

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 185-193 (1985)

LA REGULATION SOCIALE : DONNEES PRELIMINAIRES
SUR LES FACTEURS INDIVIDUELS CONTROLANT L'ORGANISATION
DES TACHES CHEZ NEOPONERA APICALIS
(Hym. Formicidae, Ponerinae)

par

D. FRESNEAU et J.P. LACHAUD

Unité Associée au C.N.R.S. n° 667
Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie
Université Paris-XIII, Av. J.B. Clément
F-93430 VILLETANEUSE.

Résumé: Les résultats préliminaires présentés portent sur l'analyse des effets d'une sociotomie expérimentale ayant consisté à retirer les nourrices les plus performantes d'une société de Neoponera apicalis. Dans les deux sous-colonies ainsi formées on constate un phénomène de régulation sociale se traduisant par un réajustement de la répartition des ouvrières au sein de chaque groupe fonctionnel. Le reste de la colonie compense l'absence des nourrices les plus performantes à partir d'individus déjà nettement orientés vers cette activité. Les changements de statut social les plus importants sont apparus dans le groupe constitué des anciennes soigneuses dont certaines, très rapidement, se spécialisent dans le fourragement tandis que leurs activités de soins au couvain chutent de façon importante. Une fois réunies au reste de la colonie ces mêmes fourmis récupèrent leur statut de spécialistes en soins au couvain. Après la réunification des deux groupes, la société passe par une période transitoire où l'effectif des nourrices est surnuméraire, mais la tendance majoritaire des individus à récupérer leur statut initial traduirait une inertie dans leur orientation comportementale préférentielle probablement en relation avec un état interne particulier, notamment avec le développement des ovaires.

Mots-clés: Formicidae, Neoponera apicalis, polyéthisme, régulation sociale.

Summary: Social regulation: preliminary results concerning individual factors controlling the social organization in Neoponera apicalis (Hym. Formicidae, ponerinae)

The preliminary results reported here are based on an analysis of the effects of an experimental sociotomy, consisting of the removal of the most efficient nurses from a Neoponera apicalis society. Social regulation consisting of readjustment of the workers was observed in each of the two sub-colonies thus produced. The non-nursing sub-colony compensated for the absence of the nurses during the separation period simply by an increase of the amount of nursing activity engaged in by those individuals that had previously performed this activity at a low level. The most striking changes in social status occurred in the ex-nurse group.

Some of the ants in this group became specialized in foraging, whereas their nursing activities directed towards the brood were considerably reduced. These same individuals returned to their previous brood-nursing activities when the two sub-colonies were subsequently re-united. Following the reunification of the two groups one observes a transitory period during which there is an excessive number of nurses, but the general tendency of workers to return to their previous activity after reunification of the two sub-colonies reveals a certain inertia in their original behavioural preferences, which is probably related to some internal state such as ovarian development.

key-words: Formicidae, Neoponera apicalis, polyethism, social regulation.

INTRODUCTION

Chez les Fourmis le polyéthisme se caractérise par une organisation sociale centrée autour d'une répartition des tâches réalisées par des groupes d'individus spécialisés (WILSON, 1971). Le polyéthisme peut s'opérer en fonction de l'existence de castes morphologiques et en fonction de l'âge des individus, ce dernier facteur étant pratiquement le seul à intervenir chez les Ponerinae. Lors de la disparition de l'un des groupes fonctionnels la société réagit en essayant de restaurer un équilibre proche de l'état initial, c'est ce qui constitue le phénomène de régulation sociale défini par GRASSE (1952). Bien connues dans les sociétés d'abeilles (ROSCH, 1930), où la plasticité des individus est remarquable, les régulations sociales ont été étudiées chez la fourmi Lasius niger par LENOIR (1979) en scindant une colonie en petits groupes homogènes. Dans ce cas la régulation sociale s'opère à la fois par la mobilisation des ouvrières inactives et par la plasticité d'un petit nombre d'ouvrières spécialisées. Cette aptitude à la régulation a également été vérifiée par ABRAHAM et coll. (1984) chez Myrmica rubra où l'idiosyncrasie des ouvrières semble être à l'origine de la reconstitution de la structure sociale. Sur la base des mêmes préoccupations, nous avons tenté d'étudier le polyéthisme chez des Ponerinae néotropicales. Les résultats préliminaires que nous rapportons portent sur l'effet d'une sociotomie, ayant consisté à isoler les nourrices les plus performantes, sur l'activité d'une société de Neoponera apicalis dont l'organisation sociale nous est familière (FRESNEAU et DUPUY, 1984).

MATERIEL ET METHODE

La colonie étudiée fut récoltée au sud du Mexique, elle comprenait 36 individus, dont 12 femelles (2 d'entre elles étaient désaillées). Son couvain comprenait à l'origine une vingtaine d'oeufs et 6 larves. Après avoir installé la société dans un nid en plâtre et marqué individuellement chaque fourmi, nous avons observé la société à raison de 4 relevés ponctuels quotidiens durant 21 jours

qui représentent la période témoin (période 1). C'est alors que nous avons effectué la sociotomie en isolant dans deux nids séparés: les 8 ouvrières nourrices les plus performantes avec 10 oeufs et 2 larves et le reste de la colonie comprenant 28 individus, 15 oeufs et 4 larves. Les deux groupes ont été observés durant 11 jours (période 2) avant de reformer la colonie et de poursuivre les observations durant 19 jours correspondant à la période 3. Tout au long de l'étude, l'effectif du couvain a légèrement fluctué, la société a perdu environ 5 oeufs et 3 larves, mais ces pertes ont été largement compensées puisqu'en fin d'étude la société possédait 30 oeufs et 8 larves. Il semblerait donc que les diverses manipulations (marquage et sociotomie) n'aient pas affecté sensiblement la production du couvain.

A l'issue de chaque période d'observation les enregistrements se présentent sous forme d'une matrice où chaque fourmi se caractérise par un profil particulier de fréquences de comportements. L'utilisation d'un algorithme de classification hiérarchique nous a permis de sélectionner les fourmis ayant des profils semblables et de dresser graphiquement, sur la base de ce classement, une véritable carte polyéthique des groupes fonctionnels dans la société selon une méthode que nous avons déjà utilisée (FRESNEAU, 1984; PEREZ BAUTISTA et col., 1984).

RESULTATS

En règle générale, les sociétés de cette espèce centrent leur profil comportemental collectif autour de pôles d'activités dont la répartition est relativement constante. Avant d'analyser en détail la dynamique des modifications comportementales, nous avons voulu vérifier la stabilité de ces pôles d'activités au cours des trois périodes d'enregistrement. Pour simplifier l'analyse de ces profils, nous avons regroupé sur la figure 1 les différents comportements observés en 6 catégories:

- les "soins au couvain" regroupent tous les comportements dirigés vers les oeufs et les larves.
- les "activités non-spécifiques" rassemblent les cas d'inactivité, exploration et toilettes individuels. Ces activités se répartissent aussi bien dans le nid qu'à l'extérieur.
- les rubriques "divers" regroupent les activités alimentaires, les toilettes sociales et les tâches domestiques présentés également dans le nid et à l'extérieur.
- "l'approvisionnement" rassemble toutes les activités de chasse, dépeçage et transport des proies.

On peut remarquer une grande homogénéité des profils d'activités entre la période 1 et la période 3. En période 2, chaque sous-groupe issu de la sociotomie tend à compenser les fonctions des individus qui lui font défaut; le reste de la colonie maintient son activité de soins au couvain tandis que les soigneuses isolées, tout en manifestant une relative inertie dans les soins, investissent une part importante de leurs activités dans l'approvisionnement. Dans les deux cas, ce transfert d'activités s'opère au détriment des activités non-spécifiques et des tâches domestiques dans le nid. La restauration du profil collectif d'activités est apparemment plus facilement obtenue dans le reste de la colonie disposant d'un effectif plus important et

devant réaliser une régulation limitée aux seuls soins du couvain que chez les soigneuses isolées où le faible effectif se combine à la nécessité d'assurer un champ plus large d'activités, notamment à l'extérieur du nid.

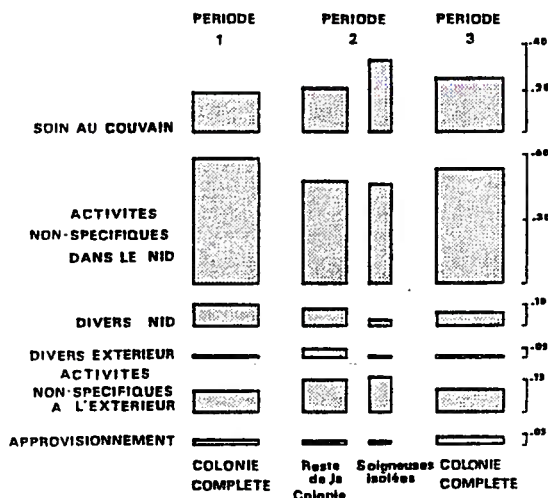


Figure 1 : Evolution du profil d'activités de la société sur l'ensemble de l'étude. Les valeurs sont exprimées en fréquences relatives par rapport au total d'actes enregistrés à chaque période.

Si l'on essaie de déterminer les agents de la régulation, une analyse individuelle des modifications comportementales est bien entendu nécessaire pour apprécier l'étendue du phénomène étudié. La question posée est de savoir si les régulations observées résultent de réajustement comportementaux réalisés par l'ensemble des membres de chaque sous-groupe ou s'ils ne dépendent que d'une catégorie d'individus spécialisés comme les inactives. Nous avons donc été amenés à établir les sociogrammes de la colonie complète en fin de période 1 et du reste de la colonie en fin de période 2. L'analyse de classification hiérarchique sur les résultats de la colonie complète en période 1 a classé les fourmis en 7 groupes fonctionnels dont la composition est reportée en haut de la figure 2, nous avons ensuite dressé verticalement les profils comportementaux moyens de chacun de ces groupes.

Le groupe I est constitué de fourmis soigneuses ayant un spectre d'activités limité aux soins au couvain (principalement les oeufs) et à quelques activités situées dans le nid.

Le groupe II comprend des fourmis plus inactives (ANN élevé) mais également orientées sur les soins au couvain (principalement les larves).

Le groupe III comprend des fourmis principalement inactives mais dont le spectre d'activités s'étend à l'ensemble des

comportements; la reine appartient à ce groupe.

Les quatre derniers groupes sont constitués d'individus qui sont les seuls à se spécialiser sur les tâches situées à l'extérieur, nous les assimilerons en première analyse à des fourrageuses.

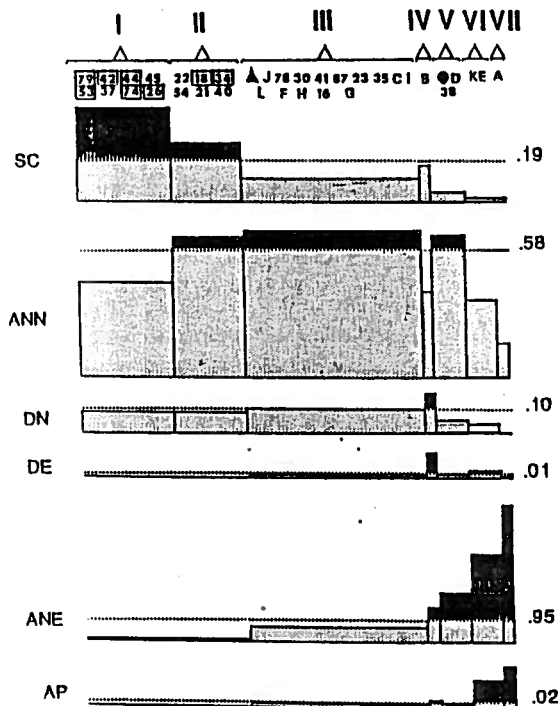


Figure 2 : Sociogramme réalisé sur la colonie complète à l'issue de la période témoin (P 1). La largeur des colonnes est proportionnelle à l'effectif des groupes de fourmis classées par l'analyse de classification et qui sont repérables en chiffres romains en haut du graphe. La ligne en pointillés indique le niveau de fréquence moyen réparti sur l'ensemble des groupes, par convention la portion des histogrammes dépassant cette norme est marquée en noir et permet de visualiser les spécialisations. Les femelles désaillées sont repérables par des symboles, les femelles ailées par des lettres et les ouvrières par des numéros. SC : Soin au couvain; ANN : Activités non-spécifiques dans le nid; DN : Divers dans le nid; DE : Divers à l'extérieur; ANE : Activités non-spécifiques à l'extérieur; AP : Approvisionnement.

Les huit ouvrières soigneuses qui furent isolées en période 2 sont encadrées sur la figure 2. Il s'agit des six meilleures soigneuses d'oeufs du groupe I et des deux meilleures soigneuses du groupe II. Ces ouvrières ont réalisé à elles seules la moitié des

On peut donc considérer que la colonie compense l'absence de ses soigneuses les plus performantes essentiellement en régénérant un nouveau groupe fonctionnel à partir d'individus initialement peu performants mais dont l'orientation préférentielle vers le couvain était déjà présente en période 1. Seuls deux individus provenant de l'ancien groupe des inactives ont manifesté un réajustement important de leur profil. D'une façon générale, les individus inactifs en période 1 le sont restés en période 2. Le même phénomène s'observe pour les fourrageuses.

A l'issue de ces analyses nous pouvons distinguer deux catégories de fourmis : celles qui remplacent les soigneuses absentes appelées "nouvelles soigneuses" et celles qui manifestent une haute inertie dans leur comportement que nous avons nommées "fourmis non soigneuses". La figure 4 montre l'évolution comportementale, sur les trois périodes de ces deux catégories d'individus. On peut observer que les fourmis "non soigneuses" présentent un profil très stable sur l'ensemble de l'étude. On peut

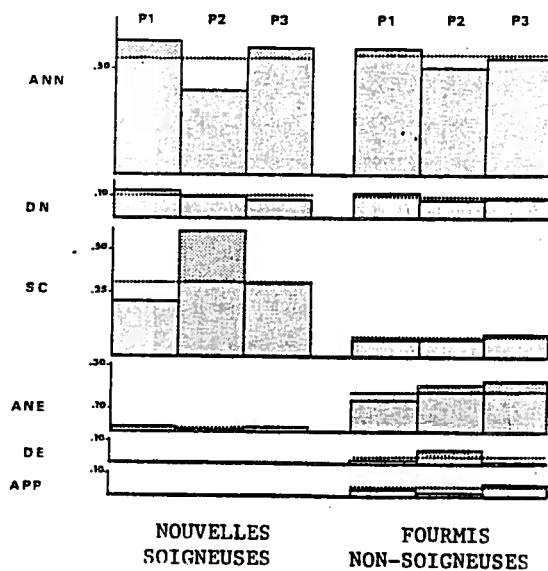


Figure 4 : Evolution comportementale sur les trois périodes du groupe de soigneuses issues de la régulation en période 2 et des fourmis non-soigneuses (cf. légende figure 2)

même remarquer une légère augmentation des activités situées hors du nid, sans doute en relation avec des besoins ponctuels de la société. En revanche, les "nouvelles soigneuses" qui assurent la totalité de l'effort de régulation en doublant leurs activités de soins au détriment de l'inactivité, ne conservent pas leur nouveau statut social lors de la réintroduction des soigneuses d'origine. Dans le cas du reste de la colonie, la régulation semble se limiter à un petit nombre d'individus qui se spécialisent momentanément dans la fonction manquante.

En ce qui concerne l'évolution comportementale des fourmis soigneuses isolées au cours de la période 2, cette petite société disposant de couvain peut être assimilée à une société orpheline privée de ses domestiques et de ses fourrageuses. On peut logiquement attendre de ce groupe qu'il tende à restaurer ces deux fonctions durant les onze jours où il est séparé du reste de la

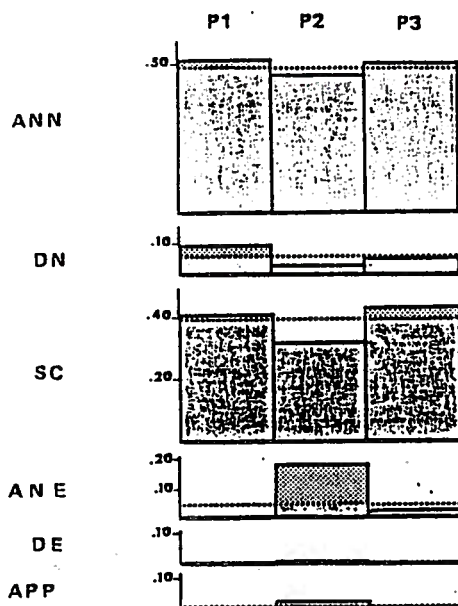


Figure 5 : Evolution comportementale sur les trois périodes des soigneuses d'origine (cf. légende figure 2).

colonie. C'est en effet ce que l'on peut constater sur la figure 5. Ce fragment de société développe en période 2 une forte activité de fourragement à l'extérieur du nid, ce qu'aucune soigneuse n'avait présenté en période 1. Ce réajustement s'opère au détriment de leurs activités de soins au couvain et des activités non-spécifiques et domestiques. Il est important de signaler que cette régulation fonctionnelle opérée sur le fourragement est réalisée dans un premier temps par l'ensemble des ouvrières puis en fin d'isolement, par trois individus qui se spécialisent transitoirement sur cette tâche. Comme dans le cas précédent, lors de leur réunion au reste de la colonie, toutes ces ouvrières récupèrent assez rapidement leur statut d'origine.

DISCUSSION

Trois points essentiels ressortent de cette étude;

- 1- Suite à une sociotomie, chaque partie isolée tend à reconstituer les groupes fonctionnels manquants.

soins au couvain de la colonie en période 1. Au cours de la période 2, leur isolement a donc entraîné la perte de la moitié du potentiel de soins au couvain dans le reste la colonie .

La figure 3 montre le sociogramme du reste de la colonie à l'issue de la période 2. L'analyse de classification hiérarchique nous a permis de classer 5 groupes fonctionnels d'individus dont les profils sont construits comme précédemment.

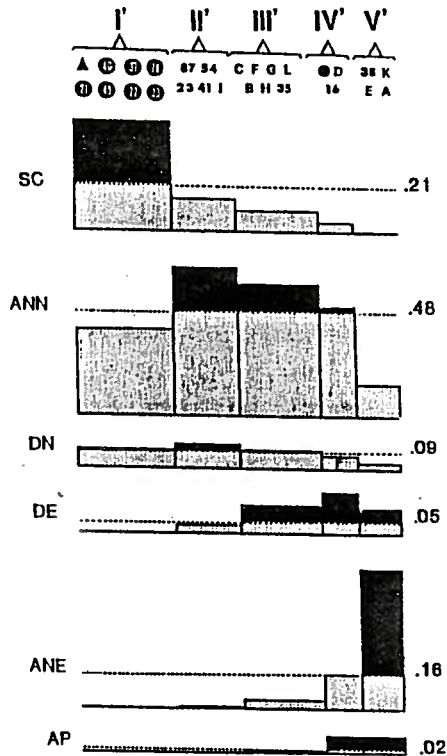


Figure 3 : Sociogramme réalisé en période 2 alors que la société était privée de ses soigneuses les plus performantes (cf. légende de la figure 2).

Le groupe I' est spécialisé dans les soins au couvain, il est constitué de soigneuses issues du phénomène de régulation et qui proviennent de l'ancien groupe 2 que nous avons vu précédemment spécialisé dans le soin aux larves et dans deux cas (n° 78 et la reine) de l'ancien groupe III constitué d'inactives.

Le groupe II' est spécialisé dans l'inactivité, il est constitué d'individus précédemment inactifs qui ne participent pas à l'effort de régulation.

Le groupe III' est spécialisé lui aussi dans l'inactivité, mais s'oriente vers les activités domestiques à l'extérieur.

Les deux derniers groupes sont constitués de fourrageuses.

2- Dans le reste de la colonie, la régulation des rôles résulte du réajustement comportemental de certains individus déjà préorientés dans la tâche devant être restaurée. La reine participe alors efficacement à la régulation. Dans la petite société constituée d'individus homogènes, l'effort de régulation est réparti d'abord sur l'ensemble des fourmis puis sur quelques spécialistes.

3- Lors de la reformation de la société complète, tous les individus tendent à récupérer leur statut social d'origine. Les soigneuses isolées retrouvent leur place de spécialistes des soins au couvain, tandis que les soigneuses de remplacement redeviennent inactives.

Ces résultats, bien que partiels semblent confirmer ceux obtenus par LENOIR (1979), toutefois la sociotomie asymétrique que nous avons pratiquée permet de montrer qu'au sein d'une même société le groupe le plus hétérogène investit des individus préorientés vers la tâche à restaurer tandis que le groupe homogène tend à répartir l'effort de régulation sur tous ses membres (au moins dans un premier temps). Mais la tendance majoritaire des individus à récupérer leur statut initial traduirait une inertie dans leur orientation préférentielle en relation avec leur état physiologique interne comme le développement ovarien. L'idiosyncrasie des individus dans leur environnement social serait le résultat de l'intégration au niveau individuel de l'état interne, de l'expérience antérieure et des besoins spécifiques de la société.

REFERENCES

- ABRAHAM M., DENEUBOURG J.L., PASTEELS J., 1984.- Idiosyncrasie lors du déménagement de Myrmica rubra L. (Hymenoptera Formicidae). Actes Coll. Ins. Soc., Sect. Fr. U.I.E.I.S., 1: 19-25.
- FRESNEAU D., 1984.- Le développement ovarien et le statut social des ouvrières chez une fourmi primitive. Ins. Soc., 31 (4). (sous presse).
- FRESNEAU D., DUPUY P., 1984.- Behavioural study of the primitive ant Neoponera apicalis. Anim. Behav., (sous presse).
- PERREZ BAUTISTA M., LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1984.- La division del trabajo en la hormiga primitiva Neoponera villosa (Hym. Form.) Folia entomol. Mex.,. (sous presse).
- GRASSE P.P., 1952.- La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. Coll. Int. C.N.R.S., Paris, 34, 7-17.
- LENOIR A., 1979.- Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi Lasius niger (L.). Thèse de Doctorat d'état, Université François Rabelais, Tours. 214p.
- ROSCH G.A., 1930.- Untersuchungen uber die Arbeitsteilung in Bienenstaat. Zeitschr. vergl. Physiol., 12, 1-171.
- WILSON E.O., 1971.- The Insect Societies. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Mass., 548p.

