

RESULTATS PRELIMINAIRES SUR LE COMPORTEMENT DE *Formicoxenus provancheri* EN RELATION AVEC SON HOTE *Myrmica incompleta* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

A. LENOIR¹ & A. FRANCOEUR² & C. ERRARD¹ & P. JAISSON¹

- 1) Laboratoire d'Éthologie et Sociobiologie, URA CNRS 667, Univ. Paris XIII, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France
 2) Laboratoire de Biosystématique, Univ. du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, G7H 2B1 Québec, Canada

Résumé. Nous présentons des observations sur les relations entre deux espèces de fourmis néarctiques: *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Les *Formicoxenus* sont très attirées par les adultes de *Myrmica* qu'elles lèchent très souvent. Les interactions agressives entre les deux espèces sont rares et de courte durée mais nécessitent une période d'accoutumance pendant laquelle de nombreuses agressions se produisent. Les *Formicoxenus* présentent des postures d'apaisement, comparables à l'appel sexuel des *Leptothorax*, qui leur permettent de se faire tolérer. La reconnaissance coloniale semble assez faible chez les adultes des deux espèces, ce qui est un facteur prédisposant au parasitisme.

Mots-clés: xénobiose, fourmis parasites, reconnaissance coloniale, agressivité, postures d'apaisement, Formicidae, *Formicoxenus*.

Preliminary results on the behaviour of *Formicoxenus provancheri* in relation to its host *Myrmica incompleta*.

Summary: We present some preliminary observations on the relations between two nearctic ant species *F. provancheri* and *M. incompleta*. *Formicoxenus* workers are very attracted by *Myrmica* workers and queens, they lick them very frequently. Aggressive interactions between the two species are rare and short, but *Formicoxenus* are strongly aggressed when introduced into an unknown colony of *Myrmica*. The intruders are progressively accepted, *Formicoxenus* presenting appeasement postures, similar to the sexual calling of *F. nitidulus*, which inhibit the hosts' aggressiveness. Intercolonial recognition seems to be weak between adults, which is a predisposing factor for parasitism.

Key-words: xenobiosis, parasitic ants, colonial recognition, aggressiveness, appeasement postures, Formicidae, *Formicoxenus*.

INTRODUCTION

La *xénobiose* est un mode de vie assez peu répandu chez les Fourmis puisqu'il n'est connu que chez les *Formicoxenus*. Il s'agit d'espèces qui vivent à l'intérieur ou à la périphérie du nid de l'espèce hôte mais en ayant toujours leurs propres chambres à couvain isolées. Elles circulent dans les galeries du nid de l'hôte qui les tolère plus ou moins facilement. Elles sont dépendantes de l'hôte pour leur alimentation.

Le genre *Formicoxenus* vient de faire l'objet d'une révision récente (Francoeur et al. 1985). Deux espèces ont été étudiées à ce jour: *F. nitidulus* holarctique et *F. diversipilosus* néarctique, vivant dans des sociétés de *Formica* du groupe *rufa*. Les *Formicoxenus* parasites de *Myrmica* sont par contre très peu connus. *Formicoxenus pro-vancheri* et son hôte *Myrmica incompleta* ont une vaste aire de répartition géographique en Amérique du nord (Francoeur et al. 1985) et leur biologie a fait l'objet d'une étude de Buschinger et al. (1980). Nous les avons récoltées dans deux régions différentes du Québec. Nous avons tout d'abord étudié la fermeture de sociétés de ces espèces, puis nous avons analysé les interactions entre les adultes.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis sont élevées au laboratoire à 20°C dans des boîtes de pétri selon le modèle utilisé par Alloway (1979). Elles contiennent un abreuvoir et deux 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*.

Tous les tests ont été effectués dans de petites boîtes de pétri avec des groupes expérimentaux provenant de plusieurs dizaines de colonies.

RESULTATS

1) Fermeture des sociétés

Nous avons effectué des transferts de groupes de cinq individus d'une société dans une autre société, dans quatre situations

- Myrmica* --> *Myrmica*
- Formicoxenus* --> *Formicoxenus*
- Formicoxenus* --> société mixte *Myrmica/Formicoxenus*
- Formicoxenus* --> société pure *Myrmica*

Les sociétés expérimentales de *Myrmica* étaient composées, à partir de colonies mères, de 50 ergates (10 fourrageuses prélevées dans l'aire extérieure et 40 nourrices prélevées sur le couvain dans le nid), 1 gyne, 5 nymphes, 10 larves et une vingtaine d'oeufs (ou toutes petites larves). Nous utilisons la terminologie de Francoeur et al. (1985) pour qualifier les diverses castes: ergates ("ouvrières") et gynes ("reines"). Pour les *Formicoxenus* nous avons choisi des sociétés de taille moyenne, c'est-à-dire constituées de 30 à 80 individus et dont le couvain était en quantité variable. Les Fourmis intruses ont été observées au bout de 24h pour les *Myrmica*, ce qui représente un délai suffisant car il y a adoption rapide, et au bout de 1 et 3 jours pour les *Formicoxenus*. Les cadavres éventuels sont enlevés, on note la position des intruses (dans le nid ou dans l'aire extérieure) et si elles sont

agressées. Sont considérées comme adoptées toutes les fourmis qui séjournent pacifiquement dans le nid.

Il apparaît sur le tableau 1 que les agressions entre *Myrmica* sont exceptionnelles, quelle que soit la distance géographique entre les deux sociétés. Les intruses sont adoptées rapidement et se déplacent pacifiquement dans l'aire extérieure ou dans le nid de la colonie adoptive. Elles rentrent un peu moins souvent dans le nid (58 à 60% contre 80% pour les témoins; X^2 signif.), ce qui traduit une "gène" probablement liée à la discrimination coloniale. Les intruses reconnaissent le nid étranger. Il n'y a aucune différence en fonction de la distance géographique entre les colonies (X^2 non signif.). Il est donc possible de considérer que les sociétés de *Myrmica incompleta* forment des entités bien individualisées mais qui sont très ouvertes. 60% des intruses sont adoptées très rapidement même si elles proviennent de colonies très éloignées, les agressions sont rares.

distance entre les colonies	dans le nid	dans l'aire extérieure	agressées ou mortes	nombre de colonies
témoins	0,82	0,18		100
même habitat (maxi 500m)	0,60	0,38	0,02	100
20 km	0,58	0,42		100
150 km	0,59	0,40	0,01	100

Tableau 1 : Probabilité d'adoption entre sociétés de *M.incompleta* au bout de 24h (% calculé sur le nombre total de fourmis testées)

Table 1 : Proportion of *M.incompleta* workers accepted 24h after introduction into nests at different distances (% calculated with the total number of ants tested)

$$X^2 \text{ global (3dl.)} = 17,470 \quad P < 0,005$$

$$X^2 \text{ lignes 2 à 4 (2dl.)} = 0,083 \quad P > 0,50$$

Le tableau 2 donne les résultats d'adoptions entre sociétés de *Formicoxenus*. On obtient le même résultat qu'entre *Myrmica*: pratiquement 100% d'adoptions au bout de 24 heures. Une différence apparaît en fonction de la distance puisque le pourcentage de fourmis entrées dans le nid chute à 45% pour des colonies éloignées de 150km. Il faut noter que l'adoption se fait malgré tout: au bout de trois jours on passe à 80%, ce qui ne diffère pas des résultats obtenus dans le même habitat.

distance entre les colonies	dans le nid	dans l'aire extérieure	agressées ou mortes	nombre de fourmis
témoins(24h)	1,00			32
même habitat (maxi 50m) (24h)	0,76	0,18	0.06	38
150 km -24h	0,45	0,55		55
-3j	0,80	0,16	0,04	55

Tabl.2 : Probabilité d'adoption entre sociétés pures de *F. provancheri*

Tabl.2 : Probability of adoption between pure societies of *F. provancheri*

$$X^2 \text{ 24h (lignes 1 à 3; 2 dl.)} = 34,193 \text{ P} < 0,001$$

$$X^2 \text{ 150km (lignes 3 et 4; 1dl.)} = 12,598 \text{ P} < 0,001$$

Le tableau 3 donne les résultats de transferts de *Formicoxenus* dans des sociétés de *Myrmica*. Dans le même habitat les adoptions sont très faciles (88%) et se font sans aucune agressivité. Cela paraît logique dans la mesure où les sociétés de *Myrmica* forment une supercolonie où toutes les *Formicoxenus* ont accès. On observe des agressions et une mortalité non négligeable au bout de 3 jours. Le taux de rejet passe de 20 à 34% lorsque les colonies de *Myrmica* ont été privées de *Formicoxenus* depuis au moins une semaine. Il semble donc que la tolérance des *Myrmica* envers les *Formicoxenus* soit liée à une habitude à la présence des *Formicoxenus* intruses. Nous n'avons pas encore pu tester des sociétés de *Myrmica* véritablement pures, c'est-à-dire récoltées dans un habitat où les *Formicoxenus* n'existent pas.

2) Interactions entre hôtes et parasites

Cinq ergates de *Myrmica* ont été mises en présence d'une *Formicoxenus* de colonie étrangère dans une petite boîte de pétri. Des observations ont été réalisées pendant les cinq premières minutes. Ensuite après une période de latence variable pouvant aller jusqu'à 30 minutes, correspondant à la disparition quasi totale de l'agressivité des *Myrmica* envers les *Formicoxenus*, deux périodes de cinq minutes de relevés ont été effectuées. Nous avons noté le comportement de la *Formicoxenus* toutes les cinq secondes, ce qui donne un score d'actes de 60 pour les 5 minutes.

société d'adoption	nid <i>Myrmica</i>	nid <i>Form.</i>	aire extér.	mortes	nb de fourmis
<i>Myrmica</i> mixte (avec <i>Formicoxenus</i>)					
-même habitat					
24h	0,88	-	0,12		17
-150km					
24h	0,32	0,12	0,42	0,14	50
3j	0,23	0,34	0,23	0,20	44
<i>Myrmica</i> privées de <i>Formicoxenus</i> depuis plus d'une semaine					
-24h	0,48		0,36	0,16	50
-3j	0,54		0,12	0,34	50

Tableau 3 : Probabilité d'adoption de *Formicoxenus* dans des sociétés de *Myrmica*.

Table 3 : Probability of adoption of *Formicoxenus* into *Myrmica* societies.

χ^2 24h (lignes 1, 2 et 4; 2 dl.) = 11,008 P

χ^2 3j (lignes 3 et 5; 1 dl.) = 3,168 P

Quand la *Formicoxenus* est introduite dans le groupe de *Myrmica* celles-ci présentent de nombreuses agressions envers l'intruse. Elles peuvent saisir la *Formicoxenus* par les mandibules et la maintenir ainsi pendant plusieurs minutes sans chercher à la piquer. Les *Formicoxenus* peuvent anticiper l'agression en présentant un comportement d'apaisement: la fourmi élève son abdomen face à la *Myrmica*. L'aiguillon est sorti et une gouttelette est libérée à son extrémité. Ce comportement avait été signalé par Stager en 1925 chez *F. nitidulus*. Cet auteur avait cru que la *Formicoxenus* émettait une gouttelette de substance répulsive. En réalité, au cours de nos observations, il n'est jamais apparu d'effet répulsif sur les *Myrmica*. La *Myrmica* qui s'apprête à saisir la *Formicoxenus* et qui perçoit les phéromones, en général referme ses mandibules et s'éloigne. Si la *Myrmica* a déjà saisi la *Formicoxenus*, et que celle-ci puisse relever son abdomen, elle est lachée au bout de quelques secondes. Pour ces raisons nous pouvons parler d'une véritable posture d'apaisement. Ainsi progressivement les *Myrmica* vont se calmer et les agressions seront moins fréquentes, la *Formicoxenus* devient tolérée. La posture d'apaisement est exactement semblable à celle de l'appel sexuel de *F. nitidulus* (Buschinger, 1976). Nous avons d'ailleurs observé aussi cet appel sexuel chez les ergates de *F. pro-vancheri*.

actes	fréquence
apaisements	0,0181
grimper sur My	0,1127
lèche My	
tête	0,3696
thorax	0,0389
pattes	0,0035
abdomen	0,0479
immobile sur My	0,0065
donne trophallaxie	0,0002
reçoit troph.	0,0021
sollicite My	0,0010
léchée par My	0,0008
agressée par My	0,0144
agresse My	0,0002
déplacements sans	
contacts avec My	0,3845
nombre d'actes relevés	4800

Tableau 4 : Ethogramme des interactions *Formicoxenus*
 --> *Myrmica* en situation d'équilibre (*My* = *Myrmica*)
 Table 4 : Ethogram of interactions *Formicoxenus*
 --> *Myrmica* in equilibrium situation (*My* = *Myrmica*)

Relevés après la période de conflits

Les résultats des observations sont présentés tableau 4 et fig.1. Le tableau 4 donne l'éthogramme des interactions entre les deux espèces. La majeure partie de l'activité des *Formicoxenus* est consacrée aux léchages de l'hôte (46%), et ceux-ci sont essentiellement dirigés vers la tête de l'hôte (près de 80% des léchages). Ces léchages sont presque systématiquement accompagnés de stridulations. Des trophallaxies peuvent apparaître, elles se produisent dans les deux sens. Les *Formicoxenus* peuvent aussi être léchées par les *Myrmica*.

Nous avons essayé de voir s'il existait des différences d'interactions selon le statut social des fourmis mises en présence. Les observations ont été effectuées selon un plan d'analyse à deux facteurs: espèce (*Formicoxenus* ou *Myrmica*) et statut social (nourrice ou fourrageuse). Les fourrageuses ont été prélevées dans l'aire extérieure, les nourrices dans le nid et choisies parce qu'elles portaient une larve dans leurs mandibules. La fig.1 montre qu'il y a peu de différences entre les groupes. Il apparaît que les *Myrmica* nourrices sont plus attractives et plus léchées que les fourrageuses *Myrmica* (ANOVA, $P=0,05$). Les *Formicoxenus* sont très attirées par les *Myrmica* quel que soit leur statut social (non signif.). Les jeunes *Formicoxenus* immatures n'ont pas été testées ici.

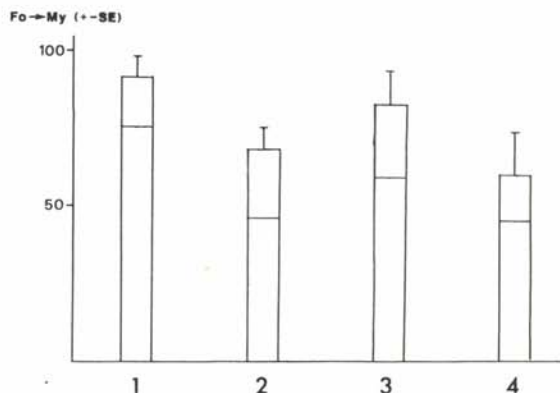


Fig. 1 Interactions non agonistiques présentées par une *Formicoxenus* envers des *Myrmica* après une période d'accoutumance (la ligne horizontale représente le niveau de léchages seuls).

Fig. 1 Non agonistic interactions of *Formicoxenus* in front of *Myrmica* after an familiarization period (horizontal lines indicating the level of licking activities alone).

- | | | | |
|-----|----------------------------|----------|-----------------------|
| 1 : | <i>Formicoxenus</i> nurses | with | <i>Myrmica</i> nurses |
| 2 : | " | " | " foragers |
| 3 : | " | foragers | " nurses |
| 4 : | " | " | " foragers |

CONCLUSIONS

La xénobiose est une forme originale de parasitisme social. Les intruses sont seulement tolérées et les relations agressives ne sont pas rares quand les *Formicoxenus* ne sont pas en présence d'hôtes familiers. L'infestation de la société hôte est difficile et il y a une longue période d'agressions, elle est facilitée par le fait que les *Myrmica incompleta* forment, comme nous le montrons ici, des supersociétés polygynes très ouvertes au niveau intraspécifique. Les *Formicoxenus* se font progressivement accepter grâce à leur comportement d'apaisement, mais elles sont aussi parfois agressives envers leur hôte, en particulier pour la défense de leur couvain. La tolérance mutuelle hôteparasite est précaire et instable. Les *Formicoxenus* présentent une très grande attirance envers leur hôte, probablement liée à une motivation alimentaire. On peut supposer qu'elles cherchent des petites particules alimentaires, qui sont concentrées au niveau de la tête, mais aussi des sécrétions glandulaires et/ou des substances cuticulaires dont on sait maintenant qu'elles jouent un rôle important dans le marquage colonial. Le contact fréquent entre la *Formicoxenus* et son hôte lui permettrait de s'imprégner de l'odeur de celui-ci et donc faciliterait l'intégration dans la société de *Myrmica*. Il est possible que les *Myrmica* nourrices aient sur leur cuticule une plus grande quantité de sécrétions, ce qui expliquerait leur plus grande attractivité. Dans la mesure où il est bien connu que les nourrices sont en général peu agressives, cela permet-

trait aux *Formicoxenus* de capter les odeurs de l'hôte et de se faire accepter plus facilement.

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 - Giftdrüsensekret als sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, 23, 215-225.
- BUSCHINGER A., FRANCOEUR A. and FISCHER K. 1980 - Functional monogyny, sexual behaviour and karyotype of the guest ant *Leptothorax provancheri* Emery (Hymenoptera Formicidae). *Psyche*, 87, 1-12.
- 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.
- STAGER R. 1925 - Das leben der gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. *Z. Morph. Oek. (A)*, 3, 452-476.