

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 195-202 (1985)

LES PREMIERES ETAPES DE L'ONTOGENESE DE LA SOCIETE CHEZ Ectatomma tuberculatum ET Neoponera villosa
(Hym., Form., Ponerinae)

par

Jean-Paul LACHAUD et Dominique FRESNEAU

Laboratoire d'Ethologie (U.A. - C.N.R.S. n° 667)

Université Paris XIII

Av. J.B. - Clément F-93430 Villetaneuse.

Résumé: L'analyse des premières étapes de la fondation chez deux espèces de Ponerinae: Ectatomma tuberculatum et Neoponera villosa, fait ressortir quelques points de similarité portant: sur la richesse du répertoire des reines considérées en tant qu'individus, sur l'orientation comportementale choisie par les reines pour augmenter les chances de réussite de la fondation, et sur la rapidité avec laquelle se réalise la structuration sociale des jeunes colonies.

Ces résultats, tout en présentant certains aspects de la mise en place de l'organisation sociale caractéristiques de ces espèces, confirme les différences déjà constatées entre les Ectatomma et les Neoponera quant au niveau évolutif occupé par ces deux genres au sein des Ponerinae.

Mots-clés: Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, Neoponera villosa, ontogenèse sociale, polyéthisme.

Summary: The early stages of the ontogeny of societies of Ectatomma tuberculatum and Neoponera villosa (Hym. Form. Ponerinae)

An analysis of the early stages of the foundations of Ectatomma tuberculatum and Neoponera villosa, reveals four important findings:

1) The number of behavioural types produced by the queen of both species was not significantly different during each observation period from the number produced by individual workers, even if the former have a high proportion of inactivity in their behavioural profiles.

2) At the beginning of the foundation the queens concentrate their nursing activity on the most developed category of brood, thus tending to maximise the chances of the foundation's success.

3) The queens participate in provisioning only in the very early stages of foundation, and this behaviour persists longer for N. villosa queens, that continue even after the first few workers are present, than for E. tuberculatum queens.

4) The functional specialization appears very clearly, and at

an early stage for E. tuberculatum, but is much less clearcut for N. villosa.

While confirming certain archaic aspects of the development of social organization in the species, these results also confirm the already noted different evolutionary level occupied by the Ectatomma and Neoponera genera within the Ponerinae family.

Key-words: Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, Neoponera villosa, social ontogeny, polyethism.

INTRODUCTION

Diverses études réalisées sur les fourmis (JAISSON, 1975, JAISSON et CHAMPALBERT, 1982) montrent l'importance, même chez les Ponerinae, de l'environnement social précoce sur la mise en place de certaines activités sociales, ceci à l'échelle de l'individu, et il nous a paru intéressant, dans le cadre d'une étude comparative de l'évolution de l'organisation sociale chez les fourmis dites primitives de suivre en détail la mise en place et l'évolution du comportement social au cours du développement de la colonie mais à l'échelle cette fois de la société, c'est-à-dire en travaillant sur des fondations.

MATERIEL ET METHODES

Notre étude a porté jusqu'à présent sur deux espèces à moeurs arboricoles: Ectatomma tuberculatum et Neoponera villosa récoltées au sud du Mexique. Quoiqu'appartenant toutes les deux à la famille des Ponerinae, elles présentent des différences importantes notamment en ce qui concerne le dimorphisme entre les castes reine et ouvrière qui est très prononcé chez E. tuberculatum et très faible chez N. villosa, et en ce qui concerne le niveau d'évolution de leurs sociétés qui est plus élevé pour E. tuberculatum.

Les fondatrices ont été installées dans des nids en plâtre standards à 2 logettes, maintenus à l'obscurité et munis d'un monde extérieur soumis lui aux variations de lumière journalières. Les périodes d'enregistrement ont été choisies en fonction de l'état de développement de la colonie (chaque période correspondant généralement à l'apparition d'un nouveau stade de couvain ou d'une nouvelle naissance). Les enregistrements ont été réalisés par photographie à raison d'une photo par demie-heure pendant 3 à 5 jours pour E. tuberculatum et par observation directe en lumière rouge à raison de 5 à 15 pointages journaliers pour N. villosa. Les données ainsi obtenues nous permettent de définir le profil comportemental de chaque individu ou bien de toute la société pour chacune des périodes (voir FRESNEAU, 1984). Les résultats que nous présentons ici portent essentiellement sur l'analyse de l'évolution du profil comportemental des jeunes sociétés et sur l'évolution du rôle joué par la reine par opposition à celui de l'ensemble de la société.

RESULTATS

Sur la base de près de 3500 observations réalisées pour *N. villosa* et de près de 5000 pour *E. tuberculatum* nous avons retenu des répertoires comportementaux de 42 et 46 actes, respectivement, qui n'ont bien sûr rien d'exhaustif mais font intervenir néanmoins les mêmes définitions d'acte pour les deux espèces. Comme on peut le voir sur le tableau I, qui représente l'évolution du répertoire comportemental des deux espèces au cours du développement de la colonie, ce répertoire ne se met en place que progressivement.

PERIODE COLONIE	PERIODE								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
E. TUBERCULATUM	13	11	20	27	27	30	33	37	-
N. VILLOSA	18	17	19	20	24	22	25	24	27

Tableau I: Evolution du nombre d'actes comportementaux constituant le profil de l'ensemble de la société au cours du développement des fondations.

On note, en effet, que de nouveaux comportements font leur apparition pratiquement à chaque nouvelle période, qu'il s'agisse de comportements véritablement nouveaux, comme par exemple les toilettes sociales et les pseudo-trophallaxies, ou bien qu'il s'agisse simplement d'une diversification de certains comportements comme les soins au couvain, les interactions sociales ou les activités en relation avec l'alimentation.

Pour faciliter l'analyse l'ensemble du répertoire a été regroupé en 12 catégories comportementales.

La figure 1 présente l'évolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale au cours des périodes successives, ceci pour l'espèce *E. tuberculatum*. On remarque qu'au cours des 2 premières périodes l'activité de la colonie, qui n'est composée alors que de la reine et de son couvain, s'organise essentiellement autour des activités de soins au couvain plus particulièrement centrées sur la catégorie de couvain présentant le stade de développement le plus avancé. Une des caractéristiques essentielles de ces deux périodes est le taux très faible d'inactivité, critère qui par la suite caractérisera justement le groupe des nourrices. Dès l'apparition des premières ouvrières, le taux d'inactivité dans la colonie fait un bond en avant d'une part à cause de la forte inactivité caractéristique des très jeunes ouvrières, d'autre part parce que la reine passe brutalement d'un taux d'inactivité voisin de 20% à un taux de 55%. De plus on note l'apparition des interactions sociales, faibles dans un premier temps, mais qui vont s'accroître par la suite. Au cours des périodes suivantes, avec l'augmentation du nombre d'ouvrières on note une légère baisse des soins au couvain et des activités

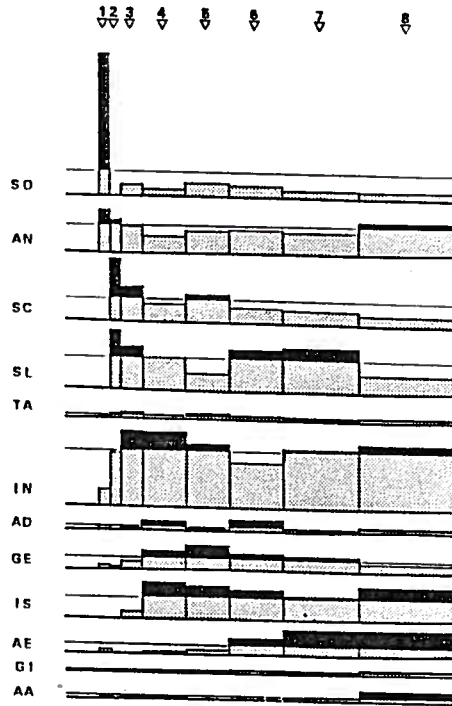


Figure 1: Evolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale chez *Ectatama tuberculatum* au cours des 8 premières périodes de la fondation. La largeur des histogrammes est proportionnelle au nombre d'ouvrières présent à chaque période d'étude. La ligne en trait fin représente ce que serait le niveau comportemental moyen si la tâche considérée était réalisée de façon homogène pour toutes les périodes; tout ce qui dépasse cette ligne de base, figuré en noir ici, correspond à une spécialisation pour la tâche considérée.
 AA: activités alimentaires; AD: activités domestiques; AE: activités à l'extérieur; AN: activités non-spécifiques; GE: garde à l'entrée du nid; GI: garde à l'intérieur du nid, entre les chambres; IN: inactivité; IS: interactions sociales; SC: soins aux cocons; SL: soins aux larves; SO: soins aux œufs; TA: toilettes orales et ponte.

non-spécifiques et corrélativement une forte augmentation de l'inactivité ainsi qu'un développement très net des interactions sociales, des activités domestiques, des activités de garde à l'entrée du nid et une réapparition des activités d'approvisionnement à l'extérieur. Ensuite apparaissent les activités de garde entre les chambres du nid qui constituent une des caractéristiques comportementales des sociétés d'*E. tuberculatum*, tandis que se développent de façon importante les activités à l'extérieur et les

activités alimentaires et que le niveau général des soins au couvain accuse une baisse sensible du fait de la spécialisation de certaines ouvrières en fourrageuses au détriment des fonctions de nourrices.

Dans le cas de *N. villosa* la cinétique générale de la mise en place du comportement social présente certaines analogies avec celle d'*E. tuberculatum* (figure 2) mais l'évolution de la spécialisation comportementale propre à chaque période apparaît beaucoup plus clairement.

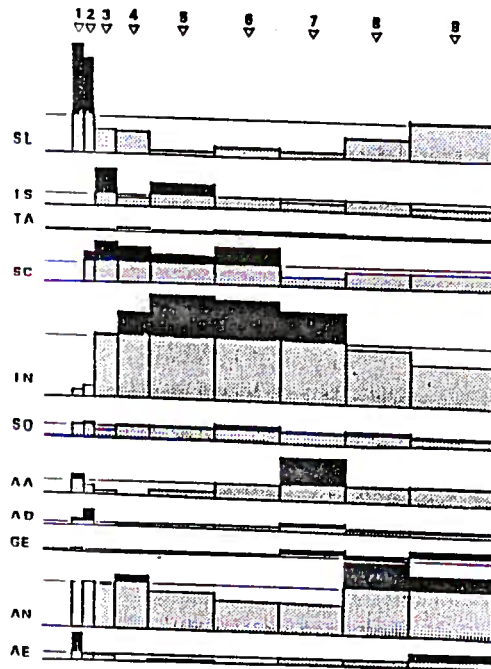


Figure 2: Evolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale chez *Neoponera villosa* au cours des 9 premières périodes de la fondation (voir légende de la Figure 1).

En effet on note un glissement progressif très net depuis les activités de soins au couvain (surtout larves et cocons) jusqu'aux activités d'approvisionnement en passant par les interactions sociales, l'inactivité, les activités alimentaires, les activités domestiques, la garde à l'entrée du nid et les activités non-spécifiques.

Si on regarde plus en détail l'évolution du profil comportemental de la reine par opposition à celui de l'ensemble de la fondation on remarque que le comportement des reines est très varié et qu'elles jouent même le rôle de spécialistes dans diverses

tâches comme cela apparaît sur l'histogramme de la figure 3. D'une façon générale on note que la part d'activité globale qui revient à la reine décroît au fur et à mesure que la colonie se développe ce qui s'explique tout à fait logiquement si l'on considère que la même tâche peut être effectuée, pour chaque nouvelle période, par un nombre toujours plus grand d'individus. En fait cette décroissance n'affecte pas tous les comportements de la même manière et on remarque que certains continuent à être réalisés plus spécifiquement par la reine.

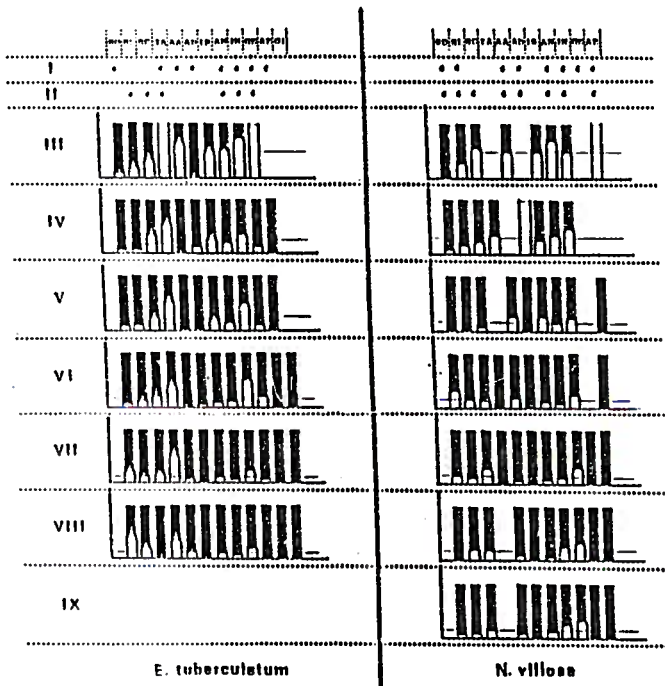


Figure 3: Evolution de la part jouée par la reine (partie inférieure des histogrammes, en blanc) par rapport au reste de la colonie (en noir), pour chacun des 12 axes comportementaux réalisés par l'ensemble de la fondation (voir légende de la Figure 1). La ligne en trait fin correspond ici au niveau d'activité moyen que devrait réaliser la reine si les tâches étaient exécutées de façon uniforme et homogène par tous les membres de la société. Chaque tâche effectuée en périodes I et II (*), l'est à 100% par la reine qui est, alors, le seul individu de la colonie.

Si on laisse de côté les deux premières périodes où la reine est seule et réalise donc forcément les 100% de chaque tâche effectuée (représentée par une étoile sur la figure 3), on peut voir que dans les étapes suivantes les reines d'E. tuberculatum

aussi bien que de N. villosa sont très spécialisées dans l'inactivité ainsi que dans les soins au couvain mais de façon irrégulière dans ce cas, uniquement lorsque la quantité de couvain subit une augmentation importante. On note également une spécialisation pour les activités non-spécifiques dans le cas de N. villosa et pour les toilettes anales dans celui d' E. tuberculatum. Certains comportements peuvent disparaître complètement, plus ou moins rapidement, comme par exemple les activités à l'extérieur, la garde à l'entrée du nid ou les activités domestiques, tandis que d'autres persistent mais à un taux beaucoup plus faible que dans les premières étapes de la fondation, ce qui est le cas pour les activités en relation avec l'alimentation chez les deux espèces et pour les activités non-spécifiques chez E. tuberculatum.

DISCUSSION

Si l'on considère l'évolution du profil comportemental de la fondation d'une façon générale on constate une grande similarité entre les deux espèces, centrée autour de quelques points essentiels:

1)- Le premier de ces points concerne le fait que la reine, lorsqu'elle est seule en début de fondation, concentre ses efforts sur les soins à la catégorie de couvain présentant le stade de développement le plus avancé, stratégie qui tendrait à maximiser les chances de réussite de la fondation. Par la suite les ouvrières réintroduisent une certaine homogénéité dans les soins au couvain en répartissant leurs soins aux trois catégories de couvain mais avec toutefois une préférence marquée pour les larves chez N. villosa ainsi que pour les cocons chez E. tuberculatum, ce qui correspond à ce que l'on retrouve au niveau des sociétés adultes (FRESNEAU et coll., 1982; PEREZ BAUTISTA et coll., 1984).

2)- Le second point porte sur la participation des reines à l'approvisionnement de la société qui n'intervient que dans les étapes d'initiation de la fondation pour les deux espèces. On a pu remarquer cependant que ce comportement était plus important et persistait plus longtemps chez N. villosa que chez E. tuberculatum alors même que les toutes premières ouvrières sont déjà présentes dans la colonie, trait qui est à mettre en relation avec le niveau social plus primitif reconnu aux Neoponera par rapport aux Ectatomma.

3)- Le troisième point concerne le fait que dans les premières étapes du développement des sociétés le comportement des reines apparaît en fait très diversifié par rapport à celui des ouvrières et que cette diversification a tendance à persister pendant une durée assez longue de l'ordre de plusieurs mois. L'utilisation de tests binomiaux de comparaison de pourcentages sur de petits échantillons (SOKAL & ROHLS, 1981) nous a d'ailleurs permis de montrer qu'il n'existe pas de différence significative entre le répertoire comportemental des ouvrières et des reines

quant au nombre de comportements présentés au cours de chacune des périodes étudiées. Ce résultat, prévisible dans le cas de N. villosa où l'on sait que les reines continuent à participer aux travaux de la société dans les colonies adultes, l'était beaucoup moins dans le cas d'E. tuberculatum où, dans les sociétés adultes, la reine ne se caractérise pratiquement plus que par l'inactivité, la ponte et quelques rares activités de soins au couvain.

4)- Le dernier point enfin porte sur la rapidité avec laquelle se met en place la spécialisation fonctionnelle des ouvrières. Cette spécialisation, qui apparaît très tôt chez N. villosa où elle se manifeste dès le stade à 5 ouvrières, est encore beaucoup plus précoce et plus nette chez E. tuberculatum (FRESNEAU et LACHAUD, 1984) puisqu'elle se met en place dès le stade à 3 ouvrières et aboutit dès le stade suivant (à 4 ouvrières) à la caractérisation des 4 groupes fonctionnels que l'on retrouve dans les sociétés adultes.

Comme on peut le voir, dans l'ensemble ces résultats mettent en évidence une certaine analogie entre N. villosa et E. tuberculatum quant à la cinétique de la mise en place de leur profil comportemental spécifique, mais ils confirment également, par certains aspects, les différences déjà constatées (FRESNEAU et coll., 1982; LACHAUD et coll., 1984; PEREZ BAUTISTA et coll., 1984) entre ces deux espèces quant au niveau d'évolution atteint par leurs sociétés.

REFERENCES

- FRESNEAU D., 1984.- Le développement ovarien et le statut social des ouvrières chez une fourmi primitive. Ins. Soc., 31, sous presse.
- FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSON P., 1982.- Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In "Social Insects in the Tropics", Jaisson P. éd., Presses de l'Univ. Paris-Nord, vol.I, 158-180.
- FRESNEAU D., LACHAUD J.P., 1984.- Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'Ectatomma tuberculatum (Hym., Formicidae). Bull. Int. SFECA, sous presse.
- JAISSON P., 1975.- L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la fourmi rousse (Formica polyctena Först.). Behaviour, 52, 1-37.
- JAISSON P., CHAMPALBERT A., 1982.- Epigenetic development of behaviour in ants. Proc. 9th Intern. Congr. IUSSI, Boulder, suppl. p.5.
- LACHAUD J.P., FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., 1984.- Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines. Folia entomol. Mex., sous presse.
- PEREZ BAUTISTA M., LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1984.- La división del trabajo en la hormiga primitiva Necoponera villosa (Hymenoptera, Formicidae). Folia entomol. Mex., sous presse.
- SOKAL R.R., RHOLS S.J., 1981.- Biometry. Streeman, 2ème éd., 859pp.