sensibilisée à une odeur étrangère, ce qui lui permettrait par la suite de reconnaître les non spécifiques.

II.5. Conclusion du modèle des colonies mixtes

Contraintes à vivre en situation de groupe mixte, les jeunes ouvrières *M. rubida* ne suscitent pas d'agressivité de la part des *F. selysi* et vice versa, on obtient alors une "fusion" des deux sociétés. Cependant, dans les associations, la reconnaissance des familiers est remarquablement précise, la reconnaissance de l'espèce associée restant toujours différente de la reconnaissance des congénères appartenant à la même espèce. En effet, l'intégration des deux espèces n'est jamais parfaite et le plus haut niveau de relations sociales se rencontre toujours entre les familiers de même espèce, même lorsque les individus sont jeunes. La préférence spécifique reste donc prioritaire si les individus sont élevés ensemble. De plus, il y a moins de relations (contacts, toilettes ou trophallaxies) entre des individus de même espèce élevés dans les groupes mixtes, qu'entre des individus élevés en groupes témoins (Corbara et Errard, 1991).

Un des facteurs déterminant de cette tolérance atypique observée entre les espèces associées est la possibilité des membres du groupe mixte d'adopter un profil d'hydrocarbures cuticulaire commun. Les modifications du visa chimique, qui s'effectuent pendant les premières heures d'association avec des congénères permettent ainsi aux individus d'être reconnus (Errard, 1994a). Ce phénomène, de construction d'un visa collectif, représenterait ainsi les bases chimiques apparentes de la cohabitation pacifique entre

les individus du groupe mixte. Nos résultats ne nous permettent cependant pas d'avoir une réponse définitive quant au mode d'acquisition des hydrocarbures "étrangers" par chaque espèce : camouflage (transfert passif ou actif des hydrocarbures lors des contacts, toilettes ou trophallaxies interindividuelles) ou mimétisme chimique (biosynthèse des hydrocarbures hétérospécifiques par induction). Que les hydrocarbures cuticulaires étrangers ou leurs précurseurs soient échangés par transfert entre les individus vivant dans le même nid, ou qu'ils soient synthétisés *de novo*, nous sommes sûrs que ces phénomènes s'opéreraient dès les premières heures d'association.

Comme le visa chimique, le modèle de référence peut être modifié par l'environnement social. Ainsi, les modifications du modèle de référence s'effectueraient par apprentissage lors de la familiarisation précoce et amèneraient les individus à reconnaître de façon atypique les allospécifiques familiers ou non familiers. De plus, cet apprentissage avec mémorisation de la signature chimique des individus de l'espèce associée, serait irréversible puisque les individus reconnaissent les allospécifiques, même non familiers, après 1 an de séparation.

III. Discussion generale

On serait tenté de faire un parallèle entre le modèle des colonies mixtes et les mécanismes de défense présents chez les organismes. En effet, au sein d'un organisme supérieur (mammifères et oiseaux), les cellules du système immunitaire reconnaissent une variété quasi infinie de cellules et substances étrangères, les discriminant de celles provenant du corps. Dans ce système, il faut cependant faire la distinction entre d'une part, l'ensemble des antigènes "fondateurs" présents dès le début de l'ontogenèse, qui sont "tolérés", et d'autre part des antigènes qui se présentent pour la première fois et isolément après que le système soit parvenu à maturité, et qui provoquent une "réponse immunitaire" déclenchant alors leur propre destruction. Ce parallèle a tout de fois ses limites. En effet, dans le cas des sociétés d'insectes, la situation n'est pas identique mais les hydrocarbures cuticulaires, indices chimiques corrélés au

génomique d'individus fortement apparentés, permettent la précision d'une discrimination pratiquement équivalente. La reconnaissance des congénères ou des familiers dans les colonies serait donc tout aussi élaborée que le système immunitaire des organismes supérieurs. Bien que performante, l'efficacité de ces systèmes de défense peut être contournée notamment par les parasites. En effet, il existe en nature différents profiteurs sociaux (myrmécophiles, inquilines, parasites ou voleurs), qui peuvent pénétrer dans un groupe social précis (colonie hôte) sans être agressés et semblent même être reconnus comme congénères. Dans certaines circonstances, c'est en acquérant l'odeur d'une colonie hôte (camouflage), que les parasites voleurs peuvent tromper le système de reconnaissance de la colonie, y pénétrer et exploiter ses ressources. Par exemple, Franks et coll. (1990) ont montré que les reines parasites de la fourmi *Leptothorax kutteri* acquièrent l'odeur de l'espèce hôte *L. acervorum*. Vander Meer et Wojcik (1982) démontrent également un transfert d'odeur entre une espèce de fourmis et un myrmécophile introduit dans la colonie de fourmis. Une autre possibilité d'intégration des parasites dans les colonies hôtes ou les colonies cibles est la possibilité d'un mimétisme chimique, où le parasite aurait la possibilité de synthétiser les composés chimiques de l'hôte (Howard et coll., 1980 ; Howard et coll., 1990 ab). La notion d'apprentissage et de mémorisation de l'odeur coloniale ayant été démontrée dans le modèle des colonies mixtes (Errard, 1994b), la reconnaissance d'une fourmi et par suite l'orientation de ses comportements sociaux dépendraient donc de son "histoire sensorielle sociale" dans les premières heures suivant l'émergence. Il s'agirait d'une mémoire partagée par l'ensemble des membres de la colonie. Cet apprentissage induit une certaine plasticité, mais celle-ci présente un risque potentiel car elle rend les individus vulnérables à des parasites. Aussi, il existe un équilibre entre la souplesse de l'apprentissage et les phénomènes de verrouillage. Tandis que la familiarisation favorise l'apprentissage, l'existence de la période critique permet de le limiter. En effet, l'apprentissage n'est possible que quand l'individu est jeune c'est à dire quand la probabilité de connaître des étrangers est faible et quand les seuls individus proches sont les apparentés puisque les jeunes imagos ne sortent pas du nid.

En référence au modèle des fourmis Ponérines, un autre mécanisme très simple pourrait être envisagé. Dans ce cas, la reconnaissance serait uniquement basée sur la correspondance entre la signature des congénères, le visa collectif des fourmis d'un même nid pourrait être assimilé à une "mémoire externe" qui servirait de référence. En effet, la cuticule de l'ensemble des congénères pourrait être assimilée à un support extériorisé intégrant à tout moment les traces de la composition démographique de la société. La formation de ce visa collectif reste hypothétique : il pourrait aussi bien résulter d'une addition des signatures individuelles à la suite des échanges sociaux très fréquents, que d'une production induite par la perception des congénères. Comme nos expériences d'adoption le montrent, l'arrivée de nouveaux individus induirait une mise à jour automatique et continue du visa.

Le recours à un processus de mémoire devient inutile puisque chaque membre de la colonie porte sur lui-même le visa collectif constamment actualisé. Cette hypothèse permettrait de comprendre le maintien de la reconnaissance coloniale lors des modifications expérimentales et du renouvellement démographique (naissance et mort des individus composant la société). En l'absence d'une mémoire de la référence il est nécessaire que le système fonctionne sur des règles simples impliquant (1) que la référence soit codée sur la cuticule de chaque individu et (2) que la perception d'un contraste génère l'agression. Cette capacité à localiser la référence et déclencher l'agression peut fort bien avoir été sélectionnée au cours de l'évolution dans les groupes primitifs auxquels appartiennent les Ponérines.

Au terme de cette étude, la notion de "représentation" de l'identité sociale chez les fourmis peut être critiquée. Cependant, l'exemple des colonies "mixtes" pose clairement l'existence d'une mémoire de référence dont la composante propre à l'espèce est dominante. Nous avons seulement voulu ici poser les bases d'une réflexion sur le problème de la cognition dans les groupes sociaux.

Dominique FRESNEAU, Christine ERRARD
Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, CNRS/URA 667
Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse

Remerciements

Nous remercions C. Lenay et un rapporteur anonyme dont les remarques pertinentes ont permis d'améliorer la version finale de cette étude.

Bibliographie

- BAGNÈRES A.G., ERRARD C., MULHEIN C., JOULIE C, et LANGE C. (1991) Induced mimicry of colony odors in ants. *J. Chem. Ecol.*, 17, 1641-1664.
- BLAUSTEIN A.R. (1983) Kin recognition mechanisms: phenotype matching or recognition alleles? *Am. Nat.*, 121, 749-753.
- CORBARA B., ERRARD C. (1991) The organization of artificial heterospecific ant colonies. The case of the *Manica rubida/Formica selysi* association: mixed colony or parallel colonies? *Behav. Proc.*, 23, 75-87.
- ERRARD C., JAISSON P. (1984) Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérosécifiques chez les fourmis. *Folia Entomol. Mex.*, 61, 87-98.
- ERRARD C. (1994a) Development of interspecific recognition behavior in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi* (Hymenoptera: Formicidae) reared in mixed-species groups. *J. Insect Behav.*, 7, 83-99.
- ERRARD C. (1994b) Long term memory involved in nestmate recognition learning in ants. *Anim. Behav.*, 48, 263-271.
- FIELDE A.M. (1903) Artificial mixed nests of ants. *Biol. Bull.*, 5, 320-325.
- FIELDE A.M. (1904) Power of recognition among ants. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, 7, 227-250.
- FOREL A. (1874) *Les fourmis de la Suisse*. Bâle, Genève, Lyon, 452 p.
- FRANKS N., BLUM M., SMITH R.K., ALLIES A.B. (1990) Behavior and chemical disguise of cuckoo ant *Leptothorax kutteri* in relation to its host *Leptothorax acervorum*. *J. Chem. Ecol.*, 16(5), 1431-1444.
- FRESNEAU D. (1983) *La fermeture des sociétés chez les fourmis ponérines*. Film 16 mm. Coul. 22 mm, S.F.R.S. Paris (version Fr.).
- FRESNEAU D. (1994) *Ethologie de comportements sociaux chez une ponérine Pachycondyla apicalis*. Thèse d'Etat, Université Paris-Nord.
- GAMBOA G.J., REEVE H.K., HOLMES W.G. (1991) Conceptual issues and methodology in kin-recognition research: a critical discussion. *Ethology*, 88, 109-127.
- HÖLLDOBLER B., WILSON. E.O. (1990) *The ants*. Harvard University Press, 732 p.
- HOLMES W.G., SHERMAN P.W. (1983) Kin recognition in animals. *Amer. Sci.*, 71, 46-55.
- HOWARD R.W., Mc DANIEL C.A., BLOMQUIST G.J. (1980) Chemical mimicry as an integrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science*, 210, 431-433.
- HOWARD R.W., AKRE R.D., GARNETT W.B. (1990a) Chemical mimicry in an obligate predator of carpenter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 83(3), 607-616.

HOWARD R.W., STANLEY-SAMUELSON D.W., AKRE R.D. (1990b)
Biosynthesis and chemical mimicry of cuticular hydrocarbons from the obligate predator, *Microdon albicomatus* Novak (Diptera: Syrphidae) and its ant prey, *Myrmica incompleta* Provancher (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 63(3), 437-443.

- HOWSE P.E. (1975) Chemical defenses of ants, termites and other insects: some outstanding questions. In: *Pheromones and defensive secretions in social insects* (Noirot, C., Howse, P.E. & G. Le Masne, eds.), IUSSI, Dijon, France, 23-40.
- JAISSON P. (1991) Kinship and fellowship in ants and social wasps. In: *Kin recognition* (Hepper, P.G., ed.), Cambridge, 63-93.
- KUTTER H. (1967) Liste sozialparasitischer Ameisen. *Arch. Inst. Gr. Ducal, Luxembourg*, 33, 201-210.
- LE DOUARIN N.M. (1993) Embryonic neural chimeras in the study of brain development. *TINS*, 16(2), 64-72.
- MOREL L., VANDER MEER, R.K., Lavine B.K. (1988) Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*): behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22, 175-188.
- MORIN E. (1980) *La méthode*, tome II, La vie de la vie. Paris, Le Seuil.
- STUMPER R. (1950) Etudes myrmécologiques. X. La myrmécobiose. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 44, 31-43.
- VANDER MEER R.K., WOJCIK D.P. (1982) Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, 218, 806-808.