

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

Ahmed Taheri^a, Joaquín L. Reyes-Lopez^b and Nard Bennis^a

^aLaboratoire « Ecologie, Biodiversité et Environnement », Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université Abdelmalek Essaâdi, Tétouan, Maroc; ^bÁrea de Ecología, Facultad de Ciencias, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, Córdoba, España.

ABSTRACT

The aggressive behaviour of *Anochetus ghilianii* (Spinola, 1851) was estimated in the laboratory by observing the outcome of individual confrontations between workers belonging to 17 colonies according to the geographical distance between these colonies. This study aimed to better understand the social organization of this species and its mode of reproduction and colony foundation. Three categories of behaviours were exhibited by the opponent ants: aggressive, low-aggressive and non-aggressive. The latter category was the most prevalent with an average percentage of 82.56%, and prevailed in eight colonies. Conversely, aggressive behaviours represented only 9.61% of the records on average and appeared only when distance between colonies exceeded 1500 m. In addition, the percentage of aggressive behaviours considerably increased in relation to the geographical distance between the colonies. There was a significant positive correlation for aggressive behaviours, and negative for non-aggressive behaviours. This low level of aggressive behaviour suggests a short genetic distance between colonies which could have arisen through colony fission reproduction (dependent colony foundation).

RÉSUMÉ

Le comportement agressif d'*Anochetus ghilianii* (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. Cette étude visait à mieux comprendre l'organisation sociale de cette espèce, ainsi que son mode de reproduction et de fondation de nouvelles colonies. Trois types de comportements ont été manifestés par les fourmis adversaires: agressif, faiblement agressif et non-agressif. Le dernier type de comportement a été le plus noté avec un pourcentage moyen de 82,56%, et prédominait dans huit colonies. En revanche, le comportement agressif ne représentait que 9,61% en moyenne et n'apparaissait que quand la distance approximative entre les colonies dépassait 1500 m. En outre, le pourcentage de comportements agressifs augmentait considérablement avec la distance géographique entre les colonies. La corrélation était significativement positive pour les comportements agressifs et 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).

ARTICLE HISTORY

Received 6 February 2016
Accepted 25 March 2016

MOTCLÉS

Formicidae; *Anochetus ghilianii*; comportement agressif; agressivité intraspécifique

KEYWORDS

Formicidae; *Anochetus ghilianii*; aggressive behaviour; intraspecific aggression

Introduction

La compétition animale intraspécifique peut se définir comme la démarche manifestée par au moins deux 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 reconnaissance coloniale constitue une caractéristique essentielle au maintien de leur organisation sociale (Hölldobler & Wilson 1990; B.H. Smith & Breed 1995). Dans le cas des fourmis, la capacité de discrimination entre ouvrières de la même colonie et étrangères homospécifiques ou non est mise en œuvre lors de

rencontres entre deux 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; A.A. Smith 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, 2009; Martin & Drijfhout 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) permettant la mise en place de la gestalt (Lenoir et al. 1999). Elle peut également se faire par un transfert passif entre congénères (contacts corporels), comme c'est le cas chez la Ponerinae *Pachycondyla apicalis* qui ne pratique pas la trophallaxie et chez laquelle le toilettage social est faible (Soroker et al. 2003). Cela a permis de mieux comprendre l'origine du comportement d'agressivité et pourquoi son niveau devient important quand les individus ont des profils différents d'hydrocarbures cuticulaires (Torres et al. 2007). Il a été démontré également que chez certaines espèces le niveau d'agressivité augmente avec la diminution de la parenté génétique (Beye et al. 1998; Holzer et al. 2006; Tripet et al. 2006; Drescher et al. 2007) et est faible, voire nul, quand il s'agit d'ouvrières appartenant à des colonies polydomiques (Pisarski 1982; Chapuisat et al. 2004; Holzer et al. 2006; Kutzerke et al. 2006; Debout et al. 2007; Thomas et al. 2007; Martin & Drijfhout 2009).

D'après ce qui a été exposé, la propagation entre les membres de la colonie et l'origine du comportement d'agressivité diffère d'une espèce à l'autre, et les études traitant cet aspect chez les Formicidae restent encore très rares. Afin de contribuer à ce genre de recherches sur d'autres espèces de fourmis, une étude a été menée sur une espèce du genre *Anochetus*. Il s'agit d'un genre de répartition principalement tropicale et subtropicale, représenté par 114 espèces dont huit sont à l'état fossile (Bolton 2014). Une seule espèce objet de ce travail, *Anochetus ghilianii* (Spinola, 1851), atteint l'extrême ouest de la Méditerranée occidentale. C'est une espèce rare et primitive de taille moyenne (5,3 à 6,7 mm). Ses ouvrières sont pourvues de longues mandibules



Figure 1. Tête d'*Anochetus ghilianii* en vue de face (CASENT0906625, www.antweb.org).

armées, vers leurs extrémités, de trois dents fusionnées et dotées d'un système réflexe appelé « mandibules-pièges » (*trap jaw*), une arme redoutable qui leur permet de piéger l'adversaire et de l'immobiliser loin de leur corps, ainsi que de se défendre efficacement (Fig. 1). Sa répartition est limitée au Sud de la Péninsule Ibérique et au Maroc, où elle n'est connue que dans un nombre réduit de localités (Cagniant 2006). L'espèce mène une vie partiellement endogène et ses reines sont ergatoïde (Tinaut, Bensusan et al. 2011). Les nids sont souvent trouvés sous de grosses pierres et sont généralement peuplés de moins d'une centaine d'ouvrières (Tinaut, Bensusan et al. 2011). En Espagne, elle figure dans la liste rouge des invertébrés menacés (Tinaut, Ruano et al. 2011). Une étude récente basée sur l'analyse de l'ADN mitochondrial a révélé que sa présence en Espagne est une conséquence d'une introduction récente (Jowers et al. 2015). En effet, les caractéristiques biologiques et écologiques de cette espèce sont très peu connues et jusqu'à présent, il n'existe aucune étude qui traite un aspect autre que sa description et sa restreinte (Brown 1978; Cagniant 2006; Tinaut, Bensusan et al. 2011; Jowers et al. 2015).

Etant aptères, les reines d'*A. ghilianii* ont une faible capacité de dispersion spatiale, d'où la formation de populations structurées génétiquement, avec une isolation par la distance. En conséquence, les colonies proches (apparentées) pourraient se tolérer plus que les colonies distantes (non apparentées). L'objectif de cette étude était de tester le niveau d'agressivité intraspécifique entre des colonies différentes d'*A. ghilianii* en fonction de la

distance géographique qui les sépare. Cette étude visait à mieux comprendre l'organisation sociale de cette espèce et à confirmer son mode de fondation de nouvelles colonies qui se fait très probablement par fission, tel qu'observé chez d'autres espèces ayant des reines ergatoïdes (Cronin et al. 2013). Ce phénomène de fission a rarement été observé directement dans la nature (Briese 1983; Lenoir et al. 1988; Fernández-Escudero et al. 2001; Peeters & Ito 2001).

Materiel et Methodes

Matériel vivant

En utilisant l'aspirateur entomologique, 17 colonies d'*A. ghilianii* ont été collectées de cinq localités différentes du Nord-Ouest du Maroc (Fig. 2). Tous les nids ont été trouvés dans le sol. L'altitude de ces localités variait entre 237 m (Laghdir, province de Chefchaouen) et 1090 m (Bni Leith, province de Tétouan). Des 17 colonies d'*A. ghilianii* capturées, 14

étaient monogynes, alors que deux présentaient deux reines (AT-0859 et AT-0873) et une seule comportait six reines (AT-0864).

La distance entre les colonies capturées variait entre 2 m (entre AT-0866 et AT-0867) et 64,6 km (entre AT-0864 et AT-0872). Toutes les fourmis ont été capturées entre le 24 mai et le 10 juin 2013.

Les données relatives aux localités d'échantillonnage sont détaillées dans le [tableau I](#).

Bio-essais au laboratoire

Le test d'agressivité intraspécifique réalisé consiste en des confrontations diadiques, réalisées dans des boîtes de pétri de 8,5 cm de diamètre entre individus de colonies différentes. Le choix des confrontations se base sur la distance géographique qui sépare les deux colonies auxquelles appartiennent les individus à tester. Pendant 30 minutes, tous les comportements que présentent les deux individus à chaque rencontre sont notés. Les interactions entre chaque paire de colonies

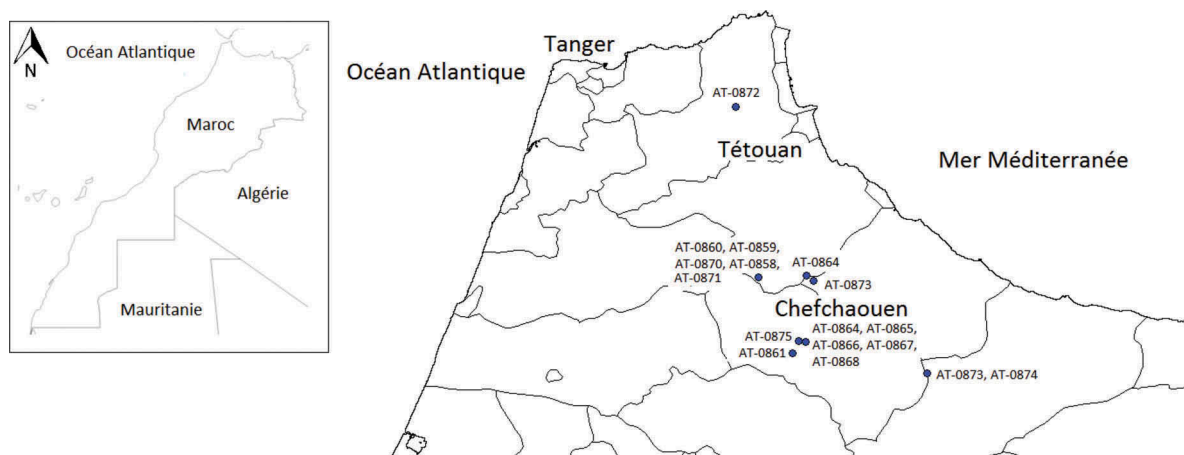


Figure 2. Localisation géographique des sites d'étude au Nord-Ouest du Maroc.

Tableau I. Données relatives aux localités d'échantillonnage.

Code de colonie	Date	Province	Localité	Altitude (m)	Latitude (N)	Longitude (O)
AT-0862	24-05-2013	Chefchaouen	Al Ouad, Marabot 2	462	35°15.606'	5°18.057'
AT-0863	24-05-2013	Chefchaouen	Al Ouad, Marabot 1	450	35°15.547'	5°17.086'
AT-0873	10-06-2013	Chefchaouen	Bab Berred, L'Aanacer	1335	35°01.134'	5°00.066'
AT-0874	10-06-2013	Chefchaouen	Bab Berred, L'Aanacer	1335	35°01.134'	5°00.066'
AT-0864	04-06-2013	Chefchaoeun	Dardara, forêt d'Akerrat	462	35°05.930'	5°18.074'
AT-0865	04-06-2013	Chefchaoeun	Dardara, forêt d'Akerrat	462	35°05.930'	5°18.074'
AT-0866	04-06-2013	Chefchaoeun	Dardara, forêt d'Akerrat	462	35°05.930'	5°18.074'
AT-0867	04-06-2013	Chefchaoeun	Dardara, forêt d'Akerrat	462	35°05.930'	5°18.074'
AT-0868	04-06-2013	Chefchaoeun	Dardara, forêt d'Akerrat	462	35°05.930'	5°18.074'
AT-0860	30-05-2013	Tétouan	Béni Leit, Marj El khayl	1088	35°15.957'	5°26.230'
AT-0859	30-05-2013	Tétouan	Béni Leit, Marj El kayl	1088	35°15.601'	5°26.022'
AT-0870	07-06-2013	Tétouan	Béni Leit, dar Bouhachem	1090	35°16.014'	5°25.830'
AT-0858	30-05-2013	Tétouan	Béni Leit, Taynza	1000	35°16.034'	5°25.811'
AT-0871	07-06-2013	Tétouan	Béni Leit, dar Bouhachem	1088	35°16.017'	5°25.864'
AT-0872	08-06-2013	M'diq-Fnidaq	Douar Belouazen	920	35°40.185'	5°25.264'
AT-0861	31-05-2013	Chefchaouen	Laghdir, Od S. Ben Saada	237	35°03.918'	5°19.945'
AT-0875	10-06-2013	Chefchaouen	Dardara, Akerat	500	35°06.127'	5°19.131'

Tableau II. Nombre de différents comportements entre les colonies (voir annexe I pour les abréviations).

Nid 1	Nid 2	Distance (m)	Ln (distance)	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	133
AT-0864	AT-0865	10	02,3026	55	04	03	0	0	0	0	0	0	0	62
AT-0864	AT-0868	12	2,4849	106	23	0	0	0	0	0	0	0	0	129
AT-0873	AT-0874	15	2,7081	70	54	0	01	0	0	0	0	0	0	125
AT-0870	AT-0871	50	3,9120	37	76	0	03	0	0	0	0	0	0	116
AT-0858	AT-0860	640	6,4615	12	131	0	02	0	0	0	0	0	0	145
AT-0858	AT-0859	873	6,7719	23	42	0	0	14	09	0	0	01	0	89
AT-0863	AT-0862	1518	7,3251	141	20	0	03	0	0	0	0	0	0	164
AT-0858	AT-0862	11700	9,3673	54	16	0	08	07	10	0	0	09	11	115
AT-0860	AT-0863	13900	9,5396	09	64	0	26	03	01	0	0	17	06	126
AT-0866	AT-0870	22000	9,9988	23	06	0	04	0	09	09	04	01	05	61
AT-0858	AT-0861	24100	10,0900	18	72	0	10	16	05	0	0	05	07	133
AT-0860	AT-0861	24200	10,0941	21	33	0	13	04	07	0	0	18	12	108
AT-0875	AT-0873	30600	10,3288	44	06	0	10	0	04	02	01	0	01	68
AT-0870	AT-0872	45000	10,7144	66	14	0	0	0	03	03	0	0	0	86
AT-0864	AT-0872	64600	11,0760	56	12	0	13	0	02	01	0	01	04	89

ont été répliquées 5 fois et tous les individus testés ont été utilisés une seule fois.

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

Analyses statistiques

Les calculs ont été réalisés en utilisant le logiciel STATISTICA v. 8 (StatSoft, Inc. 2007, www.statsoft.com). Le coefficient de corrélation produit-moment de Pearson a été utilisé (Pearson 1896). Il mesure adéquatement la force de relation linéaire entre deux variables. Si une des deux variables n'avait pas de réponse linéaire, elle était transformée en ln (par exemple la distance).

Resultats

Les ouvrières d'*A. ghilianii* expriment leur agressivité par un arsenal comportemental diversifié. Lorsqu'elles sont en chasse (observations au laboratoire), elles avancent leurs longues mandibules ouvertes à 180°. Quand ces dernières se referment sur leurs proies (généralement des termites), les dents transpercent la victime et la tuent. Le mécanisme de fermeture réflexe des mandibules fait intervenir des soies tactiles longues qui se trouvent sur leurs marges internes. Lorsque ces soies touchent la proie, les mandibules se referment à une vitesse foudroyante, comme les mâchoires d'un piège. En outre, nous avons remarqué qu'un coup d'aiguillon peut s'ajouter à l'attaque dans le cas d'une morsure de longue durée ou si la proie, de petite taille, continue à bouger (observé contre les termites, au laboratoire). Une exploration antennaire mutuelle incluant des contacts assez courts a également été observée. Grâce à leurs longues antennes, ce contact entre les ouvrières d'*A.*

ghilianii se produit à une distance assez considérable et leur donne du temps pour réagir (recul ou attaque). Dans certaines situations, de véritables rituels de soumission ont été observés: l'une des deux ouvrières s'aplatit sur le dos, antennes repliées et mandibules fermées (posture nymphale). La fourmi adversaire la saisit au niveau de la partie ventrale du thorax et la transporte (comportement très rarement observé entre deux fourmis non apparentées; Lucas 2002). En plus, un catapultage en arrière a également été observé pendant nos essais chez *A. ghilianii* pour s'enfuir de ses adversaires.

Chacune des trois catégories de comportement manifestées (agressif, A; faiblement agressif, F; et non-agressif, N) rassemble un ensemble d'actes comportementaux illustré dans l'annexe I. Le tableau II rassemble le nombre compté de chaque acte au cours des contacts entre deux fourmis adversaires appartenant à deux colonies différentes.

La figure 3 représente la variation des pourcentages des différents types de comportements entre les colonies d'*A. ghilianii* en fonction de la distance géographique qui les sépare (en Ln).

Des trois types de modèles d'agressivité considérés dans cette étude, les plus communs ont été ceux du type non agressif (82,56%) qui étaient prédominants dans huit nids (minimum: 54,27%; maximum: 98,17%). En revanche, les modèles de type agressif ne représentaient que 9,61% en moyenne. On remarque également que le pourcentage des comportements agressifs augmente avec la distance géographique qui sépare les colonies (Fig. 3: $r = 0.6297$, $p = 0.009$, $n = 16$). L'inverse a été remarqué pour les comportements non agressifs (Fig. 3: $r = -0.7297$, $p = 0.001$).

Discussion

Dans ce travail, l'agressivité entre les ouvrières d'*A. ghilianii* a été classée selon une échelle croissante allant

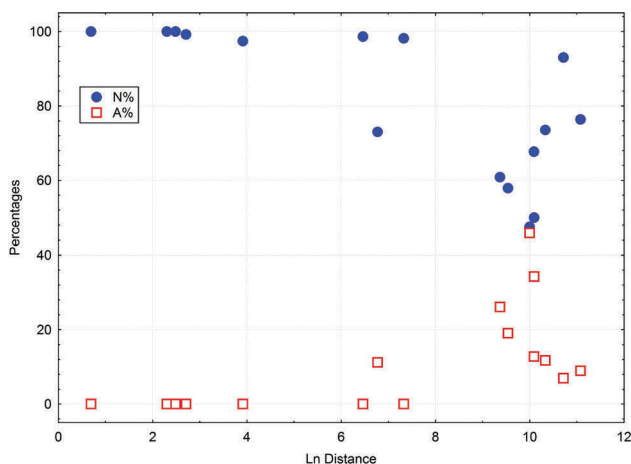


Figure 3. Variation du pourcentage de comportements agressifs (A%) et non-agressifs (N%) chez *Anochetus ghilianii* (A%) en fonction de la distance géographique qui sépare les différentes colonies testées. Il existe une corrélation positive significative entre le pourcentage de comportements agressifs et la distance entre les colonies [$\ln(\text{distance})$] ($r = 0,6297$; $p = 0,009$) et une corrélation négative significative entre le pourcentage de comportements non-agressifs et la distance entre les colonies [$\ln(\text{distance})$] ($r = -0,7297$; $p = 0,001$).

de la simple investigation mutuelle incluant des contacts assez courts, à la morsure prolongée avec une flexion du gaster et tentative de piqûre (Annexe I). Il est bien connu que l'origine de l'agressivité en général est liée à l'existence de phéromones de contact qui sont surtout des hydrocarbures cuticulaires stockés dans la glande postpharyngienne (synthétisés par les œnocytes). Lors du toilettage, ces substances se répartissent sur la totalité du corps de l'insecte (Bagnères & Morgan 1991). L'odeur que développe la colonie (l'odeur coloniale) aide les ouvrières à déterminer l'appartenance ou non de l'individu qu'elles détectent à leur propre colonie (Lenoir & al. 1999; Blomquist & Bagnères 2010). Cette odeur est déterminée génétiquement (Ross et al. 1987; Provost 1991), mais elle peut être modulée par plusieurs circonstances telles que la dominance des espèces, le nombre d'intrus, les conditions du milieu de rencontre et le type d'alimentation (Jutsum et al. 1979; Mercier 1999).

Explication du faible niveau d'agressivité chez *A. ghilianii*

L'augmentation de l'agressivité avec la distance géographique qui sépare les colonies peut présenter trois origines. Premièrement, dans la mesure où les reines d'*A. ghilianii* sont aptères (Tinaut, Bensusan et al. 2011), ce résultat pourrait s'associer à une

augmentation de la distance génétique entre les colonies à mesure que la distance géographique qui les sépare s'accroît. Plus les colonies sont proches, plus elles sont similaires du point de vue génétique. Plus elles sont éloignées, plus elles divergent du point de vue génétique. Ce schéma est souvent associé à un mode de reproduction des sociétés par fission, également appelé « la fondation dépendante de colonie » (DCF: *dependent colony foundation*) pour les insectes sociaux (Peeters & Molet 2010; Cronin et al. 2013). Étant aptères, les jeunes reines quittent le nid maternel avec quelques ouvrières pour aller fonder une nouvelle colonie à peu de distance de leurs nids d'origine. Dans ce cas, notre résultat peut être expliqué par le mode de reproduction colonial d'*A. ghilianii*. Ainsi les colonies d'une même localité sont apparentées et ne se battent pas; elles partagent le même pool génétique. Le déterminisme de la reconnaissance coloniale exprimée par les hydrocarbures cuticulaires est dans ce cas lié au génome des individus. La même explication a été accordée aux résultats de l'étude qui a été faite par Jaffé et Marcuse (1983) sur *Odontomachus bauri* (Ponerinae) et qui a montré que malgré la similarité des conditions d'élevage au laboratoire, l'agressivité entre les ouvrières de nids différents ne cesse pas. En outre, et contrairement aux fourmis dont le nid constitue un élément important de la société et où l'alimentation est similaire pour toutes les ouvrières, et s'avère influencer la composition des hydrocarbures cuticulaires: les nids d'*A. ghilianii* sont peu élaborés (Taheri & Reyes, observations personnelles) et la capture individuelle de différents petits arthropodes (termites, petits coléoptères, etc.) appuie davantage l'idée que le génome est le principal responsable de l'expression du label de reconnaissance. Cette explication a été attribuée au cas de *Cataglyphis cursor* qui est une espèce monogyne (Cagniant 1976), dont peu de comportements agressifs ont été observés quand les individus venant du même site (Nowbahari & Lenoir 1984). Ce faible niveau d'agressivité peut être expliqué aussi par le mode de fondation coloniale qui se fait par fission (Lenoir et al. 1988, Chéron et al. 2011), ce qui donne naissance à une haute relation génétique entre les colonies voisines (Clémencet et al. 2005). Par contre, les colonies voisines de *C. ibérica* montrent un haut niveau d'agressivité intraspécifique ce qui peut être expliqué par le mode « dépendant » de leur fondation coloniale, ainsi les colonies voisines peuvent être dissimilaires génétiquement (Dahbi et al. 1996).

La seconde explication de ce résultat met en avant les facteurs environnementaux, tels le type de la nourriture et la nature du nid. Elle part du principe que les fourmis qui vivent dans un même environnement ont à

peu près le même régime alimentaire et se nourrissent de sources de nourriture identiques. Si les odeurs ont une origine alimentaire, les fourmis qui mangent la même chose ont une odeur similaire. Elles ne se battent alors pas. Plus la distance géographique entre les colonies s'accroît, plus le milieu change, plus les sources de nourriture sont différentes et plus les odeurs divergent. Ceci augmente l'agressivité entre les fourmis des nids éloignés. Une différence de régime alimentaire pourrait engendrer une réponse agressive entre deux colonies d'*Acromyrmex octospinosus*, qui ne s'agressent pas lorsqu'elles sont nourries de la même manière (Jutsum et al. 1979). L'agressivité disparaît totalement quand les ouvrières de cette espèce reçoivent, au laboratoire, le même régime alimentaire (des feuilles de trène par exemple). Quand elles sont obligées de cultiver leur champignon avec des végétaux différents (pelure d'orange, chou, etc.), les actes agressifs réapparaissent. Les expérimentations de Le Moli et Mori (1990, 1992) réalisées sur plusieurs espèces de fourmis des bois permettent aussi d'attribuer un rôle important à l'alimentation. En outre, Crosland (1989) a démontré que chez *Rhytidoponera confusa*, le substrat qui constitue le nid et le régime alimentaire des ouvrières, intervient dans la reconnaissance des individus et que le niveau d'agressivité intraspécifique entre ces derniers est très faible quand ils ont été élevés dans les mêmes conditions environnementales. Le même phénomène a été démontré chez *Solenopsis invicta* par Obin (1986) et Obin et Vander Meer (1988). Dans ce dernier cas, l'agressivité ne disparaît pas complètement, ce qui prouve l'origine mixte des hydrocarbures cuticulaires: environnementale et génétique. Des études sur la fourmi envahissante *Linepitema humile* ont démontré ce dernier constat (Passera & Aron 2005).

La troisième hypothèse repose sur le concept du « cher ennemi ». Bien que l'agressivité soit parfois nécessaire, ce comportement peut être coûteux en termes d'énergie dépensée, de temps perdu et de blessures ou de mortalité. En effet, de nombreux animaux territoriaux sont beaucoup plus agressifs à l'égard d'un individu conspécifique issu d'un territoire éloigné, que d'un individu originaire d'un territoire proche (Temeles 1994; Passera & Aron 2005). Dans notre cas, les colonies d'*A. ghilianii* voisines se reconnaissent et évitent de se battre pour économiser de l'énergie. Par contre, elles sont agressives à l'égard des sociétés éloignées qu'elles ne reconnaissent pas. Ce phénomène a été démontré chez *Leptothorax nylanderii* (Heinze et al. 1996) et il a été cité chez peu d'autres espèces comme *Pheidole californiens* (Langen et al. 2000). Toutefois, de nombreuses espèces montrent le contre-exemple vis-à-vis du phénomène « cher ennemi

». L'intensité de l'agressivité est inversement corrélée à la distance qui sépare les nids. C'est le cas par exemple chez *Pogonomyrmex barbatus*, *Cataglyphis fortis* et *Pristomyrmex pungens* (Gordon & Kulig 1996; Knaden & Wehner 2003; Sanada-Morimura et al. 2003).

Conclusion

Les résultats de ce travail suggèrent une faible distance génétique entre les colonies suite à une éventuelle reproduction coloniale par fission. Le comportement agressif n'apparaît que quand la distance approximative entre les colonies dépasse 1500 m. Dans la plupart des tests réalisés avec des nids proches l'un de l'autre, le taux moyen est de 1,4% pour le type agressif (distance de séparation inférieure à 1600 m). Cela signifie en pratique l'existence de populations où le comportement agonistique est nul (colonie apparentées). Selon nos données, la densité moyenne d'*A. ghilianii* est d'environ 2,3 nids/100 m², voire jusqu'à 4 nids/100 m² (non publié). Par conséquent, les colonies voisines peuvent être séparées par quelques mètres et il peut y avoir de nombreuses rencontres entre les fourrageuses. Des recherches supplémentaires permettraient de déterminer si les nids pourraient échanger les ouvrières et si, en pratique, *A. ghilianii* fonctionnerait comme une espèce polydomomique.

Références

- Bagnères AG, Morgan ED. 1991. The postpharyngeal glands and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. *Experientia*. 47:106–111.
- Beye M, Neumann P, Chapuisat M, Pamilo P, Moritz RFA. 1998. Nestmate recognition and the genetic relatedness of nests in the ant *Formica pratensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43:67–72.
- Blomquist GJ, Bagnères AG. 2010. Chapter 1. History and overview of insect hydrocarbons. In: Blomquist GJ, Bagnères AG, editors. *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry and chemical ecology*. Cambridge University Press, New York, p. 1–18.
- Bolton B. 2014. An online catalog of the ants of the world [Internet]. [cited 2014 Aug 30]. Available from: <http://antcat.org>
- Bos N, Dreier S, Jørgensen CG, Nielsen J, Guerrieri FJ, D'Ettorre P. 2012. Learning and perceptual similarity among cuticular hydrocarbons in ants. *J. Insect Physiol.* 58:138–146.
- Briese DT. 1983. Different modes of reproductive behaviour (including a description of colony fission) in a species of *Chelaner* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*. 30:308–316.
- Brown WL Jr. 1978. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, Tribe Ponerini,

- Subtribe Odontomachiti. Section B. Genus *Anochetus* and bibliography. *Stud. Entomol.* 20:549–652.
- Cagniant H. 1976. Distribution, écologie et nid de la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe. Hyménoptères Formicidae. *Vie et Milieu, Serie C, Biologie Terrestre.* 26:265–276.
- Cagniant H. 2006. Liste actualisée des fourmis du Maroc (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten.* 8:193–200.
- Chapuisat M, Bernasconi C, Hoehn S, Reuter M. 2004. Nestmate recognition in the unicolonial ant *Formica paralugubris*. *Behav. Ecol.* 16:15–19.
- Chéron B, Cronin AL, Doums C, Fédérici P, Haussy C, Tirard C, Monnin T. 2011. Unequal resource allocation among colonies produced by fission in the ant *Cataglyphis cursor*. *Ecology.* 92(7):1448–1458.
- Clémencet J, Viginier B, Doums C. 2005. Hierarchical analysis of population genetic structure in the monogynous ant *Cataglyphis cursor* using microsatellite and mitochondrial DNA markers. *Mol. Ecol.* 14(12):3735–3744.
- Cronin AL, Molet M, Doums C, Monnin T, Peeters C. 2013. Recurrent evolution of dependent colony foundation across eusocial insects. *Annu. Rev. Entomol.* 58:37–55. doi:10.1146/annurev-ento-120811-153643
- Crosland MW. 1989. Kin recognition in the ant *Rhytidoponera confusa*. I. Environmental odour. *Anim. Behav.* 37:912–919.
- Dahbi A, Cerdá X, Hefetz A, Lenoir A. 1996. Social closure, aggressive behavior and cuticular hydrocarbon profiles in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera Formicidae). *J. Chem. Ecol.* 22:2173–2186.
- Debout G, Schatz B, Elias M, Mckey D. 2007. Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biol. J. Linn. Soc.* 90:319–348.
- Drescher J, Bluthgen N, Heike F. 2007. Population structure and intraspecific aggression in the invasive ant species *Anoplolepis gracilipes* in Malaysian Borneo. *Mol. Ecol.* 16:1435–1465.
- Fernández-Escudero I, Seppä P, Pamilo P. 2001. Dependent colony founding in the ant *Proformica longiseta*. *Insectes Sociaux.* 48:80–82.
- Fielde AM. 1904. Power of recognition among ants. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.* 7:227–250.
- Gordon DM, Kulig AW. 1996. Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology.* 77:2393–2409.
- Heinze J, Foitzik S, Hippert A, Hölldobler B. 1996. Apparent dear-enemy phenomenon and environmental based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Ethology.* 102:510–522.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. *The Ants*. Berlin: Springer-Verlag, 732 p.
- Holzer B, Chapuisat M, Kremer N, Finet C, Keller L. 2006. Unicoloniality, recognition and genetic differentiation in a native *Formica* ant. *J. Evol. Biol.* 19:2031–2039.
- Jaffé K, Marcuse M. 1983. Nestmate recognition and territorial behavior in the ant *Odontomachus bauri* Emery (Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux.* 30:466–481.
- Jowers MJ, Taheri A, Reyes-López J. 2015. The ant *Anochetus ghilianii* (Hymenoptera, Formicidae), not a Tertiary relict, but an Iberian introduction from North Africa: evidence from mtDNA analyses. *Syst. Biodivers.* doi:10.1080/14772000.2015.1061065
- Jutsum AR, Saunders TS, Cherrett JM. 1979. Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Anim. Behav.* 27:839–844.
- Katzerke A, Neumann P, Pirk CW, Bliss P, Moritz RF. 2006. Seasonal nestmate recognition in the ant *Formica exsecta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61:143–150.
- Knaden M, Wehner R. 2003. Nest defense and conspecific enemy recognition in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *J. Insect Behav.* 16:717–730.
- Langen TA, Tripet F, Nonacs P. 2000. The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48:285–292.
- Le Moli F, Mori A. 1990. Laboratory experiments on environmental sources of nestmate and non-nestmate discrimination in three species of *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche.* 97:147–169.
- Le Moli F, Mori A, Grasso DA. 1992. Nestmate and conspecific non-nestmate recognition in *Formica cunicularia* Latr.: the effect of diet differences. In: Billen J, editor. *Biology and evolution of social insects*. Leuven, Belgium: Leuven University Press, p. 161–165.
- Lenoir A, Fresneau D, Errard C, Hefetz A. 1999. Individual and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels, JM, editors. *Information processing in social insects*. Bâle: Birkhauser, p. 219–237.
- Lenoir A, Hefetz A, Simon T, Soroker V. 2001. Comparative dynamics of gestalt odour formation in two ant species *Camponotus fellah* and *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiol. Entomol.* 26:275–283.
- Lenoir A, Quérard L, Pondicq N, Berton F. 1988. Reproduction and dispersal of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche.* 95:21–44.
- Lucas C. 2002. Etude des bases chimiques et comportementales de la formation du « visa » colonial chez les Ponérines du genre *Pachycondyla* [thèse]. Paris, France: Université Paris XI, 158 p.
- Martin SJ, Drijfhout F. 2009. A review of ant cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.* 35:1151–1161.
- Martin SJ, Helanterä H, Kiss K, Lee YR, Drijfhout FP. 2009. Polygyny reduces rather than increases nestmate discrimination cue diversity in *Formica exsecta* ants. *Insectes Sociaux.* 56:375–383.
- Martin SJ, Vitikainen E, Helanterä H, Drijfhout F. 2008. Chemical basis of nest-mate discrimination in the ant *Formica exsecta*. *Proc. R. Soc. B.* 275:1271–1278.
- Mercier JL. 1999. Territorialité et agressivité intra- et interspécifique dans les mosaïques de fourmis arboricoles. *L'Année Biologique.* 38:149–168.
- Miller RS. 1967. Pattern and process in competition. *Adv. Ecol. Res.* 4:1–74.
- Nowbahari M, Lenoir A. 1984. La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor*: relations avec la distance géographique. In: De Haro A, & X. Espadaler X, editors. *Processus d'acquisition précoce. Les communications*. Publ. Univ. Autònoma Barcelona et SFCEA, p. 457–461.
- Obin MS. 1986. Nestmate recognition cues in laboratory and field colonies of *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera:

- Formicidae): effect of environment and role of cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.* 12:1965–1975.
- Obin MS, Vander Meer RK. 1988. Sources of nestmate recognition cues in the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). *Anim. Behav.* 36:1371–1381.
- Passera L, Aron S. 2005. Les fourmis: comportement, organisation social et évolution. Ottawa, ON: Les presses scientifiques du CNRC, 480 p.
- Patek SN, Baio JE, Fisher BL, Suarez AV. 2006. Multifunctionality and mechanical origins: ballistic jaw propulsion in trap-jaw ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 103(34):12787–12792.
- Pearson K. 1896. Mathematical contributions to the theory of evolution. III. Regression, heredity, and panmixia. *Philos. Trans. R. Soc. A.* 187:253–318.
- Peeters C, Ito F. 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 46:601–630.
- Peeters C, Molet M. 2010. Colonial reproduction and life histories. In: Lach L, Parr C, Abbott K, editors. *Ant ecology*. Oxford: Oxford University Press, p. 159–176.
- Pisarski B. 1982. Influence de la structure sociale sur le comportement agressif des ouvrières de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. In: Pisarski B, editor. *Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, 38, p. 113–136.
- Provost E. 1991. Nonnestmate kin recognition in the ant *Leptothorax lichtensteini*: evidence that genetic factors regulate colony recognition. *Behav. Genet.* 21:151–167.
- Retana J, Cerdá X. 1995. Agonistic relationships among sympatric Mediterranean ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* 8(3):365–380.
- Ross KG, Vander Meer RK, Fletcher DJC, Vargo EL. 1987. Biochemical phenotypic and genetic studies of two introduced fire ants and their hybrid (Hymenoptera: Formicidae). *Evolution.* 41:280–293.
- Sanada-Morimura S, Minai M, Yokoyama M, Hirota T, Satoh T, Obara Y. 2003. Encounter-induced hostility to neighbors in the ant *Pristomyrmex pungens*. *Behav. Ecol.* 14:713–718.
- Smith AA, Millar JC, Hanks LM, Suarez AV. 2012. Experimental evidence that workers recognize reproductives through cuticular hydrocarbons in the ant *Odontomachus brunneus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66:1267–1276.
- Smith BH, Breed MD. 1995. The chemical basis for nestmate recognition and mate discrimination in insects. In: Cardé RT, Bell WJ, editors. *Chemical ecology of insects*. New York: Chapman & Hall, 287–317.
- Soroker V, Lucas C, Simon T, Fresneau D, Durand LJ, Hefetz A. 2003. Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in *Pachycondyla apicalis*. *Insectes Sociaux.* 50:212–217.
- Sorvari JP, Theodora P, Turillazzi S, Hakkarainen H, Sundstrom L. 2007. Food resources, chemical signalling, and nest mate recognition in the ant *Formica aquilonia*. *Behav. Ecol.* 19:441–447.
- Spinola M. 1851. Compte rendu des Hyménoptères inédits provenant du voyage entomologique de M. Ghiliani dans le Para en 1846. Extrait des Mémoires de l'Académie des Sciences de Turin (2). 13:3–78
- Suarez A, Holway DA, Dangsheng L, Tsutsui ND, Case J. 2002. Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Anim. Behav.* 64:697–708.
- Temeles EJ. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they dear enemies? *Anim. Behav.* 47:339–350.
- Thomas ML, Payne-Makrisá CM, Suarez AV, Tsutsui ND, Holway DA. 2007. Contact between supercolonies elevates aggression in Argentine ants. *Insectes Sociaux.* 54:225–233.
- Tinaut A, Bensusan K, Guillen R. 2011. Redescription of the queen of *Anochetus ghilianii* (Spinola, 1851) (Hymenoptera, Formicidae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología.* 35(1–2):151–161.
- Tinaut A, Ruano F, Martínez Ibáñez MD, Bensusan K, Guillem R. 2011. *Anochetus ghilianii* (Spinola, 1851). In: Verdú JR, Numa C, Galante E, editors. *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*. Dirección General del Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, p. 431–435.
- Torres CW, Brandt M, Tsutsui ND. 2007. The role of cuticular hydrocarbons as chemical cues for nestmate recognition in the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Insectes Sociaux.* 54:363–373.
- Tripet F, Fournier D, Nonacs P, Keller L. 2006. Kin recognition and the paradoxical patterns of aggression between colonies of a Mojave desert *Pheidole* ant. *Insectes Sociaux.* 53:127–135.
- Wilson EO. 1971. Competitive and aggressive behavior. In: Eisenberg JF, Dillon W, editors. *Man and beast: comparative social behavior*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 181–218.

Annexe I. Description des actes correspondant aux catégories de comportements agressifs, faiblement agressifs et non agressifs.

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 suivi ou non d'une fuite d'une ou des deux 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 deux fourmis ne montrent aucun comportement remarquable = ignorance ou « évitement », sans recul (NI)	NI
	Investigation mutuelle; une seule ou les deux fourmis à la fois passent un temps variable en s'inspectant lentement ou rapidement l'une l'autre; vibrations antennes/antennes ou antennes/corps, sans recul	NM
	Transport; une ouvrière transporte l'autre qui reste immobile (posture de nymphe)	NT