

# Écoscience

## Faible niveau d'agressivité intraspécifique chez les colonies d'*Anochetus ghilianii* (Spinola, 1851) (Hymenoptera: Formicidae) au Rif occidental (Nord-Ouest du Maroc) --Manuscript Draft--

<b>Full Title:</b>	Faible niveau d'agressivité intraspécifique chez les colonies d' <i>Anochetus ghilianii</i> (Spinola, 1851) (Hymenoptera: Formicidae) au Rif occidental (Nord-Ouest du Maroc)
<b>Manuscript Number:</b>	TECO-2016-0004
<b>Article Type:</b>	Full Article
<b>Keywords:</b>	Formicidae, <i>Anochetus ghilianii</i> , comportement agressif, agressivité intraspécifique.
<b>Abstract:</b>	<p>Le comportement agressif d'<i>Anochetus ghilianii</i> Spinola, 1851 a été évalué au laboratoire par la méthode de confrontations individuelles entre des ouvrières appartenant à 17 colonies prélevées dans 11 sites du Rif occidental marocain, en fonction de la distance géographique qui les sépare. Trois types de comportements ont été manifestés par les fourmis adversaires : agressifs, faiblement agressifs et non-agressifs. Le dernier type de comportement a été le plus noté avec un pourcentage moyen de 82,56%, et prédominait dans 8 colonies. En revanche, le comportement agressif ne représente que 9,61% en moyenne et n'apparaît que quand la distance approximative entre les colonies dépasse 1 500m. En outre, le pourcentage de comportements agressifs augmente considérablement avec la distance géographique qui sépare les colonies. La corrélation est significativement positive, pour les comportements agressifs et elle est négative pour les comportements non-agressifs. Ce résultat suggère une faible distance génétique entre les colonies suite à une éventuelle reproduction coloniale par fission (fondation dépendante de colonie).</p>

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1 Faible niveau d'agressivité intraspecificue chez les colonies d'Anochetus ghilianii (Spinola,  
2 1851) (Hymenoptera: Formicidae) au Rif occidental (Nord-Ouest du Maroc)

3 Ahmed Taheri<sup>1</sup>, Joaquín L. Reyes-Lopez<sup>2</sup> & Nard Bennis<sup>1</sup>

4 <sup>1</sup>Laboratoire "Ecologie, Biodiversité et Environnement". Département de Biologie. Faculté des  
5 Sciences, Université Abdelmalek Essaâdi. BP.2121 Tétouan, Maroc. E-mail :  
6 amd.taheri@gmail.com

7 <sup>2</sup>Área de Ecología. Facultad de Ciencias. Campus de Rabanales. Universidad de Córdoba. 14  
8 071-Córdoba. España.

9

1  
2  
3 10 RESUME  
4  
5

6 11 Le comportement agressif d'Anochetus ghilianii Spinola, 1851 a été évalué au laboratoire  
7  
8 12 par la méthode de confrontations individuelles entre des ouvrières appartenant à 17 colonies  
9  
10  
11 13 prélevées dans 11 sites du Rif occidental marocain, en fonction de la distance géographique qui  
12  
13 14 les sépare. Trois types de comportements ont été manifestés par les fourmis adversaires :  
14  
15 15 agressifs, faiblement agressifs et non-agressifs. Le dernier type de comportement a été le plus  
16  
17 16 noté avec un pourcentage moyen de 82,56%, et prédominait dans 8 colonies. En revanche, le  
18  
19 17 comportement agressif ne représente que 9,61% en moyenne et n'apparaît que quand la distance  
20  
21 18 approximative entre les colonies dépasse 1 500m. En outre, le pourcentage de comportements  
22  
23 19 agressifs augmente considérablement avec la distance géographique qui sépare les colonies. La  
24  
25 20 corrélation est significativement positive, pour les comportements agressifs et elle est négative pour les  
26  
27 21 comportements non-agressifs. Ce résultat suggère une faible distance génétique entre les colonies  
28  
29 22 suite à une éventuelle reproduction coloniale par fission (fondation dépendante de colonie).  
30  
31  
32  
33  
34

35  
36 23 Mot clés : Formicidae, Anochetus ghilianii, comportement agressif, agressivité  
37  
38 24 intraspécifique.  
39  
40

41 25 ABSTRACT  
42  
43  
44

45 26 The aggressive behaviour of Anochetus ghilianii was estimated in the laboratory by  
46  
47 27 observing the outcome of individual confrontations between workers belonging to 17 colonies  
48  
49 28 according to the geographical distance between these colonies. Three categories of behaviours  
50  
51 29 were exhibited by the opponent ants: aggressive, low-aggressive and non-aggressive. The latter  
52  
53 30 category was the most prevalent with an average percentage of 82,56% and prevailed in eight  
54  
55 31 colonies. Conversely, aggressive behaviours represented only 9,61% of the records on average  
56  
57 32 and appeared only when distance between colonies exceeded 1500 m. In addition, the percentage  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

33 of aggressive behaviours considerably increased in relation to the geographical distance between  
34 the colonies. There was a significant positive correlation for aggressive behaviours and negative  
35 for non-aggressive behaviours. This low level of aggressive behaviour suggests a short genetic  
36 distance between colonies which could arise through colony fission reproduction (dependent  
37 colony foundation).

38 Key words: Formicidae, Anochetus ghiliani, aggressive behaviour, intraspecific  
39 aggression.

## INTRODUCTION

La compétition animale intraspécifique peut se définir comme la démarche manifestée par au moins 2 individus appartenant à la même espèce et qui partagent les mêmes exigences trophiques pour s'approprier des ressources limitées ou pouvant devenir limitées (Miller, 1967). Selon Majer (1976), elle se traduit par le maintien de frontières nécessaires à l'évitement des combats. Chez les insectes sociaux, la capacité à distinguer le soi du non-soi constitue une caractéristique essentielle au maintien de leur organisation sociale (Hölldobler & Wilson, 1990; Smith & Breed, 1995). Dans le cas des fourmis, la capacité de discrimination entre ouvrières sœurs et étrangères homospécifiques ou non est mise en œuvre lors de rencontres entre 2 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).

L'étude des mécanismes qui permettent à une ouvrière de déterminer si «l'autre fourmi» qu'elle détecte appartient ou non à sa propre société, a connu une grande évolution (Passera & Aron, 2005; Bos et al., 2012 ; Smith et al., 2012; Blight et al., 2012). Actuellement, il est bien démontré que les hydrocarbures cuticulaires, avec leurs composantes génétique et environnementale, jouent un rôle fondamental dans la reconnaissance coloniale (Suarez et al., 2002; Sorvari et al., 2007; Martin et al., 2008; Martin & Drijfhout, 2009; Martin et al., 2009). Ils constituent une sorte de « visa » odorant, commun à tous les membres d'une même colonie. La propagation entre les membres de la colonie se fait soit par le biais d'échanges trophallactiques (Lenoir et al., 2001), soit par le toilettage chez les espèces qui ne pratiquent pas la trophallaxie (le cas par exemple d'Aphaenogaster senilis, Lenoir et al., 2001). Elle peut également se faire par un transfert passif entre congénères (contacts corporels), comme c'est le cas chez la Ponerinae Pachycondyla apicalis Latreille, 1802 qui ne pratique pas la trophallaxie et chez laquelle le

1  
2  
3 64 toilettage social est faible (Soroker et al., 2003). Cela a permis de mieux comprendre l'origine du  
4  
5 65 comportement d'agressivité et pourquoi son niveau devient important quand les individus portent  
6  
7 66 des profils différents d'hydrocarbures cuticulaires (Torres et al., 2007). Il a été démontré  
8  
9  
10 67 également que chez certaines espèces ce niveau augmente avec la diminution de la parenté  
11  
12 68 génétique (Beye et al., 1998; Holzer et al., 2006; Tripet et al., 2006; Drescher et al., 2007) et est  
13  
14 69 faible, voire nul, quand il s'agit d'ouvrières appartenant à des colonies polydomiques (Pisarski,  
15  
16 70 1982; Chapuisat et al., 2004; Holzer et al., 2006; Katzerke et al., 2006; Debout et al., 2007;  
17  
18  
19  
20 71 Thomas et al., 2007; Martin & Drijfhout, 2009).

21  
22  
23 72 L'objectif de cette étude est de tester le niveau d'agressivité intraspécifique entre des  
24  
25 73 colonies différentes d'A. ghiliani en fonction de la distance géographique qui les sépare. Une  
26  
27 74 telle étude pourrait contribuer à mieux comprendre l'organisation sociale de cette espèce et son  
28  
29  
30 75 mode de fondation de nouvelles sociétés ignoré jusqu'à présent.

## 31 32 33 34 76 **MATERIEL ET METHODES**

### 35 36 37 77 **Espèce modèle**

38  
39  
40 78 Le genre Anochetus comprend 114 espèces dont 8 sont à l'état fossile (Bolton, 2014). Il  
41  
42 79 s'agit d'un groupe de fourmis à distribution tropicale et subtropicale, et seule l'espèce objet de ce  
43  
44 80 travail, Anochetus ghiliani (Spinola, 1851), atteint l'extrême ouest de la Méditerranée  
45  
46 81 occidentale. Il s'agit d'une espèce rare, dont la distribution est limitée au Sud de la Péninsule  
47  
48 82 Ibérique et au Maroc, où elle n'est connue que dans un nombre de localités très réduit (Cagniant,  
49  
50 83 2006). Il s'agit d'une espèce qui mène une vie partiellement endogène et ses reines sont  
51  
52 84 érgatoides (Tinaut et al., 2011a). Les nids sont souvent trouvés sous de grosses pierres, et sont  
53  
54 85 généralement peuplés de moins d'une centaine d'ouvrières (Tinaut et al., 2011a). En Espagne,  
55  
56 86 elle figure dans la liste rouge des invertébrés menacés (Tinaut et al., 2011b). Une étude récente  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3 87 basée sur l'analyse de l'ADN mitochondrial a révélé que sa présence en Espagne n'est qu'une  
4  
5 88 conséquence d'une introduction récente (Jowers et al., 2015).  
6  
7

### 89 **Matériel vivant**

10  
11  
12 90 En utilisant l'aspirateur entomologique, 17 colonies d'A. ghilianii ont été collectées de 5  
13  
14 91 localités différentes du Nord-Ouest du Maroc (Fig. 1). Tous les nids ont été trouvés dans le sol.  
15  
16 92 L'altitude de ces localités varie entre 237m (Laghdir, province de Chefchaouen) et 1090m (Bni  
17  
18  
19 93 Leith, province de Tétouan).  
20  
21

22 94 La distance entre les colonies capturées varie entre 2 mètres (entre AT-0866 et AT-0867)  
23  
24  
25 95 et 64 600m (entre AT-0864 et AT-0872). Toutes les fourmis ont été capturées entre le 24 Mai  
26  
27 96 2013 et le 10 Juin 2013.  
28  
29

### 30 97 **Origine des colonies étudiées dans ce travail :**

31  
32  
33  
34 98 A. *ghilianii* : **AT-0862** : 24-05-2013 ; Chefchaouen, Al Ouad, Marabot 2 ;  
35  
36 99 35°15.606'N, 5°18.057'W ; 462m ; **AT-0863** : 24-05-2013 ; Chefchaouen, Al Ouad,  
37  
38  
39 100 Marabot 1 ; 35°15.547'N, 5°17.086'W ; 450m ; **AT-0873** et **AT-0874** : 10-06-2013 ;  
40  
41 101 Chefchaouen, Bab Berred, L'Aanacer ; 35°01.134'N, 5°00.066'W ; 1335m ; **AT-0864**,  
42  
43 102 **AT-0865**, **AT-0866**, **AT-0867** et **AT-0868** : 04-06-2013 ; Chefchaoeun, Dardara, forêt  
44  
45  
46 103 d'Akerrat ; 35°05.930'N, 5°18.074'W ; 462m ; **AT-0860** : 30-05-2013 ; Tétouan, Béni  
47  
48  
49 104 Leit, Marj El khayl ; 35°15.957'N, 5°26.230'W ; 1088m ; **AT-0859** ; 30-05-2013 ;  
50  
51 105 Tétouan, Béni Leit, Marj El kayl ; 35°15.601'N, 5°26.022'W ; 1088m ; **AT-0870** : 07-06-  
52  
53 106 2013 ; Tétouan, Béni Leit , près de dar Bouhachem ; 35°16.014'N, 5°25.830'W ; 1090m ;  
54  
55  
56 107 **AT-0858** : 30-05-2013 ; Tétouan, Béni Leit, Douar Taynza, Oued Takrao ; 35°16.034'N,  
57  
58 108 5°25.811'W ; **AT-0871** ; Tétouan, Béni Leit, près de dar Bouhachem ; 35°16.017'N,  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

109 5°25.864'W ; 1088m ; **AT-0872** : 08-06-2013 ; M'diq-Fnidaq, Douar Belouazen ;  
110 35°40.185'N, 5°25.264'W ; **AT-0861** : 31-05-2013 ; Chefchaouen, Laghdir, Oued Sidi  
111 Ben Saada ; 35°03.918'N, 5°19.945'W ; 237 ; **AT-0875** : 10-06-2013 ; Chefchaouen,  
112 Dardara, prêt de Doaur Akerat ; 35°06.127'N, 5°19.131'W ; 500m.

### 113 **Bio-essais au laboratoire**

114 Le test d'agressivité intraspécifique réalisé consiste en des confrontations diadiques,  
115 réalisées dans des boîtes de Pétri de 8,5cm de diamètre entre individus de colonies différentes  
116 d'A. ghilianii. Le choix des confrontations se base sur la distance géographique qui sépare les 2  
117 colonies auxquelles appartiennent les individus à tester. Pendant 30min, tous les comportements  
118 que présentent les 2 individus à chaque rencontre sont notés. Les interactions entre chaque paire  
119 de colonies ont été répliquées 5 fois et tous les individus testés ont été utilisés une seule fois.  
120 L'espèce étant très sensible aux conditions du laboratoire, ce qui a constitué une entrave pour la  
121 réalisation de toutes les combinaisons possibles.

122 Les différents comportements observés au cours des confrontations individuelles ont été  
123 classés en 3 catégories distinctes : comportements agressifs, comportements faiblement agressifs  
124 et comportements non-agressifs.

### 125 **Analyses statistiques**

126 Les calculs ont été réalisés en utilisant le logiciel STATISTICA v8 (StatSoft, Inc. 2007,  
127 [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)).



## 129           **RESULTATS**

130           Les ouvrières d'A. ghiliani expriment leur agressivité par un arsenal comportemental très  
131 diversifié. Elles sont pourvues de longues mandibules armées, vers leurs extrémités, de 3 dents  
132 fusionnées et dotées d'un système reflexe appelé « mandibules-pièges ; trap-jow », une arme  
133 redoutable qui leur permet de piéger l'adversaire et de l'immobiliser loin de leur corps, ainsi que  
134 de se défendre efficacement (Fig. 4). Lorsqu'elles sont en chasse (observations au laboratoire),  
135 elles avancent leurs longues mandibules ouvertes à 180°. Quand ces dernières se renferment sur  
136 leurs proies (Termites), les dents transpercent la victime et la tue. Le mécanisme de fermeture  
137 reflexe des mandibules mis en jeu, fait intervenir des soies tactiles longues qui se trouvent sur  
138 leurs marges internes. Lorsque ces soies viennent à toucher la proie, les mandibules se referment  
139 à une vitesse foudroyante, comme les mâchoires d'un piège. Cette vitesse est de l'ordre de 0.33 à  
140 une milliseconde chez Odontomachus (Gronenberg et al., 1993), un genre très proche  
141 d'Anochetus. En outre, nous avons remarqué qu'un coup d'aiguillon peut s'ajouter à l'attaque  
142 dans le cas d'une morsure de longue durée ou si la proie, de petite taille, continue à bouger  
143 (observé contre les termites, au laboratoire). Une exploration antennaire mutuelle incluant des  
144 contacts assez courts a été également observée. Grace à leurs longues antennes, ce contact entre  
145 les ouvrières d'A. ghiliani se produit à une distance assez considérable et leur donne du temps  
146 pour réagir (recul ou attaque). Dans certaines situations, de véritables rituels de soumission ont  
147 été observés ; l'une des 2 ouvrières s'aplatit sur le dos, antennes repliées et mandibules fermées  
148 (posture nymphale). La fourmi adversaire la saisit au niveau de la partie ventrale du thorax et la  
149 transporte (Comportement très rarement observé entre 2 fourmis non apparentée (Lucas, 2002)).

150           Chez Odontomachus, genre très similaire à celui d'Anochetus surtout concernant la  
151 modalité du fonctionnement de son appareil buccal, si les mandibules se ferment sur la cuticule

1  
2  
3 152 de l'adversaire, le choc projette la fourmi à plusieurs centimètres (Gronenberg et al., 1993,  
4  
5 153 Passera & Aron 2005, Patek et al., 2006, De la Mora et al., 2008), un tel mécanisme de  
6  
7  
8 154 catapultage en arrière a été observé également pendant nos essais chez A. ghilianii pour s'enfourir  
9  
10 155 de ses adversaires.

11  
12  
13  
14 156 Chacun des 3 catégories de comportements manifestés (agressifs : A, faiblement agressifs :  
15  
16 157 F et non-agressifs : N) rassemble un ensemble d'actes comportementaux illustré dans le tableau  
17  
18  
19 158 I. Les tableaux II et III, rassemblent le nombre compté de chaque acte au cours des contacts entre  
20  
21 159 2 fourmis adversaires appartenant à 2 colonies différentes.

22  
23 160 Les figures 2 et 3 représentent la variation des pourcentages des différents types de  
24  
25  
26 161 comportements entre les colonies d'A. ghilianii en fonction de la distance géographique qui les  
27  
28 162 sépare (en Ln) (tableau III).

29  
30  
31 163 Des 3 types de modèles d'agressivités considérés dans cette étude, les plus communs ont  
32  
33  
34 164 été ceux du type "N" ; non agressifs (82,56%) qui sont prédominants dans 8 nids (minimum:  
35  
36 165 54,27%; maximum: 98,17%). En revanche, les modèles de type "A", agressifs, ne représentent  
37  
38  
39 166 que 9,61% en moyenne. On remarque également que le pourcentage des comportements  
40  
41 167 agressifs (A%) augmente considérablement avec la distance géographique qui sépare les colonies  
42  
43  
44 168 (Fig. 2,  $r = 0.6297$ ,  $p = 0.009$ ,  $n = 16$ ). L'inverse a été remarqué pour les comportements non  
45  
46 169 agressifs (N%) (Fig. 3,  $r = -0.7297$ ,  $p = 0.001$ ). La valeur des corrélations entre la fréquence de  
47  
48  
49 170 manifestation des actes comportementaux et la distance séparant les colonies est indiquée dans le  
50  
51 171 tableau IV. On remarque qu'il y a une corrélation positive pour les comportements agressifs et  
52  
53  
54 172 une corrélation négative pour les comportements non-agressifs. L'agressivité augment donc en  
55  
56 173 fonction de l'augmentation de la distance géographique qui sépare les colonies.

1  
2  
3 174 Des 17 colonies d'A. ghiliani capturées, 14 étaient monogynes, alors que 2 présentaient 2  
4  
5 175 reines (AT-0859 et AT-0873) et 1 seule comportaient 6 reines (AT-0864).  
6  
7

## 8 176 **DISCUSSION**

9

10  
11  
12 177 Dans ce travail, l'agressivité chez les ouvrières d'A. ghiliani a été classée selon une  
13  
14 178 échelle croissante allant de la simple investigation mutuelle incluant des contacts assez courts, à  
15  
16  
17 179 la morsure prolongée avec une flexion du gastre et tentative de piqûre (Tableau I).  
18  
19

20 180 Il est bien connu que l'origine de l'agressivité en général est liée à l'existence de  
21  
22 181 phéromones de contact qui sont surtout des hydrocarbures cuticulaires stockés dans la glande  
23  
24  
25 182 poste pharyngienne (synthétisé par les œnocytes), en se toilettant ces substances se répartissent  
26  
27  
28 183 sur la totalité du corps de l'insecte (Bagnères & Morgan, 1991). L'odeur que développe la  
29  
30 184 colonie (l'odeur coloniale) aide les ouvrières à déterminer l'appartenance ou non de l'individu  
31  
32  
33 185 qu'elles détectent à leur propre colonie (Lenoir & al. 1999 ; Blomquist & Bagnères, 2010). Cette  
34  
35 186 odeur est déterminée génétiquement (Ross et al. 1987; Provost 1991; Blight et al., 2012) comme  
36  
37  
38 187 elle peut être modulée par plusieurs circonstances telles que la dominance des espèces, le nombre  
39  
40 188 d'intrus, les conditions du milieu de rencontre et le type d'alimentation (Jutsum et al., 1979;  
41  
42  
43 189 Mercier, 1999).  
44  
45

### 46 190 **Explication du faible niveau d'agressivité chez A. ghiliani**

47  
48

49  
50 191 L'augmentation de l'agressivité avec la distance géographique qui sépare les colonies peut  
51  
52 192 présenter 3 origines :  
53  
54

55 193 Dans la mesure où les reines d'A. ghiliani sont aptères (Tinaut et al., 2011a), ce résultat  
56  
57  
58 194 pourrait s'associer à une augmentation de la distance génétique entre les colonies à mesure que la  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3 195 distance géographique qui les séparant s'accroît. Plus les colonies sont proches, plus elles sont  
4  
5 196 similaires du point de vue génétique. Plus elles sont éloignées, plus elles divergent du point de  
6  
7  
8 197 vue génétique. Ce schéma est souvent associé à un mode de reproduction des sociétés par fission,  
9  
10 198 appelé également « la fondation dépendante de colonie» (DCF ; dependent colony foundation)  
11  
12 199 pour les insectes sociaux (Peeters & Molet, 2010). Etant aptères, les jeunes reines quittent le nid  
13  
14 200 maternel avec quelques ouvrières pour aller fonder une nouvelle colonie à peu de distance de  
15  
16 201 leurs nids d'origine. Dans ce cas, notre résultat peut être expliqué par le mode de reproduction  
17  
18 202 colonial d'A.ghiliani. Ainsi les colonies d'une même localité sont apparentées et ne se battent  
19  
20 203 pas; elles partagent le même pool de gènes. Le déterminisme de la reconnaissance coloniale  
21  
22 204 exprimée par les hydrocarbures cuticulaires est dans ce cas lié au génome des individus. La  
23  
24 205 même explication a été accordée aux résultats de l'étude qui a été faite par Jaffé et Marcuse  
25  
26 206 (1983) sur Odontomachus bauri (Ponerinae) et qui a montré que malgré la similarité des  
27  
28 207 conditions d'élevage au laboratoire, l'agressivité entre les ouvrières de nids différents ne cesse  
29  
30 208 pas. En outre, et contrairement aux fourmis dont le nid constitue un élément important de la  
31  
32 209 société et où l'alimentation est similaire pour toutes les ouvrières, et s'avère influencer la  
33  
34 210 composition des hydrocarbures cuticulaires ; les nids d'A. ghiliani sont peu élaborés  
35  
36 211 (observations personnelles, Taheri & Reyes) et la capture individuelle de différents petits  
37  
38 212 arthropodes (Termites, petits coléoptères, etc.) appuies davantage l'idée que le génome est le  
39  
40 213 principal responsable de l'expression du label de reconnaissance. Cette explication a été attribuée  
41  
42 214 au cas de Cataglyphis cursor qui est une espèce monogyne (Cagniant, 1976), dont peu de  
43  
44 215 comportement agressif ont été observés quand les individus viennent du même site (Nowbahari  
45  
46 216 & Lenoir, 1984). Ce faible niveau d'agressivité peut être expliqué aussi par le mode de la  
47  
48 217 fondation coloniale qui se fait par fission, ce qui donne naissance à une haute relation génétique  
49  
50 218 entre les colonies voisines (Lenoir et al., 1988). Par contre, les colonies voisines de C. iberica,

1  
2  
3 219 montrent un haut niveau d'agressivité intraspécifique ce qui peut être expliqué par le mode  
4  
5 220 « dépendant » de leur fondation coloniale, ainsi les colonies voisines peuvent être dissimilaire  
6  
7  
8 221 génétiquement (Dahbi et al., 1996).

9  
10  
11 222 La seconde explication pour ce résultat met en en avant les facteurs environnementaux, tels  
12  
13 223 le type de la nourriture et la nature du nid. Elle part du principe que les fourmis qui vivent dans  
14  
15 224 un même environnement ont à peu près le même régime alimentaire et se nourrissent de sources  
16  
17 225 de nourriture identiques. Si les odeurs ont une origine alimentaire, les fourmis qui mangent la  
18  
19 226 même chose ont une odeur similaire. Elles ne se battent alors pas. Plus la distance géographique  
20  
21 227 entre les colonies s'accroît, plus le milieu change, plus les sources de nourriture sont différentes  
22  
23 228 et plus les odeurs divergent. Ceci augmente l'agressivité entre les fourmis des nids éloignés. Une  
24  
25 229 différence de régime alimentaire pourrait engendrer une réponse agressive entre 2 colonies  
26  
27 230 d'Acromyrmex octospinosus, qui ne s'agresse pas lorsqu'elles sont nourries de la même manière  
28  
29 231 (Jutsum et al., 1979). L'agressivité disparaît totalement quand les ouvrières de cette espèce  
30  
31 232 reçoivent, au laboratoire, le même régime alimentaire (des feuilles de troène par exemple).  
32  
33 233 Quand elles sont obligées à cultiver leur champignon avec des végétaux différents (pelure  
34  
35 234 d'orange, chou...), les actes agressifs réapparaissent. Les expérimentations de Le Moli et Mori  
36  
37 235 (1990) et Le Moli et al. (1992) réalisées sur plusieurs espèces de fourmis des bois permettent  
38  
39 236 aussi d'attribuer un rôle important à l'alimentation. En outre, Crosland (1989) a démontré que  
40  
41 237 chez Rhytidoponera confusa, le substrat qui constitue le nid et le régime alimentaire des  
42  
43 238 ouvrières, intervient dans la reconnaissance des individus et que le niveau d'agressivité  
44  
45 239 intraspécifique entre ces derniers est très faible quand ils ont été élevés dans les mêmes  
46  
47 240 conditions environnementales. Le même phénomène a été démontré chez Solenopsis invicta par  
48  
49 241 Obin (1986) et Obin et Vander Meer (1988). Dans ce dernier cas, l'agressivité ne disparaît pas  
50  
51 242 complètement ce qui prouve l'origine mixte des hydrocarbures cuticulaires ; environnementale et  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3 243 génétique. Des études sur la fourmi envahissante Linepitema humile ont démontré ce dernier  
4  
5 244 constat (Passera & Aron, 2005).

6  
7  
8  
9 245 La troisième hypothèse repose sur le concept du "cher ennemi". Bien que l'agressivité soit  
10  
11 246 parfois nécessaire. Ce comportement peut être coûteux en termes d'énergie dépensée, du temps  
12  
13 247 perdu et de blessures ou de mortalité. En effet, de nombreux animaux territoriaux sont beaucoup  
14  
15 248 plus agressifs à l'égard d'un individu conspécifique issu d'un territoire éloigné, que d'un  
16  
17 249 individu originaire d'un territoire proche (Temeles, 1994; Passera & Aron, 2005). Dans notre  
18  
19 250 cas, les colonies d'A. ghilianii voisines se reconnaissent et évitent de se battre pour économiser  
20  
21 251 de l'énergie. Par contre, elles sont agressives à l'égard des sociétés éloignées qu'elles ne  
22  
23 252 reconnaissent pas. Ce phénomène a été démontrée chez Leptothorax nylanderi (Heinze et al.,  
24  
25 253 1996) et il cité chez peu d'autres espèces comme Pheidole californiens (Langen et al., 2000).  
26  
27 254 Toutefois, de nombreuses espèces montrent le contre exemple vis-à-vis du phénomène « cher  
28  
29 255 ennemi ». L'intensité de l'agressivité est inversement corrélée à la distance qui sépare les nids.  
30  
31 256 C'est le cas par exemple chez Pogonomyrmex barbatus, Cataglyphis fortis et Pristomyrmex  
32  
33 257 pungens (Gordon & Kulig, 1996; Knaden & Wehner, 2003; Sanada-Morimura et al., 2003).  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40

### 41 258 **Conséquences écologiques**

42  
43 259 Le comportement agressif (Type A) n'apparaît que quand la distance approximative, entre  
44  
45 260 les colonies, dépasse 1500m. Dans la plupart des tests réalisés avec des nids proches l'un de  
46  
47 261 l'autre, le taux moyen est de 1.4% pour le type "A" (distance de séparation inférieure à 1600m).  
48  
49 262 Cela signifie en pratique l'existence de populations où le comportement agonistique est nulle.  
50  
51 263 Selon nos données, la densité moyenne d'A. ghilianii est d'environ 2.3nids/100m<sup>2</sup>, voire jusqu'à  
52  
53 264 4nids/100m<sup>2</sup> (non publié). Par conséquent, les nids voisins peuvent être séparés par quelques  
54  
55  
56  
57 265 mètres et il peut y avoir de nombreuses rencontres entre les fourrageuses.  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3 266 **BIBLIOGRAPHIE**  
4

5 267 Bagnères, A.G. & E.D. Morgan, 1991. The post pharyngeal glands and the cuticle of  
6  
7 Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. *Experientia*, 47: 106–111.  
8 268

9  
10 269 Beye, M., P. Neumann, M. Chapuisat, P. Pamilo & R.F.A. Moritz, 1998. Nestmate  
11  
12 270 recognition and the genetic relatedness of nests in the ant Formica pratensis. *Behavioral*  
13  
14 Ecology and Sociobiology, 43: 67-72.  
15 271

16  
17 272 Blight, O., L. Berville, V. Vogel, A. Hefetz, M. Renucci, J. Orgeas, E. Provost & L.  
18  
19 Keller, 2012. Variation in the level of aggression, chemical and genetic distance among  
20 273 three supercolonies of the Argentine ant in Europe. *Molecular Ecology*, 21: 4106–412.  
21  
22 274

23  
24 275 Blomquist, G. J. & A. G. Bagnères, 2010. Chapter 1. History and overview of insect  
25  
26 hydrocarbons. Pages 1-18 in G.J. Blomquist & A.G., Bagnères (eds). *Insect hydrocarbons:*  
27 276 *Biology, Biochemistry and Chemical Ecology*. Cambridge University Press.  
28  
29 277

30  
31 278 Bolton, B., 2014. An online catalog of the ants of the world. Online [URL]  
32  
33 <http://antcat.org>. (accessed on 30/08/2014).  
34 279

35  
36 280 Bos, N., S. Dreier, C.G. Jørgensen, J. Nielsen, F.J. Guerrieri, & P. D’Ettorre, 2012.  
37  
38 Learning and perceptual similarity among cuticular hydrocarbons in ants. *Journal of Insect*  
39 281 *Physiology*, 58: 138-146.  
40  
41 282

42  
43 283 Brown, W.L.Jr., 1978. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part  
44  
45 VI. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section B. Genus Anochetus and  
46 284 *Bibliography*. *Studies Entomology*, 20: 549–652.  
47  
48 285

49  
50 286 Cagniant, H., 1976. Distribution, écologie et nid de la fourmi Cataglyphis cursor  
51  
52 Fonscolombe. *Hyménoptères Formicidae*. *Vie et Milieu*, Serie C, *Biologie Terrestre*, 26:  
53  
54 287 265-276.  
55  
56 288  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

289 Cagniant, H., 2006. Liste actualisée des fourmis du Maroc (Hymenoptera:  
290 Formicidae). Myrmecologische Nachrichten, 8: 193-200.

291 Chapuisat, M., C. Bernasconi, S. Hoehn & M. Reuter, 2004. Nestmate recognition in  
292 the unicolonial ant Formica paralugubris. Behavioral Ecology, 16: 15-19.

293 Crosland, M.W., 1989. Kin recognition in the ant Rhytidoponera confusa. I.  
294 Environmental odour. Animal Behaviour, 37: 912–919.

295 Dahbi, A., X. Cerdá, A. Hefetz & A. Lenoir, 1996. Social closure, aggressive  
296 behavior and cuticular hydrocarbon profiles in the polydomous ant Cataglyphis iberica  
297 (Hymenoptera Formicidae). Journal of Chemical Ecology, 22: 2173-2186.

298 De La Mora, A., G. Perez-Lachaud & J-P. Lachaud, 2008. Mandible strike: the lethal  
299 weapon of Odontomachus opaciventris against small prey. Behavioural Processes, 78: 64–  
300 75

301 Debout, G., B. Schatz, M. Elias & D. Mckey, 2007. Polydomy in ants: what we  
302 know, what we think we know, and what remains to be done. Biological Journal of the  
303 Linnean Society, 90: 319-348.

304 Drescher, J., N. Bluthgen & F. Heike, 2007. Population structure and intraspecific  
305 aggression in the invasive ant species Anoplolepis gracipes in Malaysian Borneo.  
306 Molecular Ecology, 16: 1435-1465.

307 Fielde, A.M., 1904. Power of recognition among ants. Biological Bulletin of the  
308 Marine Biological Laboratory, 7: 227-250.

309 Gordon, D.M. & A.W. Kulig, 1996. Founding, foraging, and fighting : Colony size  
310 and the spatial distribution of harvester ant nests. Ecology, 77: 2393–2409.

311 Gronenberg, W., J. Tautz & B. Hölldobler, 1993. Fast trap jaws and giant neurons in  
312 the ant Odontomachus. Science, 262: 561–563.



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

313           Heinze, J., S. Foitzik, A. Hippert, & B. Holldobler, 1996. Apparent dear-enemy  
phenomenon and environmentalbased recognition cues in the ant Leptothorax nylanderi.  
Ethology, 102: 510-522.

316           Holldobler, B. & E.O. Willson, 1990. The Ants. Berlin. Springer-Verlag, 732 pp.

317           Holzer, B., M. Chapuisat, N. Kremer, C. Finet & L. Keller, 2006. Unicoloniality,  
recognition and genetic differentiation in a native Formica ant. Journal of Evolutionary  
Biology, 19: 2031-2039.

320           Jaffé, K. & M. Marcuse, 1983. Nestmate recognition and territorial behavior in the  
ant Odontomachus bauri Emery (Formicidae : Ponerinae). Insectes Sociaux, 30: 466–481.

322           Jowers, M.J., A. Taheri & J. Reyes-López, 2015. The ant Anochetus ghilianii  
(Hymenoptera, Formicidae), not a Tertiary relict, but an Iberian introduction from North  
Africa: Evidence from mtDNA analyses. Systematics and Biodiversity. DOI:  
10.1080/14772000.2015.1061065

326           Jutsum, A.R., T.S. Saunders & J.M. Cherrett, 1979. Intraspecific aggression in the  
leaf-cutting ant Acromyrmex octospinosus. Animal Behaviour, 27: 839–844.

328           Katzerke, A., P. Neumann, C.W. Pirk, P. Bliss, & R.F. Moritz, 2006. Seasonal  
nestmate recognition in the ant Formica exsecta. Behavioral Ecology and Sociobiology, 61:  
143-150.

331           Kiss, K. & O. Tímea Kóbori, 2011. Low intraspecific aggression among polydomous  
colonies of Formica exsecta (Hymenoptera: Formicidae). Entomologica romanica, 16: 27-  
32.

334           Knaden, M. & R. Wehner, 2003. Nest defense and conspecific enemy recognition in  
the desert ant Cataglyphis fortis. Journal of Insect Behavior, 16: 717–730.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

336           Langen, T.A., Tripet, F. and Nonacs, P. 2000. The red and the black: habituation and  
the dear-enemy phenomenon in two desert Pheidole ants. Behavioral Ecology and  
Sociobiology **48**: 285–292.

339           Le Moli, F. & A. Mori,1990. Laboratory experiments on environmental sources of  
nestmate and non-nestmate discrimination in three species of Formica ants (Hymenoptera:  
Formicidae). Psyche, 97: 147–169.

342           Le Moli, F., A. Mori & D.A. Grasso, 1992. Nestmate and conspecific non-nestmate  
recognition in Formica cunicularia Latr. : The effect of diet differences. In J. Billen (sds).  
Biology and Evolution of Social Insects. Leuven University Press, Leuven, Belgium 1161–  
165 pp.

346           Lenoir, A., D. Fresneau, C. Errard & A. Hefetz, 1999. Individual and colonial  
identity in ants: the emergence of the social representation concept. Pages 219-237 in C.  
Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels (eds). Information processing in social insects,  
Birkhauser, Bâle.

350           Lenoir, A., A.Hefetz, T. Simon & V. Soroker, 2001. Comparative dynamics of  
gestalt odour formation in two ant species Camponotus fellah and Aphaenogaster senilis  
(Hymenoptera: Formicidae). Physiological Entomology, 26: 275–283.

353           Lenoir, A., L. Quérard, N. Pondicq & F. Berton, 1988. Reproduction and dispersal of  
the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Psyche, 95: 21–44.

355           Lucas, C., 2002. Etude des bases chimiques et comportementales de la formation du  
“visa” colonial chez les Ponérines du genre Pachycondyla. Université Paris XI. 158 pp.

357           Majer, J.D., 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. Bull. Entomol. Res. **62**:  
151–160.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

359 Martin, S.J. & F. Drijfhout, 2009. A review of ant cuticular hydrocarbons. Journal of  
360 Chemical Ecology, **35**: 1151-1161.

361 Martin, S.J., H. Helanterä, K. Kiss, Y.R. Lee & F.P. Drijfhout, 2009. Polygyny  
362 reduces rather than increases nestmate discrimination cue diversity in Formica exsecta  
363 ants. Insectes Sociaux, 56: 375-383.

364 Martin, S.J., E. Vitikainen, H. Helanterä & F. Drijfhout, 2008. Chemical basis of  
365 nest-mate discrimination in the ant Formica exsecta. Proceedings of the Royal Society B,  
366 275: 1271-1278.

367 Mercier, J.L., 1999. Territorialité et agressivité intra- et interspécifique dans les  
368 mosaïques de fourmis arboricoles. L'Année Biologique, 38: 149-168.

369 Mercier, J.L. & A. Dejean, 1996. Ritualized behavior during competition for food  
370 between two Formicinae. Insectes Sociaux, 43: 17-29.

371 Mercier, J.L., A. Lenoir, & A. Dejean, 1997. Ritualised versus aggressive behaviours  
372 displayed by Polyrhachis laboriosa (F. Smith) during intraspecific competition.  
373 Behavioural Processes, 41: 39-50.

374 Miller, R.S., 1967. Pattern and process in competition. Advances in Ecological  
375 Research, 4: 1-74.

376 Monnin, T., 1997. Régulation de la reproduction chez la fourmi sans reine  
377 Dinoponera quadriceps: structures hiérarchiques et communication olfactive. Ph.D thesis,  
378 Université Paris Nord, 139 pp.

379 Nowbahari, M. & A. Lenoir, 1984. La fermeture des sociétés de la fourmi  
380 Cataglyphis cursor: relations avec la distance géographique. Pages 457-461 in A. De Haro  
381 & X. Espadaler (eds). Processus d'acquisition précoce. Les communications. Publ. Univ.  
382 Autonoma Barcelona et SFECA .

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

383           Obin, M.S., 1986. Nestmate recognition cues in laboratory and field colonies of  
384           Solenopsis invicta Buren (Hymenoptera : Formicidae) : Effect of environment and role of  
385           cuticular hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology*, 12: 1965–1975.

386           Obin, M.S. & R.K. Vander Meer, 1988. Sources of nestmate recognition cues in the  
387           imported fire ant Solenopsis invicta Buren (Hymenoptera : Formicidae). *Animal*  
388           *Behaviour*, 36: 1371–1381.

389           Passera, L. & S. Aron, 2005. *Les fourmis : Comprtement, organisation social et*  
390           *évolution*. Les presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada 480 pp.

391           Patek, S. N., J. E. Baio, B.L. Fisher & A.V. Suarez, 2006. Multifunctionality and  
392           mechanical origins: Ballistic jaw propulsion in trap-jaw ants. *Proc Natl Acad Sci USA*.  
393           Published online, 103(34): 12787–12792.

394           Peeters, C. and Molet, M. 2010. Colonial reproduction and life histories. Pages 159-  
395           176 in L. Lach, C. Parr & K. Abbott (eds). *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford.

396           Pisarski, B., 1982. Influence de la structure sociale sur le comportement agressif des  
397           ouvrieres de Formica (Coptoformica) exsecta Nyl. Pages 113-136 in B. Pisarski (eds).  
398           *Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce Formica (Coptoformica)*  
399           exsecta Nyl. (Hymenoptera: Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, 38.

400           Provost, E., 1991. Nonnestmate kin recognition in the ant Leptothorax lichtensteini:  
401           evidence that genetic factors regulate colony recognition. *Behavior Genetics*, 21: 151-167.

402           Retana, J. & X. Cerda, 1995. Agonistic Relationships Among Sympatric  
403           Mediterranean Ant Species (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 8(3):  
404           365-380.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

405 Ross, K.G., R.K. Vander Meer, D.J.C Fletcher & E.L. Vargo, 1987. Biochemical  
406 phenotypic and genetic studies of two introduced fire ants and their hybrid (Hymenoptera:  
407 Formicidae). *Evolution*, 41:280-293.

408 Sanada-Morimura, S., M. Minai, M. Yokoyama, T. Hirota, T. Satoh & Y. Obara,  
409 2003. Encounter-induced hostility to neighbors in the ant Pristomyrmex pungens.  
410 *Behavioral Ecology*, 14: 713–718.

411 Smith, A.A., J.C. Millar, L.M. Hanks & A.V. Suarez, 2012. Experimental evidence  
412 that workers recognize reproductives through cuticular hydrocarbons in the ant  
413 Odontomachus brunneus. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 1267-1276.

414 Smith, B.H. & M.D. Breed, 1995. The chemical basis for nestmate recognition and  
415 mate discrimination in insects. Pages 287–317 in R. T. Cardé & W. J. Bell *Chemical*  
416 *Ecology of Insects*. Chapman & Hall, New York.

417 Soroker, V., C. Lucas, T. Simon, D. Fresneau, L.J. Durand & A. Hefetz, 2003.  
418 Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in Pachycondyla apicalis.  
419 *Insectes Sociaux*, 50: 212–217.

420 Sorvari, J. P., P. Theodora, S. Turillazzi, H. Hakkarainen & L. Sundstrom, 2007.  
421 Food resources, chemical signalling, and nest mate recognition in the ant Formica  
422 aquilonia. *Behavioral Ecology*, 19: 441-447.

423 Spagna, J.C., A.I. Vakis, C. Schmidt, S.N. Patek, N. Tsutsui, X. Zhang & A.V.  
424 Suarez, 2008. Phylogeny, scaling, and the generation of extreme forces in trap-jaw ants.  
425 *Journal of Experimental Biology*, 211: 2358–2368

426 Spinola, M., 1851. *Compte rendu des Hyménoptères inédits provenant du voyage*  
427 *entomologique de M. Ghiliani dans le Para en 1846. Extrait des Mémoires de l'Académie*  
428 *des Sciences de Turin (2)*, 13: 3-78

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

429 Suarez, A., D.A. Holway, L. Dangsheng, N.D. Tsutsui, & J. Case, 2002.  
430 Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Animal*  
431 *Behaviour*, 64: 697-708.

432 Temeles, E.J., 1994. The role of neighbours in territorial systems : when are they  
433 dear enemies?. *Animal Behaviour*, 47: 339–350.

434 Thomas, M.L., C. M. Payne-Makrisâ, A.V. Suarez, N.D. Tsutsui & D.A. Holway,  
435 2007. Contact between supercolonies elevates aggression in Argentine ants. *Insectes*  
436 *Sociaux*, 54: 225-233.

437 Tinaut, A., K. Bensusan & R. Guillen, 2011a: Redescription of the queen of  
438 Anochetus ghiliani (Spinola, 1851) (Hymenoptera, Formicidae). *Boletin de la Asociacion*  
439 *Espanola de Entomologia*, 35(1-2): 151-161.

440 Tinaut, A., F. Ruano, M.D. Martínez Ibáñez, K. Bensusan & R. Guillem, 2011b.  
441 Anochetus ghiliani (Spinola, 1851). Pages 431-435 in J.R. Verdú, C. Numa & E. Galante  
442 (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies*  
443 *Vulnerables)*. Dirección General del Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de  
444 Medio Ambiente, Medio Rural y Marino.

445 Torres, C.W., M. Brandt & N.D. Tsutsui, 2007. The role of cuticular hydrocarbons as  
446 chemical cues for nestmate recognition in the invasive Argentine ant (Linepithema  
447 humile). *Insectes Sociaux*, 54: 363 – 373.

448 Tripet, F., D. Fournier, P. Nonacs & L. Keller, 2006. Kin recognition and the  
449 paradoxical patterns of aggression between colonies of a Mojave desert Pheidole ant.  
450 *Insectes Sociaux*, 53: 127-135.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

451 Wilson, E.O., 1971. Competitive and aggressive behavior. Pages 181-218 in J.F  
452 Eisenberg & W. Dillon (eds). Man and Beast : Comparative Social Behavior. Smithsonian  
453 Institution Press, Washington.

454

1  
2  
3 455  
4  
5 456  
6

Tableau I.		
Comportements	Actes comportementaux	abrv
Comportements agressifs (A)	Morsure suivie ou non d'une attaque ou fuite	AS
	Morsure et catapultage en arrière	AR
	Morsure de longue durée avec fixation de l'adversaire suivie par flexion ou non du gastre	AF
	Une chasse l'autre, sans morsure	AC
	Position d'attaque avec ouverture des mandibules ou tentative de morsure	AP
Comportements faiblement agressifs (F)	Recul défensif suivie ou non d'une fuite d'une ou des 2 fourmis après le contact sans qu'elles soient chassées	FU
	Une suit l'autre lentement en la prospectant ou non au niveau de son gastre (par les antennes)	FS
Comportements non-agressifs (N)	Indifférence ; après contact, les 2 fourmis ne montrent aucun comportement remarquable = ignorance ou bien «évitement», sans recul (NI)	NI
	Investigation mutuelle; une seule ou bien les 2 fourmis à la fois passent un temps variable en s'inspectant lentement ou rapidement l'une l'autre. Vibrations antennes/antennes ou bien antennes/corps, sans recul	NM
	Transport ; une ouvrière transporte l'autre qui reste immobile (posture de nymphe)	NT

7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65



16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

Tableau II.														
Nid 1	Nid 2	Dis en m	LnDis	NM	NI	NT	FU	FS	AS	AF	AR	AP	AC	Total
AT-0866	AT-0867	02	0,6931	128	03	02	0	0	0	0	0	0	0	<b>133</b>
AT-0864	AT-0865	10	02,3026	55	04	03	0	0	0	0	0	0	0	<b>62</b>
AT-0864	AT-0868	12	2,4849	106	23	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>129</b>
AT-0873	AT-0874	15	2,7081	70	54	0	01	0	0	0	0	0	0	<b>125</b>
AT-0870	AT-0871	50	3,9120	37	76	0	03	0	0	0	0	0	0	<b>116</b>
AT-0858	AT-0860	640	6,4615	12	131	0	02	0	0	0	0	0	0	<b>145</b>
AT-0858	AT-0859	873	6,7719	23	42	0	0	14	09	0	0	01	0	<b>89</b>
AT-0863	AT-0862	1518	7,3251	141	20	0	03	0	0	0	0	0	0	<b>164</b>
AT-0858	AT-0862	11700	9,3673	54	16	0	08	07	10	0	0	09	11	<b>115</b>
AT-0860	AT-0863	13900	9,5396	09	64	0	26	03	01	0	0	17	06	<b>126</b>
AT-0866	AT-0870	22000	9,9988	23	06	0	04	0	09	09	04	01	05	<b>61</b>
AT-0858	AT-0861	24100	10,0900	18	72	0	10	16	05	0	0	05	07	<b>133</b>
AT-0860	AT-0861	24200	10,0941	21	33	0	13	04	07	0	0	18	12	<b>108</b>
AT-0875	AT-0873	30600	10,3288	44	06	0	10	0	04	02	01	0	01	<b>68</b>
AT-0870	AT-0872	45000	10,7144	66	14	0	0	0	03	03	0	0	0	<b>86</b>
AT-0864	AT-0872	64600	11,0760	56	12	0	13	0	02	01	0	01	04	<b>89</b>

16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

Tableau III.														
Nid 1	Nid 2	NM%	NI%	NT%	N%	FU%	FS%	F%	AS%	AF%	AR%	AP%	AC%	A%
AT-0866	AT-0867	96,24	02,26	01,50	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AT-0864	AT-0865	88,71	06,45	04,84	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AT-0864	AT-0868	82,17	17,83	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AT-0873	AT-0874	56,00	43,20	0,00	99,20	0,80	0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AT-0870	AT-0871	31,90	65,52	0,00	97,41	02,59	0,00	02,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AT-0858	AT-0860	08,28	90,34	0,00	98,62	01,38	0,00	01,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AT-0858	AT-0859	25,84	47,19	0,00	73,03	0,00	15,73	15,73	10,11	0,00	0,00	01,12	0,00	11,24
AT-0863	AT-0862	85,98	12,20	0,00	98,17	01,83	0,00	01,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AT-0858	AT-0862	46,96	13,91	0,00	60,87	06,96	06,09	13,04	08,70	0,00	0,00	07,83	09,57	26,09
AT-0860	AT-0863	07,14	50,79	0,00	57,94	20,63	02,38	23,02	0,79	0,00	0,00	13,49	04,76	19,05
AT-0866	AT-0870	37,70	9,84	0,00	47,54	06,56	0,00	06,56	14,75	14,75	06,56	01,64	08,20	45,90
AT-0858	AT-0861	13,53	54,14	0,00	67,67	07,52	12,03	19,55	03,76	0,00	0,00	03,76	05,26	12,78
AT-0860	AT-0861	19,44	30,56	0,00	50,00	12,04	3,70	15,74	06,48	0,00	0,00	16,67	11,11	34,26
AT-0875	AT-0873	64,71	08,82	0,00	73,53	14,71	0,00	14,71	05,88	02,94	01,47	0,00	01,47	11,76
AT-0870	AT-0872	76,74	16,28	0,00	93,02	0,00	0,00	0,00	03,49	03,49	0,00	0,00	0,00	06,98
AT-0864	AT-0872	62,92	13,48	0,00	76,40	14,61	0,00	14,61	02,25	01,12	0,00	01,12	04,49	08,99

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

Tableau IV.		
	LnDis	P
NM%	-0.4319	0.095
NI%	-0.0194	0.943
NT%	-0.4941	0.052
<b>N%</b>	<b>-0.7297</b>	<b>0.001</b>
FU%	0.6619	0.005
FS%	0.2350	0.381
<b>F%</b>	<b>0.6716</b>	<b>0.004</b>
AS%	0.5412	0.030
AF%	0.3445	0.191
AR%	0.2658	0.320
AP%	0.4271	0.099
AC%	0.6099	0.012
<b>A%</b>	<b>0.6297</b>	<b>0.009</b>

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

Figure 1.

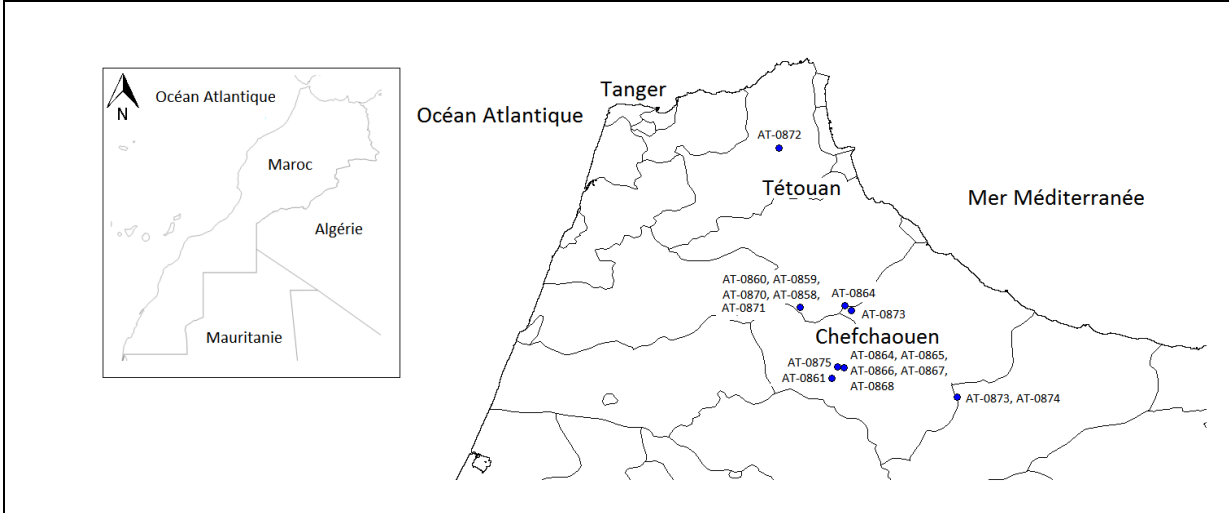
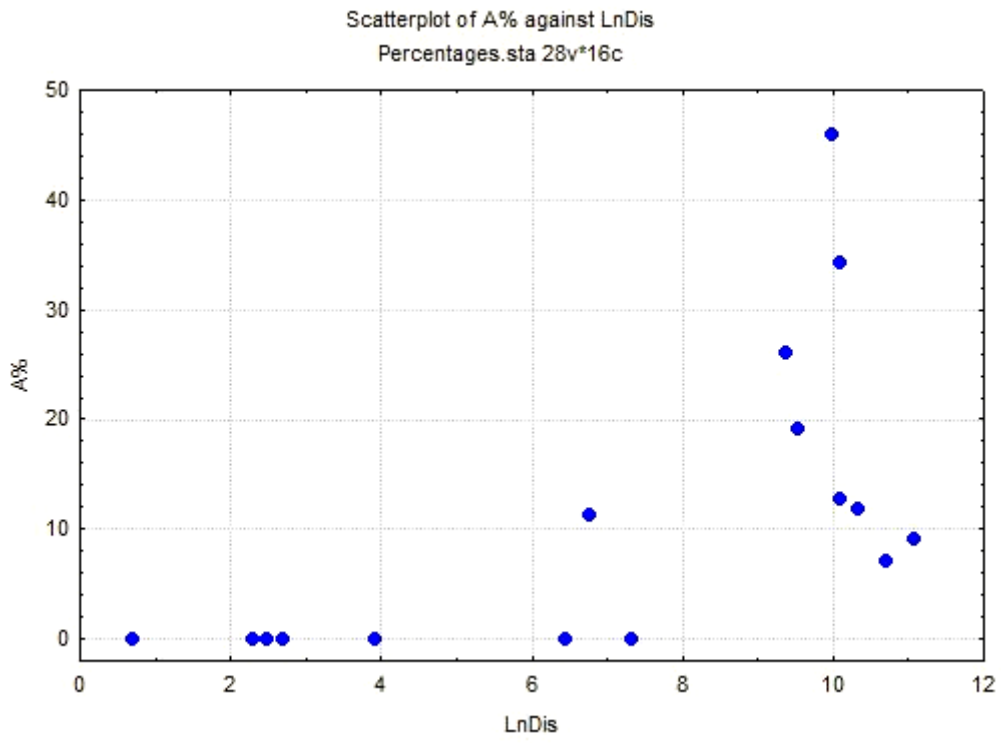


Figure 2.



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

Figure 3.

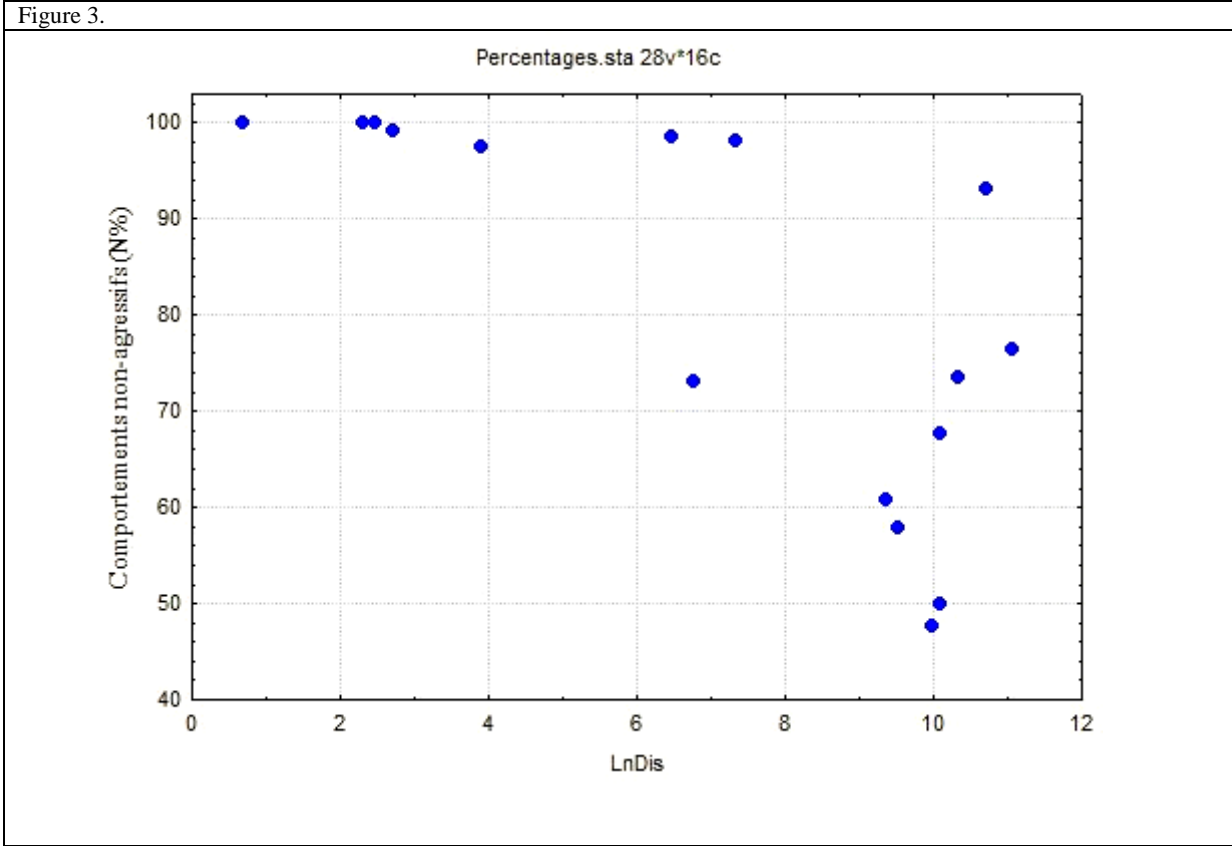


Figure 4.



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3           Tableau I. Les 3 différentes catégories de comportements observées et description des  
4  
5 actes comportementaux qui y correspondent.  
6  
7

8  
9           Tableau II. Nombre de différents comportements entre les colonies (voir tableau I pour  
10  
11 les abréviations).  
12  
13

14           Tableau III. Pourcentage de différents comportements entre les colonies (voir tableau I  
15  
16 pour les abréviations).  
17  
18

19  
20           Tableau IV. La valeur des corrélations pour chaque type de comportement manifesté.  
21  
22

23  
24           Figure 1. Localisation géographique des sites d'étude au Nord-Ouest du Maroc.  
25  
26

27           Figure 2. Variation du pourcentage de comportements agressifs chez A. ghilianii (A%)  
28  
29 en fonction de la distance géographique qui sépare les différentes colonies testées.  
30  
31

32           Figure 3. Variation du pourcentage de comportements non-agressifs chez A. ghilianii  
33  
34 (N%) en fonction de la distance qui sépare les différentes colonies testées.  
35  
36

37  
38           Figure 4. Tête d'A. ghilianii en vue de face (CASENT0906625, [www.antweb.org](http://www.antweb.org)).  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65