

Actes Coll. Insectes Soc., 1. 87-92, Ed.SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12, (1984)

ETUDE DU POLYETHISME ET DU DEVELOPPEMENT DES OVAIRES  
DANS UNE COLONIE DE *PACHYCONDYLA OBSCURICORNIS*  
(HYM., FORMICIDAE)

par

Dominique FRESNEAU

Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S. N°985

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie,

Université Paris XIII, F-93430 Villataneuse

et

Laboratoire d'Ethologie C.I.E.S., Tapachula, Chiapas, Mexique.

Résumé: L'étude fine du polyéthisme par l'observation des activités individuelles dans une colonie de *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *obscuricornis* a été suivie d'une dissection de tous les membres de la colonie. L'état ovarien de chaque fourmi est en relation avec son rôle social: développé chez les soigneuses, l'ovaire paraît totalement régressé chez les fourrageuses. Le même phénomène s'observe aussi bien chez les reines que chez les ouvrières, seul un faible polymorphisme ovarien séparant les deux castes. La confusion entre les rôles reproducteurs et parentaux dans cette espèce primitive sont discutés.

Mots-clé: *Ponerinae*, *Pachycondyla*, polyéthisme, développement des ovaires, castes.

Summary: Polyethism and ovarian development in a *Pachycondyla obscuricornis* colony.

A detailed study of polyethism by the observation of individuals in a *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *obscuricornis* colony, was followed by a dissection of each member of the colony. The ovary development of each ant is closely related to its social status. The ovaries are well developed amongst the nurses, but totally degenerated amongst the foragers. All the intermediate conditions between these extremes were observed. This is equally true for the gynes and workers castes, being very weakly marked the ovary polymorphism between this two castes. This apparent relation with the relative integration of the queens into those behaviours normally performed by the workers suggests a confusion of the reproductive and parental tasks. This characteristic could constitute a primitive socialization of these ants.

Key-words: *Ponerinae*, *Pachycondyla*, polyethism, ovarian development, castes.

#### INTRODUCTION

L'organisation sociale des fourmis repose sur une division stricte des rôles parmi la caste femelle: les reines ont le monopole de la fonction reproductrice, tandis que les ouvrières stériles assurent l'élevage du couvain, l'entretien et l'approvisionnement de la colonie. Il arrive pourtant que des ouvrières puissent pondre en présence de la reine: c'est le cas par exemple chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973) et *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1969). Les oeufs pondus par les ouvrières ont alors une fonction trophique,

mais dans quelques espèces comme *Temnothorax recedens* (DEJEAN et PASSERA, 1974), *Myrmica rubra* (SMEETON, 1981) il a été démontré que les ouvrières non fécondées pondent des oeufs reproducteurs qui donneront une partie des mâles de la société. Toutes les ouvrières ne partagent pas cette aptitude; WEIR (1958) dans le genre *Myrmica* et OTTO (1958) dans le genre *Formica* ont observé que les jeunes ouvrières nourrices présentaient des ovaires plus développés que les fourrageuses plus âgées. CEUSTERS et coll. (1981) et BILLEN (1982) ont montré qu'il existait une relation étroite entre le développement ovarien et la stratification des ouvrières de *F. polycetena* et *F. sanguinea* dans le nid. Chez les Ponerinae, nous avons pu observer l'existence d'un polyéthisme continu dans les sociétés de *Pachycondyla apicalis* (FRESNEAU et DUPUY, sous presse). L'intégration des reines aux tâches assurées par les ouvrières semble courant. Ceci nous a conduit à nous interroger sur l'existence d'un polymorphisme ovarien en relation avec le statut social.

#### MATERIEL ET METHODES

Une colonie de *Pachycondyla obscuricornis*, récoltée dans la forêt Lacandonne (Chiapas, Mexique), fut installée dans un nid artificiel en plâtre. Elle comprenait 64 fourmis (effectif courant dans cette espèce): 7 femelles désaillées 57 ouvrières, 20 oeufs, 15 larves, 8 cocons. Le marquage individuel (FRESNEAU et CHARPIN, 1977) a permis l'observation en lumière rouge de chaque fourmi. Chaque observation, faite par balayage systématique, comprenait l'identification de chaque individu dont l'activité et la localisation étaient notées. La revue complète de toutes les fourmis, était opérée en 5 à 7 minutes, nous avons obtenu ainsi une sorte "d'instantané" des comportements réalisés dans la société à un moment donné. L'étude comportementale fut menée à bien durant 6 jours à raison de 10 revues journalières. Leur addition a formé un échantillon assez ample de comportement (60 observations x 64 individus = 3840 pointages individuels). A l'issue de cette période d'observation, la colonie fut sacrifiée et chaque fourmi disséquée et fixée. L'analyse des ovaires a porté sur la mesure des ovarioles et des ovocytes les plus développés.

#### RESULTATS

##### 1°) Construction de l'éthogramme social:

Selon la méthode utilisée, il est difficile de réaliser un classement des fourmis sans privilégier a priori certains critères comportementaux. Les méthodes de la taxonomie numérique nous ont aidé à résoudre ce problème. Un exposé très détaillé de ces résultats est intégré dans un autre article (cf FRESNEAU, en préparation). Nous en résumerons les principales étapes: l'utilisation d'un algorithme de classification automatique a permis de sélectionner sur un dendogramme 5 groupes de fourmis regroupées en fonction de la similitude de leurs profils comportementaux. L'analyse des profils moyens manifestés par chaque groupe permet alors d'associer à ces groupes des rôles sociaux.

- 1- Les soigneuses d'oeufs (9 fourmis).
- 2- Les soigneuses de larves et de cocons (17 fourmis).
- 3- Les inactives (20 fourmis) qui représentent le groupe dominant dans le nid, manifestent des

activités "non altruistes" telles que les toilettes individuelles, comportements alimentaires, l'inactivité etc...

- 4- Les domestiques et préfourrageuses (5 fourmis) ont un statut intermédiaire entre les inactives et les "fourrageuses", elles assurent en outre les transports de matériaux divers et les déchets.
- 5- Les fourrageuses (13 fourmis) se singularisent par leur séjour prolongé hors du nid. Elles chassent et assurent l'approvisionnement de société. Les femelles désaillées se répartissent dans ces différents groupes: 5 d'entre elles ont été classées parmi les soigneuses de larves et de cocons (gr 2), et une autre parmi les préfourrageuses (gr 4), la dernière parmi les fourrageuses (gr 5).

## 2°) Résultats de la dissection:

### a- Le polymorphisme ovarien entre femelles et ouvrières

La dissection des ovaires a montré un faible polymorphisme entre les castes. Chaque ovaire comprend au maximum 3 ovarioles dont l'un est en général plus long et contient un ovocyte basal allongé. Les oeufs pondus ont l'aspect de bâtonnet de 1,2 à 1,5 mm de long sur 0,4 mm de large. Nous n'avons pas rencontré d'ergatogynes, seules les femelles possèdent des ocelles. Leurs ovaires se différencient de ceux des ouvrières par trois caractères:

- la présence d'une spermathèque,
- des ovarioles légèrement plus allongés et
- un nombre plus important d'ovocytes en développement.

Trois femelles avaient une spermathèque pleine, ceci confirme la possibilité de la polygynie dans cette espèce.

### b-Étude de la relation entre l'état ovarien et le statut social.

Le diagramme de corrélation de la figure 1 est construit d'après la méthode d'analyse graphique de BERTIN (1977). Il est constitué d'un damier où figurent en colonnes les groupes de fourmis sélectionnés par le dendogramme et en ligne 5 états ovariens permettant de classer tous les individus. Après permutation des lignes et des colonnes dans un ordre cohérent, nous avons disposé chaque fourmi dans la case lui correspondant. La diagonalisation des points est alors l'indice d'une relation entre les deux variables. Il est aussi possible d'ajouter une troisième dimension au graphique en donnant à chaque point un diamètre proportionnel à la fréquence des soins du couvain. La grande majorité des soigneuses occupent le quadrant supérieur gauche et les fourrageuses le quadrant opposé. Entre ces deux extrêmes les fourmis inactives et domestiques occupent les zones centrales. Cette disposition des points illustre clairement que l'appartenance au service "extérieur" de la société est liée à une dégénérescence des ovaires aussi bien chez les femelles que chez les ouvrières. Une analyse plus détaillée suscite deux remarques.

1- Les groupes 2 et 3 présentent une hétérogénéité assez importante. Sept individus du groupe 2 ont des ovarioles vides, trois d'entre eux possèdent des corps jaunes, témoins d'une activité ovarienne sans doute antérieure aux observations et à la dissection. Cet état ovarien intermédiaire n'existe pas dans le groupe 3 où les fourmis sont nettement séparées en deux sous-groupes. Onze possèdent des ovaires développés avec de petits ovocytes. Les 9 autres ont des ovarioles vides ou des ovaires totalement atrophiés. Cette hétérogénéité doit être soulignée car ces ouvrières sont totalement confondues par l'analyse comportementale. Ceci suggère que les groupes 2 et 3 seraient constitués de fourmis de maturation différentes. D'autres observations effectuées dans d'autres sociétés ont révélé que les fourmis néonates restent inactives durant les six premiers jours de leur vie adulte. Ils s'orientent ensuite en majorité vers les activités de soins du couvain ou vers les activités domestiques. Durant cette phase d'inactivité, les jeunes ouvrières sont fréquemment léchées par les fourmis qui les entourent. En effectuant des calculs séparés au sein du groupe 3 on peut remarquer que le rapport des léchages reçus sur le total des léchages interindividuels est égal à 0,9 chez les inactives possédant de petits ovocytes, tandis qu'il est égal à 0,6 (plus équilibré) chez les inactives dont les ovarioles sont vides ou atrophiés. Il paraît donc probable que les premières soient juvéniles et possèdent des ovaires encore immatures, et que les secondes moins léchées soient plus âgées et possèdent des ovaires en voie de régression. Dans les deux cas il s'agirait de fourmis à statut intermédiaire, mais évoluant en sens inverse.

2- Le diagramme montre aussi l'importance de l'ovocyte basal dans l'aptitude à soigner le couvain. On peut étudier plus précisément cette liaison à partir des fréquences d'activité de soins du couvain et de la longueur de l'ovocyte principal. Ceci n'est possible que sur l'échantillon des 30 fourmis possédant des ovocytes  $> 0,05$  mm. Le calcul d'un coefficient de corrélation par rang ( $\rho$  de Spearman) aboutit à une valeur  $\rho = 0,587$  significative à  $P < 0,01$ . Ce résultat indique que la probabilité de soigner le couvain est plus importante chez les fourmis dont les ovarioles peuvent développer de grands ovocytes. Il y aurait donc une liaison entre le comportement parental et l'aptitude reproductrice. Pour vérifier cette hypothèse, nous entamons une étude détaillée afin de préciser une éventuelle synchronisation de la ponte et des maxima de comportement de soin au couvain. Une étude histologique en cours sur une espèce voisine *P. apicalis* (MERCIER et FRESNEAU en préparation) aboutit à des résultats analogue. Elle précise notamment que dans une colonie avec reine, seules les ouvrières soigneuses ont des ovocytes chorionnés. Une régulation hormonale du comportement social à l'échelle de l'individu ou même du groupe fonctionnel est donc envisageable.

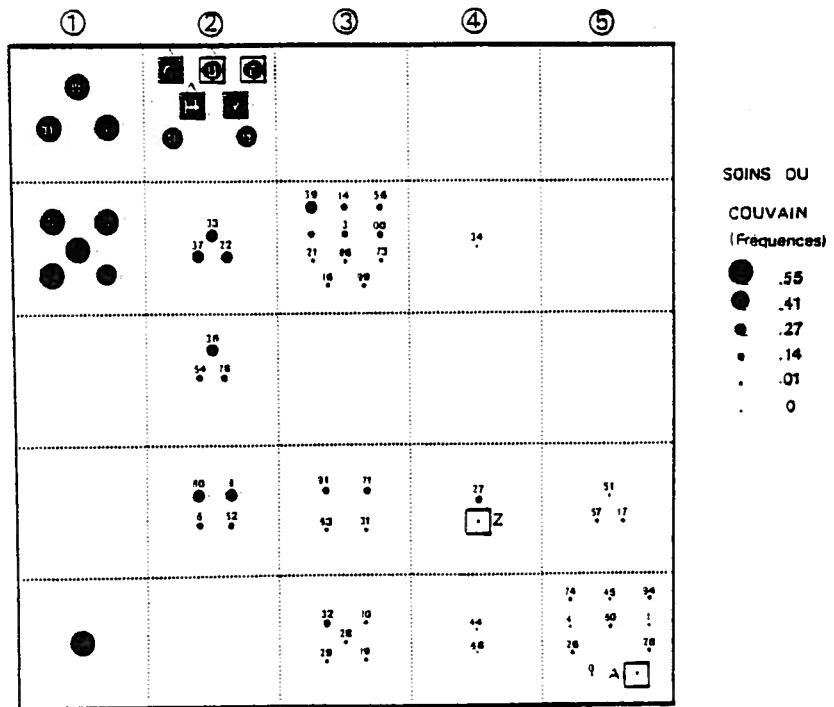
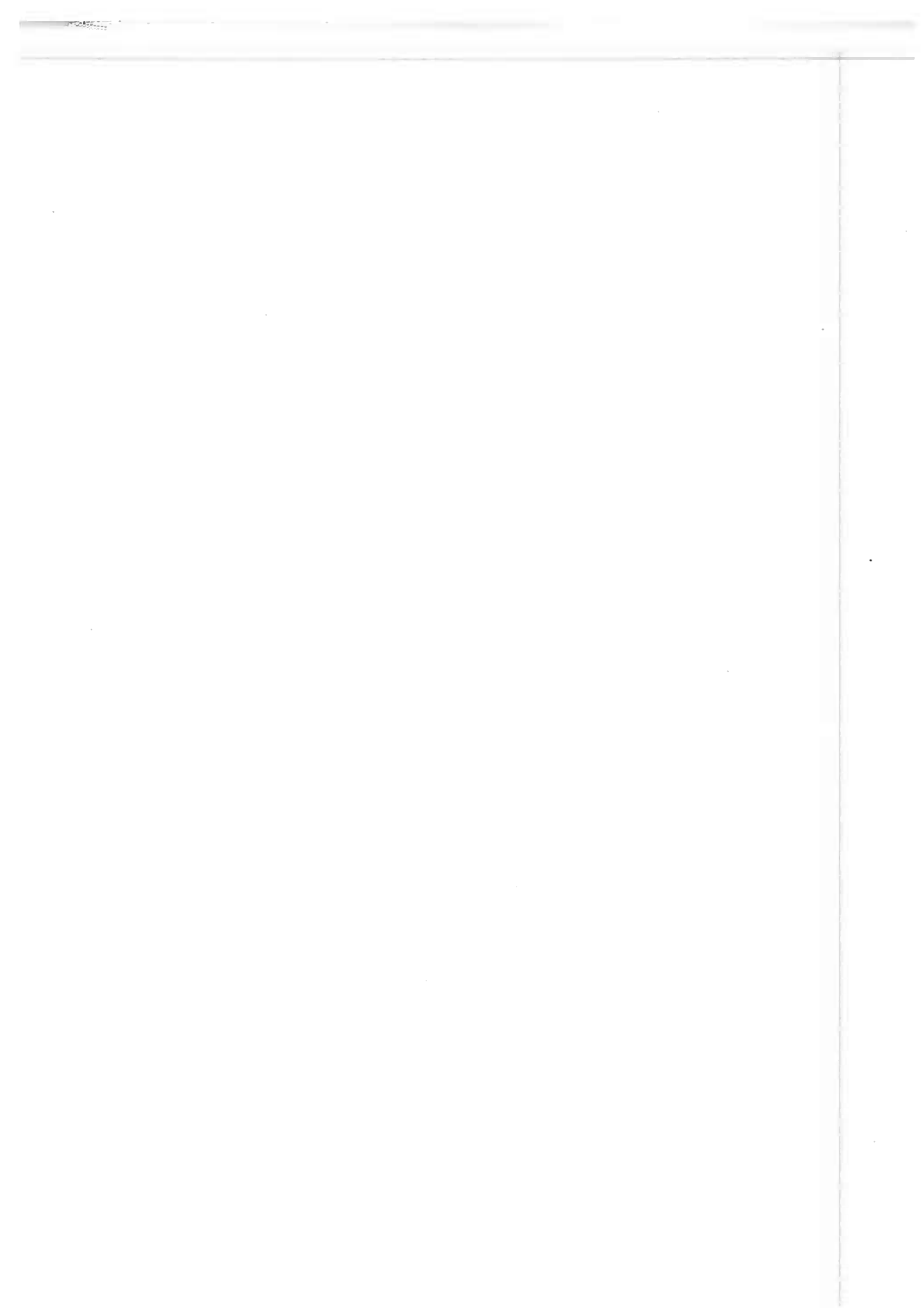


Figure 1: Représentation graphique de la relation entre l'état ovarien et les rôles sociaux des fourmis dans une colonie de Pachycondyla obscuricornis.

- En colonne: 1 Fourmis soigneuses d'oeufs  
 2 Fourmis soigneuses de larves et de cocons  
 3 Fourmis socialement inactives  
 4 Fourmis domestiques et préfourrageuses  
 5 Fourmis fourrageuses

- Ouvrières
- Femelles non fécondées
- ⌘ Reines



## DISCUSSION

Chez *P. obscuricornis*, l'état des ovaires est globalement lié au statut polyéthique de fourmis. Ce résultat est conforme à ce qu'on observe dans le genre *Myrmica* où l'âge des ouvrières influe à la fois sur leur fertilité et sur leur développement social (WEIR, 1958 et 1959). Chez *Myrmica rubra*, SMEETON (1982) propose même le modèle suivant:

les jeunes ouvrières, après une phase d'inactivité de quelques semaines où elles accumulent des réserves, pondent quelques oeufs reproducteurs. Ces mêmes ouvrières deviennent alors nourrices et produisent des oeufs trophiques. Plus tard, elles acquièrent le statut de fourrageuse tandis que leurs ovaires régressent. Ces quelques exemples montrent que dans les espèces monomorphiques où le polyéthisme est lié à l'âge des ouvrières, le développement ovarien suit globalement la même évolution. La physiologie ovarienne pourrait même constituer un indice plus précis que l'âge de l'orientation préférentielle des ouvrières dans les activités de la colonie. SMEETON suppose en effet que les ouvrières juvéniles, possédant des ovaires peu développés, évolueront plus rapidement vers le statut de fourrageuse. Nos résultats sont compatibles avec cette hypothèse et suggèrent l'intervention possible d'une régulation hormonale du comportement social. Chez *P. obscuricornis* l'éventuelle synchronisation de l'oviposition et du comportement parental suggère une analogie avec le comportement solitaire. La faible différenciation physiologique et comportementale des castes entre reines et ouvrières traduit le caractère primitif de l'organisation sociale habituellement accordé aux espèces de Ponerinae.

## Références

- BERTIN J., 1977.- *La graphique et le traitement graphique de l'information*. Flammarion, Paris. 223 p.
- BILLEN J., 1982.- Ovariole development in workers of *Formica sanguinea* Latr. (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, 29, 86-94.
- BRIAN M.V., 1973.- Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, 21, 691-698.
- CEUSTERS R., BERTRANDS H., PETIT M., VAN DE PEER H., 1981.- Polyethisme chez *Formica polyctena* Först et *Myrmica rubra* L. Stratification des ouvrières dans le nid selon leur état physiologique par rapport à un gradient de température. *Bull. Sect. Fr. U.I.E.I.S., Toulouse*, 38-44.
- DEJEAN A., PASSERA L., 1974.- Ponte des ouvrières et inhibition royale chez la fourmi *Temnothorax recedens* (Nyl.) (Formicidae Myrmicinae). *Insectes Soc.*, 21, 343-356.
- FRESNEAU D., CHARPIN A., 1977.- Une solution photographique au problème du marquage des petits insectes. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 13, 423-426.
- FRESNEAU D., DUPUY P.- A study of polyethism in a ponerine ant *Neoponera apicalis* (Hym. Formicidae). *Anim. Behav.* (sous presse)
- MERCIER B., FRESNEAU D.- Histologie des ovaires et étude du comportement social des reines et des ouvrières chez une fourmi ponerine (en préparation).
- OTTO D., 1958.- Über die Arbeitsleilung in Staate von *Formica rufa*, *rufo pratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Wiss. Abh. ätsch. Akad. Landwirtschaftswiss.* Berlin 30.
- PASSERA L., 1969.- Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latr. et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis Xene* st. (Hym. Formicidae). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 11, 327-482.
- SMEETON L., 1981.- The source of males in *Myrmica rubra* (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, 28, 263-278.
- SMEETON L. 1982. The effect of age on the production of reproductive eggs by workers of *Myrmica rubra*. *Insectes Soc.*, 29, 465-474.
- WEIR I.S., 1958.- Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. Part II. *Insectes Soc.*, 5, 315-339.
- WEIR I.S., 1959.- Interrelation of queen and workers oviposition in *Myrmica*. *Phys. Zool.*, 32, 63-77.