

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:233-241 (1989)

ORGANISATION SPATIALE DE *Manica rubida* (MYRMICINAE) ET *Formica selysi* (FORMICINAE) EN COLONIES HOMO- ET HETEROSPECIFIQUES. CORRELATIONS AVEC L'ORGANISATION SOCIALE.

B. CORBARA & C. ERRARD

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA CNRS 667, Univ. Paris XIII,
Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France

Résumé : Nous avons étudié la distribution spatiale des fourmis dans les nids sans reine de deux espèces, *Manica rubida* (Myrmicinae) et *Formica selysi* (Formicinae), élevés en sociétés homospécifiques témoins et en société mixte hétérosécificque.

Pour cela nous avons utilisé une méthode basée sur un marquage individuel et sur un relevé automatisé des données par technique photographique.

Il apparaît que les deux espèces, contraintes à vivre en situation de société mixte, conservent leurs caractéristiques d'organisation spatiale observées dans les colonies témoins. Ainsi, les *Formica selysi*, présentent une distribution diffuse dans le nid et les *Manica rubida* sont beaucoup plus agrégées. Sur la base de ce critère spatial, la colonie mixte peut donc se concevoir comme la juxtaposition de deux sociétés qui s'ignorent.

Corrélativement, l'organisation sociale de la colonie mixte montre que les fourmis des deux espèces ont leurs comportements orientés majoritairement vers les homospécifiques (imaginaires ou préimaginaires) même si, sur le plan quantitatif, l'éthogramme de chaque espèce est perturbé au niveau des relations homospécifiques.

Mots-clés : Formicidae, colonie mixte artificielle, organisation spatiale, organisation sociale.

Summary : Spatial organization of *Manica rubida* (Myrmicinae) and *Formica selysi* (Formicinae) reared in homospecific and heterospecific colonies. Correlations with their social organization.

The spatial organization of two ant species, *Manica rubida* and *Formica selysi*, reared without a queen in artificial nests, was studied in homospecific and heterospecific colonies.

We used a method based on individual labelling and automated photographic recording of data. The two species, which are forced to live together in the same artificial mixed colony, show the same spatial organization as they do in control homospecific colonies. The *Formica selysi* are spread in the whole nest while the *Manica rubida* are mostly clustered in one chamber. In the case of *Formica selysi*, individual spatial profiles are very heterogeneous while in the other species they are very homogeneous.

Judging from these spatial data concerning the artificial mixed colony, it seems that the two societies live as if ignoring each other.

Correlatively, the social organization of the mixed colony shows that patterns of social behaviour are mostly directed towards homospecific (imaginal and pre-imaginal) nestmates.

Nevertheless, the social ethograms of the two species seem to be quantitatively modified especially in the case of *Manica rubida* where homospecific-directed patterns of social behaviour increase considerably.

Key words : Formicidae, artificial mixed colony, spatial organization, social organization.

INTRODUCTION

Dans la nature, des fourmis d'espèces différentes peuvent s'associer pour constituer des colonies mixtes. Ces formes d'association ont reçu les désignations contradictoires de "parasitisme social" et de "symbiose sociale" puis ont été nommées "myrmécobioses" par STUMPER (1950). Cet auteur y distingue les cas où les fourmis des deux (ou plusieurs) espèces s'interpénètrent pour ne former qu'une seule colonie (occupant le même habitat, élevant ensemble leur couvain et s'occupant en commun des travaux "domestiques"), de ceux où l'association est moins intime (chaque espèce maintenant son autonomie, aussi bien au niveau de l'habitat que des soins au couvain).

Expérimentalement, FIELDE (1904) réalisa des sociétés mixtes artificielles avec des espèces qui ne pratiquent jamais ce type d'association. Elle a ainsi mis en évidence le rôle de l'apprentissage dans la reconnaissance coloniale. Le stade jeune adulte apparaît alors être la période déterminante pour l'intégration des individus dans la colonie, les interactions précoces avec les congénères ayant une importance fondamentale (ERRARD, 1984; ERRARD et JAISSON, 1984).

Nous nous proposons ici d'étudier, dans l'association *Manica rubida* (Myrmicinae) / *Formica selysi* (Formicinae), l'organisation spatiale ainsi que la division du travail. Ceci nous permet d'étudier les relations entre ces deux espèces dont les membres ont été contraints, aussitôt après leur émergence, à occuper un même nid. L'accent sera mis ici sur l'organisation spatiale selon une approche que nous avons déjà utilisée dans d'autres contextes (CORBARA et coll., 1986; FRESNEAU et coll., 1989, ce volume).

L'organisation spatiale et les données comportementales sont analysés parallèlement dans des colonies homospecifics témoins afin d'évaluer, pour chaque espèce, l'impact de ce voisinage.

MATERIEL ET METHODES

Les espèces étudiées, *Manica rubida* et *Formica selysi* ont été récoltées dans le même biotope (Samöens, Alpes françaises, 1000 mètres d'altitude) en Juillet 1987.

Les colonies "mères" sont installées au laboratoire dans des nids artificiels maintenus dans les conditions suivantes : photopériode naturelle (Paris, Août 1987), température 22-25°C, alimentation avec miel, mouches et vers de farine.

Les cocons et les nymphes sont prélevés dans les colonies mères et placés dans deux "éclosoirs" (boîtes ouvertes avec abreuvoir et nourriture) où une vingtaine d'ouvrières soignent leur couvain respectif. Des travaux

antérieurs nous ont montré que l'association *Manica rubida*/*Formica selysi* était réalisable dans les 24 heures post émergence dans le cas où les fourmis proviennent, comme ici, de nids sympatriques (ERRARD, 1986). Une colonie mixte a été formée en prélevant un lot de jeunes ouvrières de chaque espèce qui ont été introduites dans un nid en plâtre, avec 10 nymphes et 10 cocons de leur couvain respectif. Les nids comportent six loges successives reliées à un "milieu extérieur" (Fig. 1).

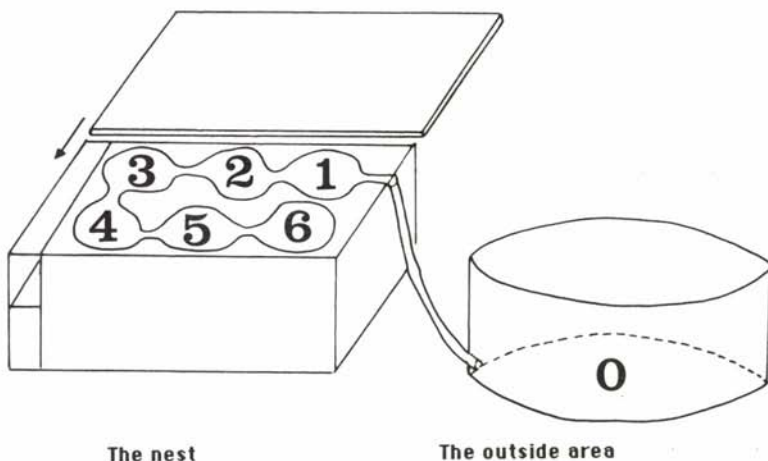


Fig 1 : Le dispositif d'élevage.
Fig 1 : The rearing device.

Les colonies témoins ont été formées à partir de lots d'ouvrières d'une seule espèce rassemblées dès l'émergence, avec 10 nymphes ou 10 cocons de leur couvain.

Dès le deuxième jour, dans les trois colonies, chaque fourmi est marquée individuellement à l'aide d'une pastille d'identification (VERRON et BARREAU, 1974).

Du huitième au onzième jour, nous avons relevé les localisations et le comportement des individus par une technique photographique automatisée (CORBARA et coll, 1986) à raison d'une photographie toutes les 45 minutes.

Au cours de la période de prise de vues les trois nids comportaient :

- pour *Manica rubida* : 22 fourmis.
- pour *Formica selysi* : 21 fourmis.
- pour la société mixte : 21 *M. rubida* et 23 *F. selysi*.

Nous présentons ici les résultats obtenus sur 100 relevés photographiques successifs pour chaque colonie.

RESULTATS

1- ORGANISATION SPATIALE :

Pour chacune des trois colonies, nous obtenons une matrice de données individus X localisations. A chaque fourmi y correspond un profil individuel de distribution spatiale. Chaque profil individuel se traduit par une série de fréquences de présence sur chacune des 7 localisations retenues (la localisation 0 correspond à l'extérieur, et les localisations de 1 à 6 correspondent aux 6 loges successives du nid).

Si on additionne les fréquences de présence individuelle sur chaque localisation on obtient le profil collectif de distribution spatiale de chaque colonie.

Pour décrire l'organisation spatiale, nous avons établi une typologie des différents profils de distribution dans le nid. Trois types ont été retenus :

- **Type 1** : fourmi répartie de façon homogène sur les différentes localisations du nid au cours de la période d'étude.
- **Type 2** : fourmi présentant une localisation préférentielle au cours de la période d'étude.
- **Type 3** : fourmi présentant deux maxima de fréquentation dans le nid, séparés par une ou deux chambres peu visitées.

Organisation spatiale de *Formica selysi* en société homospécifique (Fig. 2) :

Le profil collectif de distribution spatiale de la colonie étudiée est de type 3, l'organisation spatiale se caractérisant par deux maxima.

Trois chambres du nid représentent chacune environ un quart des occurrences : la chambre 2, la 3 et la 5. La chambre 4 ne totalise que 10% des présences totales.

Les *Formica selysi* sont donc réparties dans le nid d'une façon assez dispersée. L'analyse des profils individuels de distribution spatiale montre l'existence de patterns hétérogènes.

- **Type 1** : quatre fourmis s'y rattachent. La fourmi VI présentant par ailleurs un fort taux de présences à l'extérieur du nid. Les trois autres fourmis (marquées 8, GU et PA) sortent peu.

- **Type 2** : neuf individus s'y rapportent. Cinq fourmis fréquentent surtout la chambre 2 (marquées GV, PX, PY, GY et 4). Trois fourmis ont leur score maximal de fréquentation dans la chambre 3 (marquées EX, I et U). Un individu, la fourmi G2 fréquente surtout la chambre 5.

- **Type 3** : Huit individus se rapportent à ce type. Ces fourmis (marquées CA, PW, PD, PB, 6, 5, PO, IN) ont un maximum de fréquentation en chambre 2 ou 3, et un second maximum en chambre 5.

Organisation spatiale de *Manica rubida* en société homospécifique (Fig. 2) :

Dans cette société, le profil collectif de distribution spatiale appartient au type 2. Les *Manica rubida* sont groupées, elles se répartissent à 44% dans la chambre 3. La chambre 2 voisine compte, quant à elle, pour 21% des présences enregistrées.

Les profils individuels sont très homogènes, ils appartiennent tous au type 2. Quatre fourmis (marquées G2, P, PA et I) ont leur score maximum de

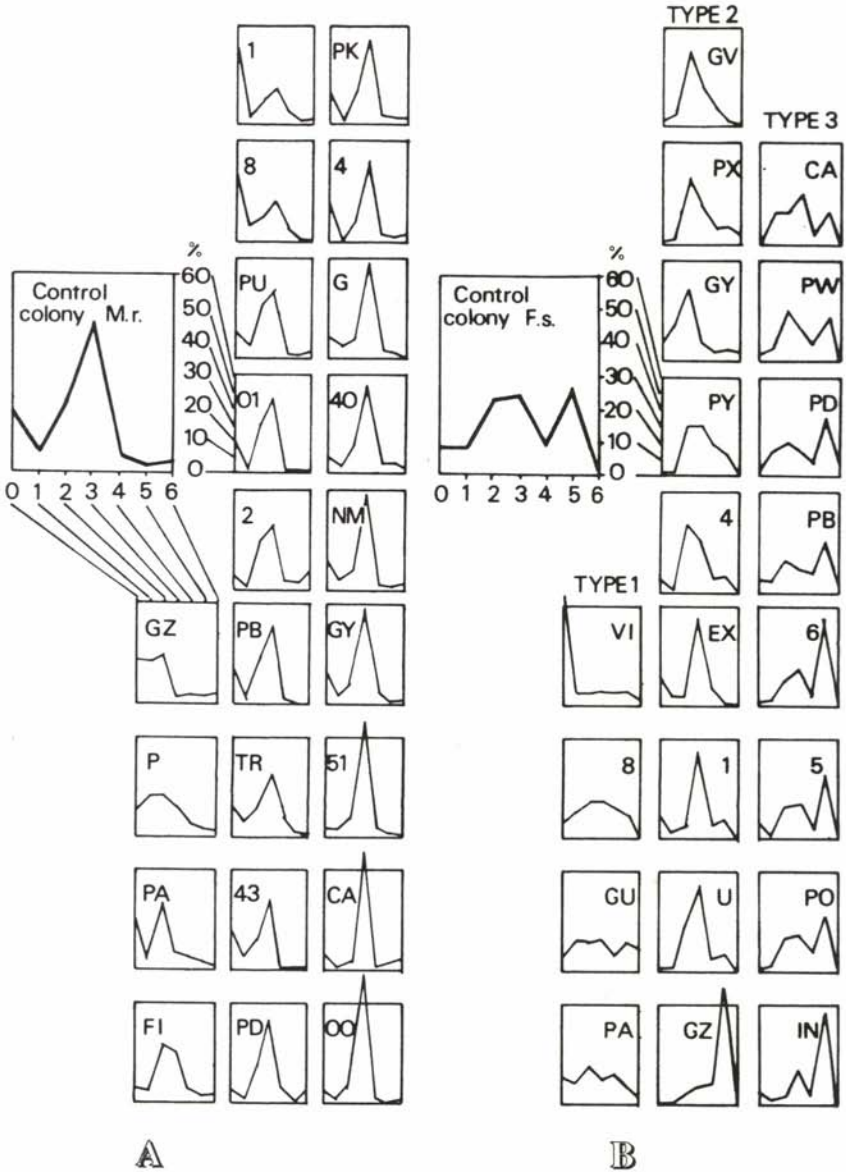


Fig 2 : Profils de distribution spatiale dans les colonies témoins (A : *Manica rubida* et B : *Formica selysi*)

Fig 2 : Spatial distribution in control colonies (A : *Manica rubida* and B : *Formica selysi*)

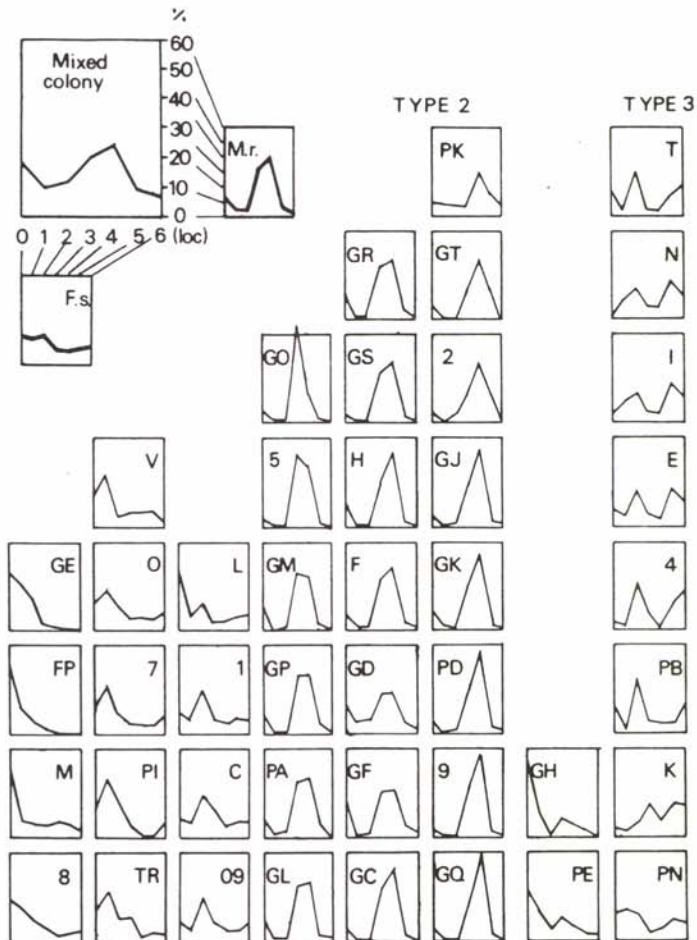


Fig 3 : Profils de distribution spatiale dans la colonie mixte.
 Fig 3 : Spatial distribution in the mixed colony.

fréquentation en chambre 1 ou 2. Toutes les autres ont leur score maximum en chambre 3.

Organisation spatiale dans la société mixte hétérosécificique (Fig. 3) :

Le profil collectif de distribution spatiale est de Type 1, cependant, il masque une hétérogénéité très importante des profils individuels. Si l'on reprend la typologie pour les profils individuels on observe :

- Type 1 : aucune fourmi n'a un profil s'y rapportant.
- Type 2 : 34 fourmis s'y rapportent, on y distingue :

- 5 fourmis ayant leur maximum de fréquentation dans le nid en chambre 1 et présentant par ailleurs un fort taux de sorties hors du nid. Il s'agit de 4 *Formica* (marquées P, 8, M et L) et d'une *Manica* (marquée GE).

- 8 ouvrières de l'espèce *Formica* ayant leur maximum de fréquentation dans le nid en chambres 1 et/ou 2.

- 21 ouvrières de l'espèce *Manica* ayant leur maximum de fréquentation dans le nid en chambres 3 et/ou 4.

- Type 3 : 10 fourmis s'y rapportent, on y distingue :

- deux fourmis ayant leur maxima de fréquentation en chambre 1 et en chambre 3. Il s'agit de la *Manica* marquée GH et de la *Formica* marquée FP.

- 8 fourmis ayant leurs maxima de fréquentation en chambre 2 et en chambres 5 et/ou 6. Ce sont toutes des *Formica*.

2) ORGANISATION SOCIALE :

Pour l'étude de l'organisation sociale nous avons utilisé un répertoire comportemental de référence comme grille d'analyse des items observés sur les documents photographiques. Ce répertoire, qui met l'accent sur les relations interindividuelles, comporte les catégories comportementales suivantes :

- SCO : soins au couvain homospécifique
- SCE : soins au couvain hétérosécificique
- TDO : toilette donnée homospécifique
- TDE : toilette donnée hétérosécificique
- CDO : contact donné homospécifique
- CDE : contact donné hétérosécificique
- TRO : toilette reçue homospécifique
- TRE : toilette reçue hétérosécificique
- TXO : trophallaxie homospécifique
- TXE : trophallaxie hétérosécificique
- NSN : activité non spécifique dans le nid
- AA : activité alimentaire
- AD : activité domestique
- AE : activité à l'extérieur

Pour chacune des trois colonies nous obtenons donc une matrice de données individus X comportements. Nous nous bornerons ici à l'étude des profils comportementaux collectifs relatifs à :

- la colonie témoin de *Formica selysi*,

- la colonie témoin de *Manica rubida*,
- l'ensemble des *Formica selysi* de la colonie mixte,
- l'ensemble des *Manica rubida* de la colonie mixte.

Chaque profil collectif est constitué par une suite de fréquences d'occurrence de chaque catégorie comportementale retenue dans le répertoire. Ce profil collectif correspond à l'éthogramme (au sens de WILSON et FAGEN, 1974) de la société étudié pendant la période considérée.

De façon générale on constate qu'en situation de colonie mixte les activités sont surtout tournées vers les homospécifiques.

Chez les *Manica rubida*, 6,5 % de l'activité totale est dirigée vers les hétérosécifiques (imagos ou cocons de *Formica selysi*), alors que 48,5 % de l'activité totale est dirigée vers les homospécifiques (imagos ou nymphes de *Manica rubida*).

Chez les *Formica selysi*, 10,5 % de l'activité totale est dirigée vers les hétérosécifiques alors que 31 % de l'activité totale est dirigée vers les homospécifiques.

De façon plus précise, chez les *Manica rubida* :

- parmi les soins au couvain (qui représentent 14 % de l'activité totale) 28 % sont hétérosécifiques.
- parmi les toilettes données (qui représentent 12 % de l'activité totale) 40 % sont hétérosécifiques.
- parmi les contacts donnés (qui représentent 5 % de l'activité totale) 38 % sont hétérosécifiques.
- parmi les trophallaxies (qui représentent 5 % de l'activité totale) 7 % sont hétérosécifiques.

Chez les *Formica selysi* :

- parmi les soins au couvain (qui représentent 43 % de l'activité totale) 4 % sont hétérosécifiques.
- parmi les toilettes données (qui représentent 4,5 % de l'activité totale) 18 % sont hétérosécifiques.
- parmi les contacts donnés (qui représentent 2,5 % de l'activité totale) 47 % sont hétérosécifiques.
- parmi les trophallaxies (qui représentent 0,5 % de l'activité totale) 50% sont hétérosécifiques.

D'autre part, si on compare les deux espèces en situation de colonie homospécifique et en situation de colonie mixte hétérosécifique, des modifications importantes sont à souligner quant aux profils comportementaux, surtout chez les *Manica rubida*. Chez cette espèce, le taux de soins au couvain homospécifique fait plus que doubler par rapport à celui observé en colonie témoin, passant de 17 % à 41 % de l'activité totale.

CONCLUSION

Contraintes à vivre en situation de colonie hétérosécifique les *Manica rubida* et les *Formica selysi* conservent leurs caractères spécifiques d'organisation spatiale.

Sur le plan de l'organisation sociale les relations interindividuelles sont préférentiellement orientées vers les homospécifiques. Cela est encore beaucoup plus net pour ce qui concerne les activités tournées vers le couvain. Les fourmis des deux espèces si elles sont contraintes à interagir le

font, mais dans des proportions moindres qu'elles ne le font chacune entre elles.

Si l'on veut situer cette association artificielle *Manica rubida/ Formica selysi*, par rapport aux associations naturelles telles que les a définies STUMPER (1950), il s'agirait ici d'une "myrmécobiose apparente" où les fourmis vivent dans une contiguïté plus ou moins étroite mais élevant séparément leur couvain respectif.

Sachant que la cohésion sociale est basée sur une reconnaissance de l'odeur partagée par les membres de la colonie, les résultats concernant ces données spatiales et comportementales sont à analyser ultérieurement au regard des progrès des données chimiques, notamment en ce qui concerne les modalités de transfert des substances cuticulaires entre les deux espèces (voir ERRARD et coll., ce volume).

Remerciements : Nous tenons à remercier Y. LECLERC pour son aide technique.

REFERENCES

CORBARA B., FRESNEAU D., 1987. - Spatial organization in artificial nests of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae) colonies and its correlation with social organization. *Proc. XXth Int. Ethol. Conf.*, 34-35, Madison.

CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P., LECLERC Y., GOODALL G., 1986.- An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes*, 13, 237-249.

ERRARD C., 1984. - Evolution, en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospecifics chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. *Ins. Soc.*, 31, 185-198.

ERRARD C., 1986. - Role of early experience in mixed-colony odor recognition in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi*, *Ethology*, 72, 243-249.

ERRARD C., BAGNERES A.-G., CLEMENT J.-L., 1989. - Les signaux chimiques de la reconnaissance interspecific chez les fourmis, *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, London, ce volume.

ERRARD C., JAISSON P., 1984. Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospecifics chez les fourmis. *Fol. Entomol. Mex.*, 61, 87-98.

FIELDE A. M., 1904. - Power of recognition among ants. *Bull. Biol.*, 7, 227-250.

FRESNEAU D., CORBARA B., LACHAUD J.-P., 1989. - Organisation sociale et structuration spatiale autour du couvain chez *Pachycondyla apicalis* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, London, ce volume.

STUMPER R., 1950. - Etudes myrmécologiques. X. La myrmécobiose. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 44, 31-43.

VERRON H., BARREAU S., 1974. - Une technique de marquage des insectes de petite taille. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 108, 259-262.

WILSON E.O., FAGEN R.M., 1974. - On the estimation of total behavioral repertoires in ants. *N.Y. Entomol. Soc.*, 82, 106-112.