

MISE EN PLACE DES PROCESSUS DE REGULATION DU COMPORTEMENT
AGRESSIF ET DE LA RECONNAISSANCE ENTRE OUVRIÈRES D'UNE
SOCIÉTÉ DE *Camponotus vagus* SCOP. (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).

LAURENCE MOREL

Institut de Neurophysiologie et de Psychophysiologie
Département de Psychophysiologie comparée
C.N.R.S. - INP 7
B.P. 71 - 13277 MARSEILLE Cedex 9 *France)

Mots-clés: Fourmis - Ouvrières immatures - Comportement
agressif - Privation sociale.

RESUME : Les ouvrières immatures de *Camponotus vagus* extraites artificiellement du cocon et élevées sans contact avec les ouvrières plus âgées peuvent présenter un comportement agressif envers les membres de leur propre société. Ces mêmes immatures peuvent susciter de la part de leurs soeurs plus âgées un comportement agressif. Par contre, les immatures nées dans la société et qui y sont restées quelques heures au contact des ouvrières âgées ne manifestent aucun comportement agressif ; de même, elles ne suscitent aucune conduite aggressive de la part de leurs soeurs plus âgées. Cela met en évidence l'importance des contacts avec les ouvrières âgées au début de la vie imaginaire pour permettre une conduite normale, c'est-à-dire non aggressive vis-à-vis des membres de la société.

SUMMARY : *Camponotus vagus* callow workers artificially extracted from their cocoon and raised apart from older workers sometimes displayed aggressive behaviour towards the members of their own society. These callow workers sometimes in turn induced aggressive behaviour in older workers ; whereas callow workers which were born within the society and remained in contact with older workers for a few hours showed no signs of aggressiveness, nor did they cause aggressive behaviour on the part of the older workers. This indicates the importance of contacts with older workers at the beginning of adult life in order for normal behaviour, i.e. non-aggressive behaviour towards other members of the society, to be established.

I. Pour beaucoup d'auteurs, la jeune ouvrière de Fourmi ne présente aucune des manifestations agressives susceptibles d'apparaître chez les ouvrières plus âgées. Cependant, à l'occasion d'observations portant sur la mise en place du comportement trophallactique chez la jeune ouvrière de *Camponotus vagus* Scop. (MOREL, 1981, 1982), j'ai pu noter l'existence, chez des immatures extraites artificiellement du cocon, de réactions agressives vis-à-vis d'ouvrières âgées provenant de la même société. Par contre, les jeunes ouvrières écloses normalement dans leur société n'ont jamais présenté de réactions agressives vis-à-vis de leurs soeurs plus âgées. J'ai pensé qu'il pouvait y avoir là un moyen d'analyser la mise en place des processus de reconnaissance entre les membres de la société, et surtout des processus de régulation du comportement agressif au niveau des individus.

II. J'ai constitué des lots d'immatures extraites artificiellement du cocon. Je prélève dans la société les cocons les plus foncés. A partir du moment où l'on peut percevoir les mouvements des appendices à travers la soie, j'extrais les imagos; ils sont en général en train de rejeter leur exuvie imaginale. Chaque jour, je constitue, avec des immatures de même âge, plusieurs lots d'effectifs différents (2 à 30 individus). Ces immatures sont ensuite maintenues dans une cellule en plâtre, à l'écart de la société. Elles ont donc été privées de contacts avec les ouvrières âgées dès avant leur sortie du cocon et jusqu'aux tests; mais elles sont maintenues en groupe: c'est donc une privation sociale partielle.

Ces immatures ont un taux de mortalité légèrement supérieur à celui des immatures témoins, qui sont de jeunes ouvrières écloses de façon naturelle au sein de la société. Les ouvrières témoins sont âgées au maximum de 12 heures lors du prélèvement; elles ont donc eu des contacts avec les ouvrières plus âgées. Elles sont ensuite conservées de la même façon que les ouvrières extraites artificiellement du cocon.

100 tests expérimentaux ont été effectués avec des immatures dont l'âge s'échelonne de quelques heures à 15 jours. Pour

chaque test, 2 immatures d'un même lot sont mises en présence d'une ouvrière âgée provenant de la même société, cela dans le nid même où les immatures ont été élevées (on enlève au besoin les autres individus). L'ouvrière âgée est une nourrice dans 67 cas, une récolteuse dans 33 cas. La durée de chaque test est de 15 mn, pendant lesquelles sont notées l'apparition et la durée de tous les comportements de relation : palpations antennaires, léchages, contacts trophallactiques, comportements agressifs. Je ne tiendrai compte ici que de ces derniers.

15 tests ont été réalisés avec des immatures témoins; le délai après leur éclosion est de même ordre que pour les tests expérimentaux. Je disposais déjà d'environ 200 observations préliminaires (recueillies lors de l'étude de la mise en place des mouvements antennaires: cf. ci-dessus).

III. Le répertoire des conduites agressives de l'ouvrière immature comprend, dès le premier jour de sa vie imaginale, les mêmes actes que celui de l'ouvrière âgée impliquée dans des rencontres avec des ouvrières étrangères à sa société. Il comporte :

- l'ouverture des mandibules,
- des morsures,
- éventuellement le transport de l'ouvrière qui a été saisie entre les mandibules,
- le repli du gastre sous le thorax et son orientation vers l'ouvrière agressée,
- éventuellement des sections d'appendices, du gastre ou de la tête.

Cependant une différence importante apparaît entre le comportement agressif des immatures et celui des ouvrières âgées. Celles-ci orientent toujours leurs activités agressives vers l'ouvrière étrangère, tandis que les manifestations agressives des immatures sont très souvent mal orientées ou non orientées: il n'est pas rare de les voir ouvrir les mandibules en direction opposée à celle de l'ouvrière âgée, ou replier l'abdomen sans prendre contact avec celle-ci. Dans les autres cas, le compor-

tement agressif des immatures se manifeste de façon complète et efficace, pouvant aller jusqu'à la section du gastre ou de la tête de l'ouvrière âgée.

IV. Les résultats des tests expérimentaux montrent que dans 66 des 100 tests, une immature au moins est agressive. Les 2 ouvrières étaient agressives simultanément dans un seul cas. Dans les 34 autres tests, aucune des 2 immatures n'a montré d'agressivité.

a/ En ce qui concerne les relations éventuelles entre l'âge des immatures et leur comportement agressif, trois résultats ont été obtenus.

Les immatures peuvent se montrer agressives - ou non - à n'importe quel âge au cours des 15 premiers jours de leur vie imaginaire: il n'y a pas de relation dans cette période de la vie de l'ouvrière entre l'âge et la manifestation d'un comportement agressif. C'est dès le premier test que l'ouvrière (âgée seulement de quelques heures ou bien plus âgée) peut montrer - ou non - des conduites agressives.

Enfin je n'ai pas pu mettre en évidence de relation significative entre l'âge de l'immature et les aspects quantitatifs (nombre et durée des différents actes) de son comportement agressif, lorsqu'il existe.

b/ On peut aussi se demander si la fonction de l'ouvrière âgée (nourrice ou récolteuse) mise en présence de l'immature modifie la probabilité d'apparition du comportement agressif de celle-ci. L'agressivité apparaît dans 70% des tests où l'ouvrière âgée est une nourrice, dans 58% quand il s'agit d'une récolteuse. Compte tenu des effectifs, cette différence n'est pas significative (1)

(1) Il n'y a pas de différence significative puisque les intervalles de confiance de ces deux pourcentages se chevauchent:
- intervalle de confiance à $p = 0,05$ du pourcentage d'immatures agressives en présence de nourrices : (56,8 ; 82,4),
- intervalle de confiance à $p = 0,05$ du pourcentage d'immatures agressives en présence de récolteuses : (39,5 ; 76,5).

Cependant, si on examine l'intensité du comportement agressif, et non plus la probabilité d'apparition, on constate que c'est seulement vis-à-vis des récolteuses que les immatures manifestent des replis du gastre et pratiquent des morsures capables d'entraîner éventuellement des sections d'appendices ou la mise à mort. En face des nourrices n'apparaissent que des ouvertures de mandibules, qui peuvent être très nombreuses et dures.

Si on étudie la répartition des actes agressifs au cours du test, on constate que, lorsque l'adulte est une nourrice, ces actes sont plus nombreux dans les 5 premières minutes, puis diminuent ensuite de façon hautement significative. Par contre, lorsque la partenaire est une récolteuse, il n'y a pas à cet égard de différence significative entre les trois tiers du test (2).

c/ L'effectif du groupe dans lequel vit l'imature pouvait être susceptible d'intervenir. En fait, que l'ouvrière immature provienne d'un groupe de 30, 10, 5 ou 2 individus, elle peut se montrer agressive ou non: ce facteur n'intervient pas. D'autre part, il faut souligner que dans 65 tests positifs sur 66, des manifestations agressives n'apparaissent que chez une des deux immatures qui participent au même test. Or elles proviennent du même lot et ont le même âge. Cette différence individuelle - être agressive ou ne pas l'être - ne dépend donc pas de la taille du groupe d'origine.

Par conséquent, les jeunes ouvrières extraites artificiellement du cocon et privées de tout contact avec les ouvrières

(2) Test de Wilcoxon :

- en face de nourrices :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 34,5$; $z = -3,58$; différence significative à $p = 0,001$;
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 24$; $z = -3,85$; différence significative à $p = 0,0007$.
- en face de récolteuses :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 29$; différence non significative;
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 24,5$; différence non significative.

âgées avant le test sont capables de manifester un comportement agressif envers les membres de leur propre société.

Au contraire, aucun comportement agressif n'apparaît chez les ouvrières témoins qui ont été prélevées peu d'heures après leur éclosion dans la société (et ont donc eu des contacts avec les nourrices) puis ont été isolées jusqu'au test. Le contact avec les adultes au début de leur vie imaginaire a suffi, pour elles, à faire disparaître une aptitude à manifester un comportement agressif, ou bien à mettre en place un processus de reconnaissance entre membres d'un même groupe social.

Ont manqué assurément aux immatures extraites artificiellement du cocon les contacts normaux avec les ouvrières âgées, dans les premières heures de la vie imaginaire (contacts tactiles et olfactifs): parmi ces contacts, en particulier ceux qui sont liés aux léchages souvent intenses dont l'ouvrière nouvellement éclos est l'objet de la part des nourrices. H. MONTAGNER (1967) a parlé à ce propos, pour les Guêpes *Vespa*, de marquage olfactif.

A vrai dire, entre immatures qu'on a extraites artificiellement du cocon et groupées dans un même lot, on observe aussi des léchages et des contacts trophallactiques. Faut-il penser que ces interactions n'auraient pas les mêmes effets que lorsqu'elles mettent en jeu des ouvrières âgées ?

V. Il faut souligner que le comportement des ouvrières âgées

vis-à-vis des immatures diffère selon que les immatures ont été extraites artificiellement du cocon ou non. Dans le second cas (éclosion normale), les ouvrières âgées, qu'elles soient nourrices ou récolteuses, n'ont jamais présenté le moindre comportement agressif ; cela aussi bien dans les observations préliminaires (200 environ) qu'au cours des 15 tests témoins.

Par contre, au cours des tests expérimentaux (immatures extraites du cocon), les ouvrières âgées se sont montrées agressives dans 44 tests ; on ne note pas de différence significative entre les nourrices (agressives dans 45% des cas) et

les récolteuses (agressives dans 42% des cas).

Le temps passé en actes agressifs par les nourrices est, de façon hautement significative, plus important dans le premier tiers du test que dans les deux autres tiers. Pour les récolteuses, il n'y a pas de différence significative dans la répartition de l'agressivité au cours du test ⁽³⁾. Rappelons (§ IV, b) que c'est précisément quand le trio comporte une nourrice que l'immature cesse le plus rapidement d'être agressive.

Il faut noter d'autre part que les réactions agressives des ouvrières âgées sont toujours moins intenses que celles des immatures. Lorsqu'elles apparaissent, il s'agit seulement, dans la grande majorité des cas, d'ouvertures de mandibules, rarement de replis du gastre, jamais de mutilation ou de mise à mort de l'immature.

Enfin, il n'y a pas de corrélation, ni positive ni négative, entre les probabilités de voir apparaître le comportement agressif chez l'ouvrière âgée et de le voir apparaître chez l'ouvrière immature. Il n'y a pas non plus de corrélation quant à l'intensité du comportement agressif des partenaires.

VI. D'autre part, j'ai réalisé plusieurs tests successifs mettant en jeu, jusqu'à quatre fois pour certaines d'entre elles, des immatures extraites artificiellement du cocon. Deux types de résultats apparaissent.

a/ Testée ainsi plusieurs fois à des âges différents, une ouvrière immature peut, lors d'un test déterminé, présenter ou

(3) Test de Wilcoxon :

- comportement agressif des nourrices :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 17$,
différence significative à $p = 0,01$
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 25$,
différence significative à $p = 0,01$
- comportement agressif des récolteuses :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 6$; différence non significative
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 5$; différence non significative.

non des conduites agressives, quel que soit le résultat du ou des tests précédents. Il en est de même pour l'apparition éventuelle du comportement agressif des ouvrières âgées impliquées dans ces tests.

Il n'y a donc pas, dans le cadre de cette expérimentation, d'individus agressifs ou non agressifs de façon stable. Cependant l'immature, au cours de ces tests successifs, est placée en face d'une ouvrière âgée différente : il est donc possible que la nature exacte du partenaire (fonction sociale, âge, expérience antérieure) intervienne dans le déterminisme de l'apparition éventuelle du comportement agressif.

J'ai déjà montré - étudiant la variabilité des mouvements antennaires associés aux contacts trophallactiques chez les jeunes ouvrières de la même espèce (MOREL, 1982) - que le comportement de l'individu peut dépendre de la nature de la partenaire, du type de relation qui est engagée.

b/ Une immature soumise à des tests successifs peut être agressive même lors du quatrième test. Par conséquent, 3 contacts de 15 mn chacun avec une ouvrière âgée n'ont pas suffi à mettre en place la connaissance du groupe social ou à faire disparaître les manifestations agressives. L'immature qui a subi un isolement partiel a-t-elle définitivement acquis l'aptitude au comportement agressif à l'intérieur de la société, - ou bien a-t-elle perdu de manière définitive la capacité de reconnaître les membres de son groupe social ?

°
° °

Ces résultats mettent en évidence l'importance qu'ont, pour la jeune ouvrière, les contacts avec les individus plus âgés lors de l'éclosion imaginale et dans les heures qui la suivent. Lorsque l'éclosion se déroule de façon naturelle, au sein de la société, et que la jeune ouvrière y reste quelques heures, elle accepte sans conduites agressives les ouvrières âgées de sa société, et est acceptée par elles. Par contre,

des manifestations agressives apparaissent chez une partie des individus prélevés dans la société à la fin du stade nymphal. La possibilité d'apparition du comportement agressif n'est pas modifiée par les privations sociales auxquelles l'ouvrière immature est soumise (élevage par groupes, sans contact avec les ouvrières âgées).

De plus, les ouvrières âgées peuvent présenter des conduites agressives envers les immatures qui ont été extraites artificiellement du cocon, et non pas envers celles écloses dans les conditions normales. A.M. LEROUX (1980) a déjà montré que les ouvrières adultes de *Myrmica ruginodis* Nyl. mettent à mort les individus qui n'ont pas effectué leur éclosion imaginaire au sein de la société et qui ont été privés ensuite de contacts sociaux.

Compte-tenu des résultats présentés ici, il est certainement possible de parler de période sensible à propos des premières heures de la vie imaginaire de l'ouvrière de Fourmi, pour la mise en place des processus de reconnaissance à l'intérieur de la société. P. JAISSON (1975) a montré l'existence d'une semblable période sensible pour le développement du comportement de soins des cocons. Il sera important de rechercher à quelles stimulations, venues de son environnement social, la jeune ouvrière de Fourmi est soumise dans cette période, stimulations qui orientent son comportement ultérieur.

°
° °

JAISSON, P., 1975,- L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Forst.). *Behaviour*, 52 : 1-37.

LEROUX, A.M., 1980,- Possibilité de réintégration dans leur groupe d'origine d'individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social. (Congrès Soc. Insectes, Sénanque, sept. 1980). *Biol. Ecol. Médit.*, 7 : 203-204.

- MONTAGNER, H., 1967,- Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 100 : 189-323.
- MOREL, L., 1981,- Développement des mouvements antennaires associés aux contacts trophallactiques chez la jeune ouvrière de *Camponotus vagus* Scop. (Coll. Soc. Insectes, Toulouse, sept. 1981). *Bull. Int. SF/U.I.E.I.S.* : 100-103.
- MOREL, L., 1982,- Variabilité dans le développement des communications antennaires associées aux contacts trophallactiques chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Réunion ann. S.F.E.C.A., Tours, mars 1982), à paraître.