

## Polyéthisme et défense de la société chez la fourmi champignoniste *Atta laevigata* (Fr. Smith)

A. Salzemann<sup>1</sup> et K. Jaffe<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Université Pierre et Marie Curie, 105 boulevard Raspail, 75006 Paris, France.*

<sup>2</sup> *Laboratorio de Comportamiento, Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simon Bolívar, Apdo. 80659, Caracas 1080, Venezuela.*

*Key words:* Formicidae, *Atta*, polyéthisme, défense.

### Résumé

L'étude du comportement de défense du nid chez *Atta laevigata* permet de classer les 4 castes physiques d'individus stériles étudiés en deux groupes. Le premier groupe, constitué par les ouvrières *minor* et *media*, rassemble des individus pouvant reconnaître avec précision des intrus de même espèce. Menacés et mordus, ces derniers sont alors mutilés ou transportés puis abandonnés par les fourmis résidentes aux frontières de leur territoire. Les ouvrières *major* et les soldats, formant le second groupe, nécessitent quant à eux le marquage de l'ennemi par la phéromone d'alarme de leurs congénères pour pouvoir prendre part aux affrontements intraspécifiques avec efficacité. Les soldats se montrent en revanche très performants dans la défense du nid contre des envahisseurs appartenant à d'autres espèces, développant dans ce cas une agressivité supérieure à celle observée chez les ouvrières. L'âge de ces dernières ou le type de tâche qu'elles assument ne semble pas influencer leur comportement agonistique qui est comparable dans les deux castes temporelles de récolteuses et d'architectes.

### Summary

*Polyethism and nest-defense in the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Fr. Smith)*

The study of the nest-defense behavior in *Atta laevigata* makes out the four physical castes of sterile individuals studied in two groups. *Minor* and *media* workers (first group) are able to recognize precisely the intruders of the same species that they threat, bite and mutilate or carry outside the territorial limits of the nest. As for *major* workers and soldiers (second group), they need their enemy to be impregnated by the alarm pheromone of their nestmates before they can take part with efficiency in the intraspecific fights. Soldiers though appear to be quite performant in the nest-defense against invaders from other species, showing in this case an aggressiveness superior to the one observed amongst workers. Age, for these, or the sort of work they assume don't seem to interfere with the agonistic behavior that can be observed in both architects and foragers temporal castes.

## Introduction

Le comportement agonistique des ouvrières d'*Atta laevigata* dans la nature se caractérise par un ensemble d'attitudes dont la manifestation dépend à la fois de l'individu rencontré et de la nature du terrain où se réalise le contact (Salzemann et Jaffe, 1990a). A l'occasion de rencontres interspécifiques, si le terrain ne comporte aucune marque familière aux fourmis, l'intimidation est le principal comportement observé. Sur ce terrain «vierge», *Atta laevigata* se montre peu agressive vis à vis de ses adversaires. En terrain marqué, la phéromone territoriale déposée par la société résidente induit un comportement de soumission de la part des intrus de même espèce. Ce comportement contribue à réduire le nombre de combats meurtriers et favorise l'expulsion pacifique des intrus, transportés et abandonnés par les ouvrières résidentes en dehors des limites territoriales. L'effet intimidant de la marque territoriale d'*Atta laevigata* disparaît cependant si l'intrus appartient à une autre espèce. Les menaces des résidents sont alors inutiles, la soumission des intrus fait place à un comportement de défense entraînant la mutilation souvent mutuelle des insectes.

Ces observations sur le comportement de défense du territoire ne tiennent pas compte du polymorphisme ou de l'âge des individus confrontés; nous savons cependant qu'il existe chez les Attines non seulement des castes physiques mais aussi des castes temporelles. Ces fourmis se placent phylogénétiquement parmi les insectes sociaux les plus avancés, le genre *Atta* possédant un système de division du travail extrêmement complexe (Wilson, 1980 et 1983). Ce phénomène résulte probablement de l'utilisation de matière végétale fraîche pour la culture du champignon, imposant aux ouvrières une série de comportements spécialisés en accord avec les différents traitements que doivent recevoir feuilles et fleurs depuis leur coupe jusqu'à leur incorporation au jardin. Wilson (1980) distingue ainsi chez *Atta sexdens* 4 castes physiques et 3 castes temporelles. Cette division existe-t-elle dans le comportement de défense du nid lors d'invasions intra ou interspécifiques? Telle est la première question à laquelle nous avons voulu répondre ici à travers l'étude de l'agressivité des différentes castes d'*A. laevigata*.

Nous savons par ailleurs que l'existence du polyéthisme, qu'il soit d'âge ou de caste, implique des différences physiologiques tendant à rendre plus efficace encore la division des activités. Ces différences notées par de nombreux auteurs (in Passera, 1984) dans différents groupes, peuvent concerner la physiologie ovarienne (*Formica*, *Camponotus*, *Cataglyphis*, *Messor*, *Zacryptocerus* ...), la physiologie de la respiration (*Atta* et *Acromyrmex*: Beraldo et Mendes, 1981) ou celle de la production de phéromone (*Trachymyrmex*: Jaffe et Villegas, 1985). Dans ce dernier cas la physiologie peut aussi sélectionner les individus les plus sensibles à la perception de ces substances. Ainsi, chez *Myrmica rubra*, les ouvrières les plus âgées émettent non seulement davantage de phéromone de piste que leurs jeunes soeurs mais encore sont les plus aptes à réagir en sa présence (Cammaerts-Tricot, 1974; 1975).

L'une des substances intervenant dans le comportement de défense du nid est celle qui déclenche l'alerte des résidents: la phéromone d'alarme. Blum (1969) note que la sécrétion de cette phéromone assure non seulement le recrutement des congénères mais aussi stimule leur agressivité. La réaction des ouvrières *minor* de *Pheidole embolopyx* à la rencontre d'intrus d'autres espèces est de sécréter des phéromones de

piste et d'alarme produites par la glande pygidiale (Wilson et Hölldobler, 1985). Ces signaux annoncent la présence de l'ennemi et recrutent les ouvrières *major* qui développent alors une forte agressivité en mordant et mutilant les intrus.

La seconde question à laquelle nous nous sommes proposés de répondre dans ce travail concerne donc l'intervention de la phéromone d'alarme dans le comportement de défense du nid chez les Attines et la fonction de cette phéromone dans les différentes castes d'*Atta laevigata* lors d'affrontements inter ou intraspécifiques.

## Matériels et méthodes

Ces travaux ont été menés dans les plantations de pins (*Pinus caribea*) du sud-est vénézuélien (Etat de Monagas), dans une parcelle âgée de 15 ans, où la densité d'*Atta laevigata* atteint une trentaine de nids à l'hectare.

La majorité des expériences réalisées consistent en la mise en présence d'ouvrières ou de soldats issus de 4 sociétés voisines (à l'exception des expériences VI et VII destinées à l'étude du comportement d'individus solitaires). Le site expérimental est une arène délimitée par un cylindre sans fond, en plastique, de 9 cm de diamètre et 8 cm de haut. Ce cylindre est fiché dans le sol à proximité de l'entrée d'un nid (= terrain «marqué», imprégné de la phéromone territoriale de la société résidente, Salzemann et Jaffe, 1990b) ou dans le sol d'une zone éloignée des nids (= terrain «vierge»).

Les expériences se composent d'une série de tests opposant chacun un couple de fourmis. Les insectes sont introduits l'un après l'autre à 5 minutes d'intervalle dans le cylindre. En terrain marqué, lors de rencontres internidales, le premier individu introduit dans l'arène expérimentale est un «résident» (individu appartenant à la société ayant marqué le terrain), le second est un «intrus» (individu provenant d'une autre société également en activité de récolte). Les rencontres étudiées durent 5 minutes pendant lesquelles sont observés les comportements agressifs des 2 insectes confrontés; le même temps d'observation est appliqué aux expériences VI et VII.

*Statistique:* Le test de comparaison utilisé pour l'analyse des résultats est celui du  $\chi^2$  ou de Fisher lors d'effectifs théoriques calculés inférieurs à 5.

## Résultats

### *Expérience I: comportement agonistique et caste*

Quatre séries de rencontres internidales de 20 tests chacune sont réalisées en terrain marqué:

- rencontres entre ouvrières *minor* (largeur de tête < 1,5 mm)
- rencontres entre ouvrières *media* (largeur de tête = 1,5 à 2,5 mm)
- rencontres entre ouvrières *major* (largeur de tête = 2,5 à 4 mm)
- rencontres entre soldats (largeur de tête > 4 mm)

**Tableau 1.** Fréquences des comportements agressifs (en % de tests réalisés,  $N = 20$ ) lors de la rencontre en terrain marqué d'individus «résidents» et «intrus» appartenant à différentes castes

**Table 1.** Frequency of observed aggressive behaviors (in % of replicate experiments,  $N = 20$ ) during encounters on marked territory between “residents” and “intruders” from different castes

	Minor (1)	Media (2)	Major (3)	Soldat (4)	$p: 1-2$	$3-4$	$1+2-3+4$
Menaces	35	55	55	60	$>0,05$	$>0,05$	$>0,05$
Morsures	35	40	5	0	$>0,05$	$>0,05$	$<0,001$
Mutilations	10	5	0	0	$>0,05$	–	
Transports	5	15	0	0	$>0,05$	–	$<0,01$

L'agressivité des individus se traduit par trois attitudes essentielles:

- menaces, ouvertures des mandibules à la rencontre d'un autre individu, courtes palpations antennaires et tentatives éventuelles de morsures;
- morsures, attaques prolongées et/ou répétées, après examen antennaire ou non, aboutissant à la mutilation éventuelle de l'agressé;
- transport, fermeture des mandibules sur le pétiole ou l'une des pattes de l'individu soumis (ouvrière intruse) pour opérer à son déplacement sans le mutiler.

Ces attitudes permettent de séparer les 4 castes étudiées en deux groupes comportementaux significativement différents: les ouvrières *minor* et *media* d'une part et les ouvrières *major* et soldats d'autre part. Seul le taux de menaces observées est commun aux 4 castes (Tab. 1).

#### *Expérience II: activité des résidentes et défense du nid*

Deux séries de 30 rencontres résidentes-intruses sont réalisées ici entre ouvrières *media*. Le cylindre de plastique est successivement placé au voisinage de deux bouches du nid résident: l'une en activité de récolte de feuillage, l'autre en activité d'excavation.

Il n'apparaît guère de différence comportementale entre les ouvrières résidentes récolteuses et architectes. Les combats initiés par ces dernières se concluent cependant davantage par des mutilations que ceux menés par les récolteuses (Tab. 2).

#### *Expérience III: reconnaissance coloniale*

Six nouvelles séries de 20 rencontres chacune sont cette fois réalisées en terrain vierge. Nous testons ici l'aptitude des ouvrières *media* et des soldats à distinguer un congénère d'un individu d'une autre société de même espèce ou d'espèce différente (*Atta sexdens*).

Lors de rencontres entre individus de différents nids, le comportement des ouvrières traduit une parfaite reconnaissance intraspécifique (Tab. 3a). En revanche, le soldat, confronté à un individu provenant d'un nid voisin, présente un comportement comparable à celui développé face à un congénère de même nid (Tab. 3b). C'est

**Tableau 2.** Fréquences des comportements agressifs (en % de tests réalisés,  $N = 30$ ); l'ouvrière résidente (*R*), introduite dans l'arène expérimentale 5 minutes avant l'ouvrière intruse (*I*), provient soit d'une bouche en activité de récolte, soit d'une bouche en activité d'architecture. L'ouvrière intruse est une récolteuse du nid voisin

**Table 2.** Frequency of observed aggressive behaviors (in % of replicate experiments,  $N = 30$ ); resident worker (*R*), introduced 5 minutes before the intruder (*I*), comes from a foraging mound or from a mound with building activity. The intruder worker is a forager

	<i>R</i> récolteuse	<i>R</i> architecte
Menaces <i>R/I</i>	63	77
Menaces <i>I/R</i>	20	23
Morsures <i>R/I</i>	47	60
Morsures <i>I/R</i>	0	13
Mutilations	3	20
Transport de <i>I</i>	10	3

\*: différence significative,  $p \leq 0,05$

**Tableau 3.** Fréquences des comportements agressifs (en % de tests réalisés,  $N = 20$ ) du premier individu introduit dans l'arène expérimentale à l'occasion de différents types de rencontres réalisées en terrain vierge

**Table 3.** Frequency of observed aggressive behaviors (in % of replicate experiments,  $N = 20$ ) from the first to the second individual introduced on the virgin territory

a) Rencontres entre ouvrières *media*:

Meetings between *media* workers:

	Intrasociété (1)	Intersociété (2)	Interspécifique (3)	<i>p</i> : 1-2	2-3
Menaces	30	75	50	< 0,05	> 0,05
Morsures	0	35	35	< 0,01	> 0,05
Mutilations	0	5	30	> 0,05	< 0,05

b) Rencontres entre soldats:

Meetings between soldiers:

	Intrasociété (1)	Intersociété (2)	Interspécifique (3)	<i>p</i> : 1-2	2-3
Menaces	40	85	80	> 0,05	> 0,05
Morsures	5	5	75	> 0,05	< 0,001
Mutilations	0	0	75	-	< 0,001

seulement lors de la rencontre d'un individu d'une autre espèce que le soldat montre un comportement agressif significativement différent. Entre ouvrières par contre, seul le taux de mutilations augmente lors de rencontres interspécifiques.

*Expérience IV: influence de la nature du terrain sur le comportement agonistique du soldat*

Des rencontres intraspécifiques en terrain marqué opposent soldats résidents à soldats intrus (20 tests) et soldats résidents à ouvrières intruses (20 tests). Un contrôle de 20 tests est réalisé en confrontant 2 soldats du nid résident.

**Tableau 4.** Fréquences des comportements agressifs (en % de tests réalisés,  $N = 20$ ); le soldat résident (1) est introduit dans l'arène expérimentale 5 minutes avant le second individu (2) qui est soit un soldat du même nid ( $R$ ), un soldat intrus ( $I$ ) ou une ouvrière intruse ( $i$ )

**Table 4.** Frequency of aggressive behaviors (in % of replicate experiments,  $N = 20$ ); resident soldier (1) was introduced 5 minutes before the second insect (2) in the arena. (2) was a soldier from the same nest ( $R$ ), an intruder soldier ( $I$ ) or an intruder worker ( $i$ )

(2)	$R$	$I$	$i$
Menaces 1/2	60	40	55
Menaces 2/1	40	25	40
Morsures 1/2	0	10	5
Morsures 2/1	0	0	10

Sur son terrain, le soldat résident ne se montre pas plus agressif envers un soldat ou une ouvrière intruse provenant de nids voisins qu'envers un congénère. Les morsures sont pratiquement inexistantes et il n'est observé aucun transport ou mutilation des intrus (Tab. 4).

*Expérience V: intervention de la phéromone d'alarme dans la manifestation du comportement agonistique*

De nouvelles confrontations sont réalisées entre soldats ou ouvrières *media* en terrains vierge et marqué, mais cette fois en présence de têtes fraîchement coupées d'ouvrières *major* (source de phéromone d'alarme). Une tête est déposée à chaque test au centre du cylindre immédiatement après l'introduction du second individu. En terrain marqué deux séries de rencontres sont étudiées, l'une en présence d'une tête venant de la société résidente, l'autre en présence d'une tête venant de la société intruse.

En terrain vierge comme en terrain marqué, la présence d'une tête sur le terrain de rencontre des individus n'accroît en rien leur comportement agressif. Aucune différence significative, tant pour les menaces observées que pour les morsures, n'a pu être mise en évidence en comparant avec les contrôles confrontant les deux insectes seuls. Que la tête soit ou non présente, le soldat (2) menace et mord le soldat (1) autant que l'inverse alors que l'ouvrière (1) domine toujours le second individu entrant sur le terrain. Cela semble indiquer que le soldat ne prend pas possession du territoire comme le fait l'ouvrière.

En terrain marqué, ni le résident, ni l'intrus n'apparaissent stimulés par la perception de la phéromone d'alarme de leur propre société. En présence d'une tête de congénère, le soldat intrus menace cependant davantage un soldat résident (Tab. 5).

**Tableau 5.** Fréquences des comportements agressifs (en % de tests réalisés,  $N = 20$ ); le premier individu (1) est introduit 5 minutes avant le second (2) dans l'arène expérimentale; les deux insectes provenant de nids différents, sont soit soldats (s), soit ouvrières *media* (♀) et sont confrontés seuls ou en présence d'une tête (T) appartenant à l'une des deux sociétés

**Table 5.** Frequency of aggressive behaviors (in % of replicate experiments,  $N = 20$ ); first insect (1) was introduced in the arena 5 minutes before the second (2); ants came from different nests, they were either soldiers (s) or *media* workers (♀) and were alone in the arena or with a head (T) from one of the two societies

a) Terrain vierge: Virgin territory:						
	s(1)–s(2)	+T(1)		♀(1)–♀(2)	+T(1)	
Menaces 1/2	85	75		60	65	
Menaces 2/1	60	60		25	15	
Morsures 1/2	5	5		15	25	
Morsures 2/1	5	0		0	0	
b) Terrain marqué (fourmi (1) = résidente): Marked territory (ant (1) = resident):						
	s(1)–s(2)	+T(1)	+T(2)	♀(1)–♀(2)	+T(1)	+T(2)
Menaces 1/2	60	50	65	50	55	55
Menaces 2/1	40	20 *	70	30	15	5
Morsures 1/2	0	0	10	40	15	10
Morsures 2/1	0	0	0	0	0	0

\*: différence significative,  $p \leq 0,05$

### *Expérience VI: reconnaissance du terrain et modifications comportementales induites par la perception d'une phéromone d'alarme*

Il s'agit d'étudier le comportement d'un seul individu (ouvrière *media* ou soldat) sur des terrains vierge et marqué. Chaque individu est transféré dans l'arène expérimentale avec une brindille sur laquelle il grimpe spontanément et son comportement est observé dès son premier contact avec le sol. En terrain marqué, 2 situations sont étudiées selon l'origine de l'individu introduit dans le cylindre (résident ou intrus).

La même expérience est ensuite répétée en ajoutant dans le cylindre, avant l'introduction de chaque fourmi, une tête d'ouvrière *major* provenant ou non de la société de l'individu testé.

L'alarme, caractérisée par de rapides mouvements désordonnés éventuellement accompagnés de l'ouverture des mandibules, est l'un des principaux comportements observés lorsque les insectes quittent la brindille ayant servi à leur transfert dans l'arène expérimentale. Les soldats présentent un comportement d'alarme comparable en terrain vierge et en terrain marqué par leur propre société ou par une société différente (Tab. 6a). Les ouvrières, en revanche, montrent un comportement d'alarme significativement différent entre les deux types de terrains marqués (Tab. 6b). Leur comportement d'alarme en terrain vierge est également significativement différent ( $p < 0,05$ ) de celui observé chez les soldats.

L'introduction de têtes dans l'arène expérimentale n'augmente pas significativement le comportement d'alarme du soldat lequel est déjà initialement élevé en l'absence de tête. Chez les ouvrières, seule l'introduction d'une tête de congénère

**Tableau 6.** Fréquences de comportement d'alarme (en % de tests réalisés) observé chez des individus introduits sur différents types de terrains (vierge = TV ou marqués par les sociétés  $A = TMA$  ou  $B = TMB$ )

**Table 6.** Frequency of alarm behavior (in % of replicate experiments) on virgin territory (TV) or marked territories from nest  $A$  (TMA) or nest  $B$  (TMB)

a) Soldats: Soldiers:		TV	TMA	TMB	$N$	$p$ : TV – TMA	TV – TMB	TMA – TMB
$sA$		60	44	48	25	> 0,05	> 0,05	> 0,05
$sA + \text{tête } A$		75	70	80	20	> 0,05	> 0,05	> 0,05
$sA + \text{tête } B$		65	65	40	20	> 0,05	> 0,05	> 0,05
b) Ouvrières <i>media</i> : <i>Media workers</i> :								
♀ $A$		24	20 **	46	50	> 0,05	> 0,05	< 0,05
♀ $A + \text{tête } A$		45	60	50	20	> 0,05	> 0,05	> 0,05
♀ $A + \text{tête } B$		35	30	70	20	> 0,05	> 0,05	> 0,05

\*\* : différence hautement significative,  $p \leq 0,01$

augmente très significativement ( $p < 0,01$ ) le comportement d'alarme de l'individu testé lorsque celui-ci se trouve sur son territoire. En revanche, la perception d'une phéromone d'alarme étrangère ne déclenche pas ce comportement chez l'ouvrière résidente.

#### *Expérience VII: rôle de la phéromone d'alarme dans l'affrontement intraspécifique*

Le comportement individuel de soldats et d'ouvrières *media* est étudié en terrains vierge et marqué en présence de 2 têtes d'ouvrières *major*, l'une provenant d'un congénère de l'individu testé, l'autre d'un individu de même espèce mais de société différente.

**Tableau 7.** Fréquences de visites et de comportements agressifs (en % de tests réalisés,  $N = 20$ ) observés chez des ouvrières *media* et des soldats sur des têtes d'ouvrières appartenant ou non à leur société ( $tA$ ,  $tB$ ) en terrains vierge ou marqué (TV ou TMA)

**Table 7.** Frequency of visits and aggressive behaviors (in % of replicate experiments,  $N = 20$ ) observed from *media* workers and soldiers to workers head from one of the two societies ( $tA$ ,  $tB$ ) on virgin or marked territories (TV or TMA)

		Visites		Agressions		
		$tA > tB$	$tB > tA$	sur $tA$	sur $tB$	
TV	♀ $A$	55	35	5	*	35
	s $A$	40	15	45	*	15
TMA	♀ $A$	25	**	65		15
	s $A$	30		50		60

\* : différence significative,  $p \leq 0,05$ .

\*\* : différence hautement significative,  $p \leq 0,01$

En terrain vierge, les ouvrières et soldats visitent autant les têtes d'ouvrières de leurs sociétés que celles de sociétés voisines. Leur agressivité varie cependant selon l'origine de la tête visitée: l'ouvrière dirige préférentiellement ses attaques vers la tête intruse, le soldat menace et mord davantage la tête d'un congénère (Tab. 7).

En terrain marqué, seules les ouvrières montrent un intérêt pour les têtes intruses, les inspectant des antennes dans 65% des tests. Leur comportement agressif reste cependant négligeable et est invariablement dirigé vers l'une ou l'autre tête. Le soldat maintient son agressivité envers les têtes d'ouvrières de son propre nid mais attaque cette fois tout autant les têtes d'ouvrières intruses.

## Discussion

L'étude du comportement agonistique des 4 castes physiques d'*Atta laevigata* permet de séparer les individus en deux groupes: les ouvrières *minor* et *media*, d'une part, dont l'agressivité face aux intrus de même espèce se matérialise par des morsures dans 35 à 40% des rencontres; les ouvrières *major* et les soldats d'autre part, dont le taux de morsures est au contraire négligeable (5% maximum des rencontres). La passivité caractérisant ce second groupe rappelle les observations faites chez d'autres espèces dans lesquelles les ouvrières *major* et les soldats présentent un nombre d'actes comportementaux inférieur à celui recensé chez les *minor* (Wilson, 1976; Traniello et Jayasuriya, 1985). Quant aux castes temporelles, s'il existe une différence d'âge entre les ouvrières récolteuses de feuillage et les ouvrières architectes, il n'apparaît guère de différence claire dans leur comportement de défense du nid. Chez *Pheidole dentata*, ce sont pourtant les ouvrières âgées, chargées de l'architecture et du terrassement, qui assurent la défense de la société avec les soldats (Wilson, 1976 in Passera, 1984).

Les ouvrières du groupe *minor-media* présentent une bonne capacité de reconnaissance intraspécifique comme l'indique leur agressivité envers les ouvrières de nids voisins. Ces deux castes constituent la majorité des ouvrières exploratrices et récolteuses de feuillage. Elles doivent donc, en raison de leurs activités en des sites éloignés du nid, se montrer efficaces à l'occasion de rencontres intraspécifiques. Les soldats en revanche, traitent de la même manière un congénère qu'un intrus de même espèce. Seule la présence d'une ouvrière ou soldat d'espèce différente déclenche leur agressivité et induit la morsure et la mutilation des intrus dans 75% des rencontres. La fonction des soldats chez les Attines se limiterait donc essentiellement à la défense du nid contre des envahisseurs appartenant à d'autres espèces. Ils jouent d'ailleurs un rôle important en période de reproduction des sociétés, assurant avec une grande efficacité la protection des jeunes femelles en les défendant des prédateurs de toute nature, vertébrés compris (Weber, 1972). Notons par ailleurs que cette caste apparaît précisément au moment où les sociétés sont aptes à produire les sexués, soit 4 ans environ après la fondation des nids (Salzemann et Jaffe, non publié).

Les différentes sociétés ont pu au sein d'une même espèce, développer un système de communication au profit de chacun: le marquage territorial. Chez *Atta*, il permet une cohabitation harmonieuse des colonies voisines allant jusqu'à un possible partage des pistes de récolte non seulement dans l'espace mais aussi dans le temps

(Salzemann et Jaffe, 1990b). La phéromone territoriale utilisée par chaque société constitue donc un véritable langage intraspécifique parfaitement compris et respecté par les individus d'une même espèce. Cependant, pour éviter les inconvénients de l'invasion interspécifique des territoires, aucun système de communication efficace ne s'est mis en place au cours de l'évolution. L'imprévisibilité et à la fois l'abondance de compétiteurs possibles sont probablement en grande partie responsables de cet échec. Sur le plan évolutif, il apparaît ainsi plus avantageux de sélectionner une caste spécialisée dans le traitement des individus appartenant à d'autres espèces. Chez les fourmis, de nombreuses espèces semblent s'être engagées dans cette voie: les ouvrières *major* d'*Aneuretus simoni* ne participent pas aux combats lors d'intrusions intraspécifiques (Traniello et Jayasuriya, 1985); celles de *Zacryptocerus varians* ne se chargent de la défense du nid qu'en cas d'alerte de forte intensité (Wilson, 1976). De même, les ouvrières *minor* de *Pheidole dentata* combattent généralement seules les intrus et ne recrutent les soldats que lors de l'invasion du nid par un ennemi plus dangereux comme *Solenopsis* (Wilson, 1975). Le système sélectif ayant mené à la formation d'une caste spécialisée pour les rencontres interspécifiques apparaît commun à un grand nombre de Formicidae. En outre, cette spécialisation s'observe aussi bien chez des espèces primitives comme *Aneuretus* que chez des espèces hautement évoluées comme *Atta*.

Le composé actif de la phéromone d'alarme d'*Atta laevigata* identifié comme le méthyl-4-heptanone-3 (Blum, 1969) est produit par les glandes mandibulaires. Une tête d'ouvrière de *Trachymyrmex* dégage spontanément la phéromone d'alarme et provoque l'alerte immédiate de ses congénères qui retournent au nid pour en défendre l'entrée (Crewe et Blum, 1972). Excitées de la même manière par la perception de la phéromone d'alarme de leurs semblables, les ouvrières résidentes d'*Atta laevigata* attaquent les intrus sans toutefois présenter une augmentation de leur agressivité. Notons que l'introduction des têtes dans l'arène expérimentale ne permet aucun contrôle qualitatif ou quantitatif des substances émises. Cela pourrait expliquer le peu d'influence apparente de la phéromone d'alarme sur le comportement de menaces et morsures observé lors de rencontres intraspécifiques. Nous savons en effet que le comportement déclenché par la perception de la phéromone d'alarme peut dépendre de la sécrétion à différentes concentrations de la même substance (Regnier et Wilson, 1968).

Aptes à identifier parfaitement les individus rencontrés, les ouvrières d'*Atta laevigata* s'intéressent préférentiellement, lorsqu'elles se trouvent sur leur territoire, aux sources produisant une phéromone d'alarme étrangère. Ce phénomène est comparable à celui des «vistes intentionnées» des ouvrières résidentes aux intruses que nous avons décrit antérieurement lors d'affrontements intraspécifiques (Salzemann et Jaffe, 1990c).

Les soldats quant à eux, sortent rarement du nid, aidant seulement parfois au déplacement d'objets encombrant une piste ou bloquant une entrée du nid (Weber, 1972). Les résultats de confrontations en terrain vierge (Tab. 5) indiquent qu'ils ne prennent pas possession d'un territoire comme le font les ouvrières. Outre cette incapacité apparente à reconnaître visuellement leur environnement, on peut se demander si les soldats participent au marquage chimique du territoire.

La perception de la phéromone d'alarme des semblables est indispensable aux affrontements intraspécifiques. Préalablement identifiés puis mordus par les ouvrières résidentes, les intrus demeurent probablement imprégnés de la phéromone d'alarme de celles-ci. Les soldats, dans l'incapacité de distinguer avec efficacité leurs congénères des envahisseurs de même espèce, utiliseraient ce marquage chimique pour s'orienter dans les combats. Blum (1969) souligne que la phéromone d'alarme sécrétée sur l'ennemi favorise également chez, *Acanthomyops claviger*, le recrutement de nouveaux attaquants vers la cible.

## Références

- Beraldo, M. J. A. H. and E. G. Mendes, 1981. The respiratory metabolism of the castes of two leaf cutting ants, *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) and *Atta sexdens* rubropilosa Forel, 1908. *Comp. Biochem. Physiol.* 68A:241–247.
- Blum, M. S., 1969. Alarm pheromones. *Ann. Rev. Entomol.* 14:57–80.
- Cammaerts-Tricot, M. C., 1974. Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 21:235–248.
- Cammaerts-Tricot, M. C., 1975. Ontogenesis of the defence reactions in the workers of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Anim. Behav.* 23:124–130.
- Crewe, R. M. and M. S. Blum, 1972. Alarm pheromones of the *Attini*: their phylogenetic significance. *J. Insect Physiol.* 18:31–42.
- Jaffe, K. and G. Villegas, 1985. On the communication systems of fungus-growing ant *Trachymyrmex urichi*. *Ins. Soc.* 32:302–315.
- Passera, L., 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat, Toulouse, 360 pp.
- Regnier, F. E. and E. O. Wilson, 1968. The alarm-defense system of the ant *Acanthomyops claviger*. *J. Insect Physiol.* 14:955–970.
- Salzemann, A. and K. Jaffe, 1990a. *Study of the agonistic behavior of the leaf-cutting ant Atta laevigata* (Hymenoptera: Myrmicinae), (submitted).
- Salzemann, A. and K. Jaffe, 1990b. Territorial ecology of the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. In: *Applied myrmecology: a world perspective*. (R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno, Eds.) Westview Press, 345–354.
- Salzemann, A. and K. Jaffe, 1990c. Dynamique du marquage territorial chez la fourmi champignon-niste *Atta laevigata*. (submitted).
- Traniello, J. F. A. and A. K. Jayasuriya, 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery), Formicidae: Aneuretinae. *Ins. Soc.* 32:375–388.
- Weber, N. A., 1972. *Gardening ants, the Attines*. Am. Phil. Soc., Philadelphia publication, 146 pp.
- Wilson, E. O., 1975. Enemy specification in the alarm recruitment system of an ant. *Science* 190:798–800.
- Wilson, E. O., 1976. A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Anim. Behav.* 24:354–363.
- Wilson, E. O., 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7:143–156, 157–165.
- Wilson, E. O., 1983. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14:47–54, 55–60.
- Wilson, E. O. and B. Hölldobler, 1985. Caste specific techniques of defense in the polymorphic ant *Pheidole embolopyx*. *Ins. Soc.* 32:3–22.

Received 3 January 1990;  
accepted 1 July 1990.