

## LA REPARTITION DU TRAVAIL SOCIAL DANS UNE JEUNE FONDATION DE LA FOURMI BULL-DOG *MYRMECIA CROSLANDI* TAYLOR

Pierre JAISSON<sup>1,2</sup>, Dominique FRESNEAU<sup>1</sup> & Robert W. TAYLOR

<sup>1</sup>Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Unité Associée au CNRS n°667, Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse, France et <sup>2</sup>CSIRO, Division of Entomology, GPO Box 1700, Canberra 2601, ACT, Australie.

**Résumé:** L'étude du comportement individuel et de la division des rôles au sein d'une jeune fondation de la fourmi primitive *Myrmecia croslandi* TAYLOR fut réalisée jusqu'au stade de la quatrième ouvrière. A la fin des observations, la sortie dans le monde extérieur (la fondation est non claustrale dans le genre *Myrmecia*) ainsi que le comportement de garde à l'entrée du nid constituaient encore une part importante de l'investissement de la reine qui, parallèlement, accomplissait une part essentielle des activités de soins au couvain et des activités domestiques. Bien que plus restreint que celui de la reine, le répertoire de la première ouvrière fut relativement large. L'occupation de la partie centrale de la chambre de fondation, donc l'accès au couvain, resta surtout le propre de la reine, suivie de près par la seconde ouvrière. L'ouvrière 3 sembla remplir le rôle normalement dévolu à la sous-caste comportementale des inactives décrite chez plusieurs espèces des sous-familles Ponerinae et Myrmeciinae. Enfin, les activités de la quatrième ouvrière tendirent à s'orienter vers les soins au couvain et le fourrage. Les conséquences évolutives de cette stratégie de fondation où la reine reste longtemps la plus active dans l'ensemble des comportements fonctionnels (y compris ceux réalisés à l'extérieur du nid) sont analysées compte tenu de la position taxonomique et géographique de la sous-famille des Myrmeciinae.

**Mots-clés:** *Myrmecia*, *Myrmeciinae*, *Formicidae*, fondation, polyéthisme, comportement, évolution.

**Abstract:** Division of labour in an incipient colony of the bulldog ant *Myrmecia croslandi* Taylor.

The reported study of individual behaviour and division of labour in an incipient colony of the primitive ant *Myrmecia croslandi* TAYLOR continued to the stage where 4 workers were present. Non-claustral colony foundation seems to be the rule in *Myrmecia*. At the conclusion the queen was still prominently dedicated to guarding the nest entrance and to patrolling outside the nest. She was the most active individual present, contributing importantly to brood-care and domestic activities, and the major occupant of the central area of the single nest chamber, with maximum access to the brood, followed by worker 2. Worker 3 seemed to fill the role of the "inactive subcaste" described previously in mature colonies of several ponerine and myrmeciine species. Worker 1 had a relatively wide behavioural spectrum, though narrower than that of the queen. The activities of worker 4 comprised nursing and foraging. The evolutionary implications of this method of colony foundation (where the queen remains the most active nestmate in most functional behaviours - including out-of-nest activities - in worker-right incipient colonies) are analysed with regard to the taxonomic and biogeographic status of the subfamily Myrmeciinae.

**Key words:** *Myrmecia*, *Myrmeciinae*, *Formicidae*, colony foundation, polyethism, behaviour, evolution.

## INTRODUCTION

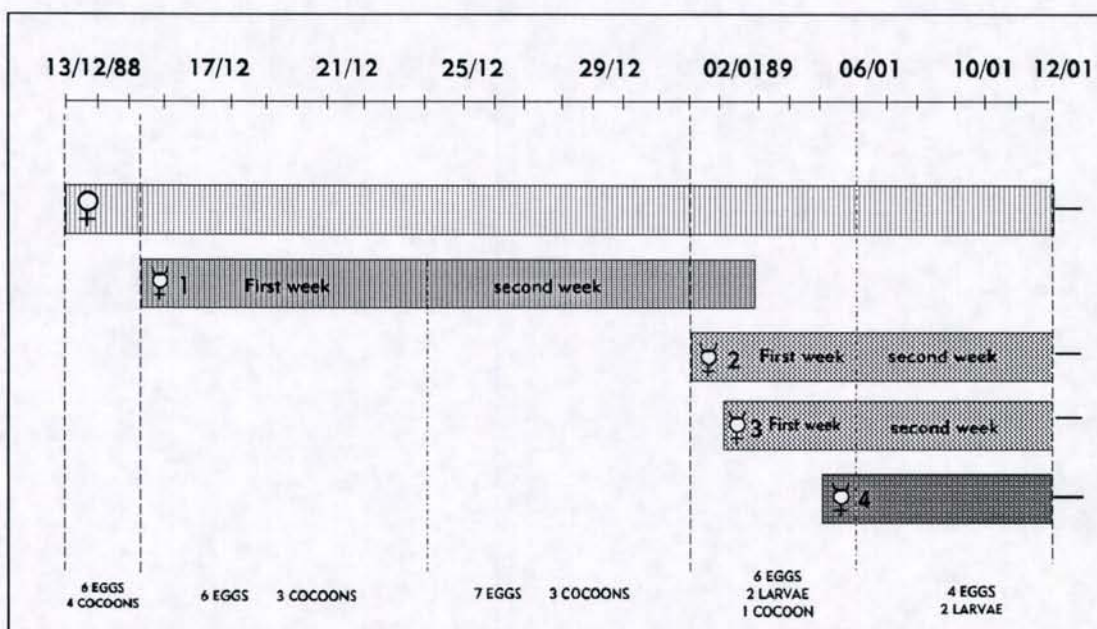
Différents auteurs ont situé le genre *Myrmecia*, unique genre vivant de la sous-famille des Myrmeciinae depuis la synonymisation du genre *Promyrmecia* (BROWN, 1953), parmi les formes les plus archaïques de Formicidae, tant pour ses caractéristiques anatomiques qu'éthologiques (WHEELER, 1933; HASKINS et HASKINS, 1950; WILSON 1971). Au-delà d'un plan morphologique qui semble *a priori* très homogène, les 89 espèces actuellement reconnues et réparties en neuf groupes (OGATA, 1991; OGATA et TAYLOR, 1991) manifestent une variabilité à plusieurs titres. Ainsi, bien qu'elles ne soient distribuées que sur le continent Australien (si l'on excepte l'espèce Néo-calédonienne *Myrmecia apicalis*, jamais récoltée depuis un siècle) elles peuvent occuper des biotopes et vivre sous des climats fort variables d'une espèce à l'autre. Cette diversité apparaît également (de façon exceptionnelle dans le règne animal) au niveau chromosomique. En effet, le caryotype du genre *Myrmecia* va de  $2n = 2$  (*M. pilosula*: CROSLAND et CROZIER, 1986) à  $2n = 84$  (*M. brevinoda*: IMAI et coll., 1988), c'est-à-dire du nombre le plus bas pour un métazoaire d'un phylum situé au-dessus des Nématodes à l'une des formules chromosomiques les plus élevées parmi les Hyménoptères (le maximum connu,  $2n = 94$ , fut rencontré chez les fourmis *Nothomyrmecia macrops*, Nothomyrmeciinae, et *Platythyrea tricuspidata*, Ponerinae (IMAI et coll., 1990) et chez la guêpe sociale *Polistes exclamans* (HUNG et coll., 1981)). Cette variabilité chromosomique peut s'exprimer au sein même de ce qui était auparavant considéré comme une seule espèce. Ainsi, *Myrmecia pilosula* F. SMITH s'est avérée constituer un groupe de six espèces au moins, dont les formules chromosomiques vont de  $2n = 2$  à  $2n = 32$  (CROSLAND et CROZIER, 1986; IMAI et TAYLOR, 1989). L'espèce *Myrmecia croslandi* TAYLOR (1991), sur laquelle porte le présent travail, correspond en fait à l'ancienne *Myrmecia (pilosula) n = 1*.

Malgré des observations souvent minutieuses réalisées par quelques auteurs (WHEELER, 1933; HASKINS et HASKINS, 1950; FREELAND, 1958; GRAY, 1971), nous manquons d'informations sur la composante individuelle de la division des rôles au sein des sociétés de *Myrmecia*, qu'il s'agisse des sociétés adultes ou des fondations. C'est pourquoi, utilisant une technique de marquage, nous avons suivi quotidiennement le développement d'une jeune fondation de *Myrmecia croslandi* jusqu'au stade de quatre ouvrières. Notre but fut de préciser le rôle de la reine après l'éclosion des ouvrières et de vérifier si une certaine spécialisation fonctionnelle se mettait en place de façon précoce au cours de l'ontogenèse de la société, ce qui aurait pu constituer un trait évolutivement avancé.

## MATERIEL ET METHODES

Le 12 Novembre 1988 au matin une reine fondatrice de *Myrmecia croslandi* fut repérée en activité de fourrage par P.J. dans une pelouse à proximité de l'entrée de l'*Australian National Insect Collection* (CSIRO Division of Entomology, Canberra). La fondation, qui fut récoltée le même jour, était enfouie dans le sol à une profondeur de 14 cm et comprenait, outre la reine, 1 cocon et trois larves d'ouvrières au dernier stade. Elle fut placée dans un nid JANET en plâtre de Paris comprenant une chambre circulaire unique de 5,5 cm de diamètre reliée à un monde extérieur (ou arène) de 15 x 15 cm par un tube de verre (longueur 3 cm; diamètre intérieur 8 mm). Dans cette arène fut disposée de la nourriture *ad libitum* sous forme de miel et d'insectes vivants. Des observations directes et des prises de vues photographiques automatisées de la fondation débutèrent 48 heures avant l'éclosion de la première ouvrière et furent distribuées aléatoirement pendant la période circadienne sur une durée d'un mois (du 13 Décembre 1988 au 12 Janvier 1989). Chaque ouvrière fut marquée dans les heures suivant l'émergence selon la technique de FRESNEAU et CHARPIN (1977).

Les observations directes et les prises de vues aboutirent à la réalisation de deux types de matrices de données réunissant les pointages fourmi-acte ou fourmi-localisation. Ces matrices de fréquences permettent une analyse des activités selon la répartition d'un budget temps. Elles correspondent à l'ensemble de l'étude ainsi qu'à chacune des périodes de l'ontogenèse de la société (voir Fig. 1, qui rassemble l'ensemble de l'information sur la composition de la société): reine seule; reine + ouvrière 1 (subdivisée en première et seconde semaine); période débutant à la naissance de l'ouvrière 2 et s'achevant à la fin des observations (subdivisée en première et seconde semaine); première et seconde semaine de la période d'existence de l'ouvrière 4. A partir de ces matrices, constituées grâce à une application du programme dBASE III réalisée par A. LENOIR, l'analyse a porté sur les quatre types de localisations individuelles (arène, tube d'accès à la chambre du nid, parties centrale ou périphérique de la chambre du nid), sur la distribution des actes et sur la distribution des comportements qui incluent les actes inscrits dans une même finalité fonctionnelle selon un regroupement inspiré de l'étude d'une société adulte de *Myrmecia croslandi* (FRESNEAU et coll., en préparation). Les zones centrale et périphérique de la chambre du nid étaient concentriques et de surfaces équivalentes. Lorsqu'un individu était placé transversalement sur les deux zones simultanément nous avons considéré qu'il se situait dans celle où se trouvait sa tête. Globalement, 470 observations du nid furent réalisées, représentant un total de 1313 pointages fourmi-acte-localisation.



**Figure 1.** Chronogramme représentant la composition (adultes et couvain) d'une jeune colonie de *Myrmecia croslandi* aux différents moments d'une étude de la sociogenèse portant sur un mois à compter de l'avant-veille de l'éclosion de la première ouvrière.

**Figure 1.** Chronography representing the composition (adults and brood) of an incipient colony of *Myrmecia croslandi* studied for its sociogenesis along a one-month period starting two days before the eclosion of the first worker.

## RESULTATS

La première ouvrière naquit deux jours après le début des observations, tandis que la seconde apparut deux semaines plus tard, à la veille de la naissance de l'ouvrière 3. La quatrième et dernière ouvrière a éclos juste une semaine avant la fin des observations. L'émergence des ouvrières s'est réalisée aux premières heures de la nuit (entre 20 H et 22 H) et dura moins de 30 minutes. Sur l'ensemble de l'étude, les 23 actes suivants appurent:

Garde (*G*); fourrage (*F*); mange une proie (*FP*); transporte une proie (*TP*); transporte des matériaux (*TM*); manipule des matériaux (*MM*); transporte un oeuf (*TE*); palpe un oeuf (*PE*); lèche un oeuf (*LE*); aide la reine à pondre (*HQ*); transporte une larve (*TL*); palpe une larve (*PL*); lèche une larve (*LL*); donne un oeuf trophique à une larve (*FL*); transporte un cocon (*TC*); palpe un cocon (*PC*); lèche un cocon (*LC*); se toilette (*SG*); toilette une ouvrière (*AGW*); toilette la reine (*AGQ*); inactive dans le nid (*IN*); explore le nid (*E*); boit (*D*).

**Tableau I.** Liste et fréquences des comportements fonctionnels issus du regroupement des actes (abréviations entre parenthèses) enregistrés sur l'ensemble de l'étude.

**Table I.** Functional behaviours (and their frequencies) resulting from lumping individual acts (abbreviated) recorded over the whole observation period.

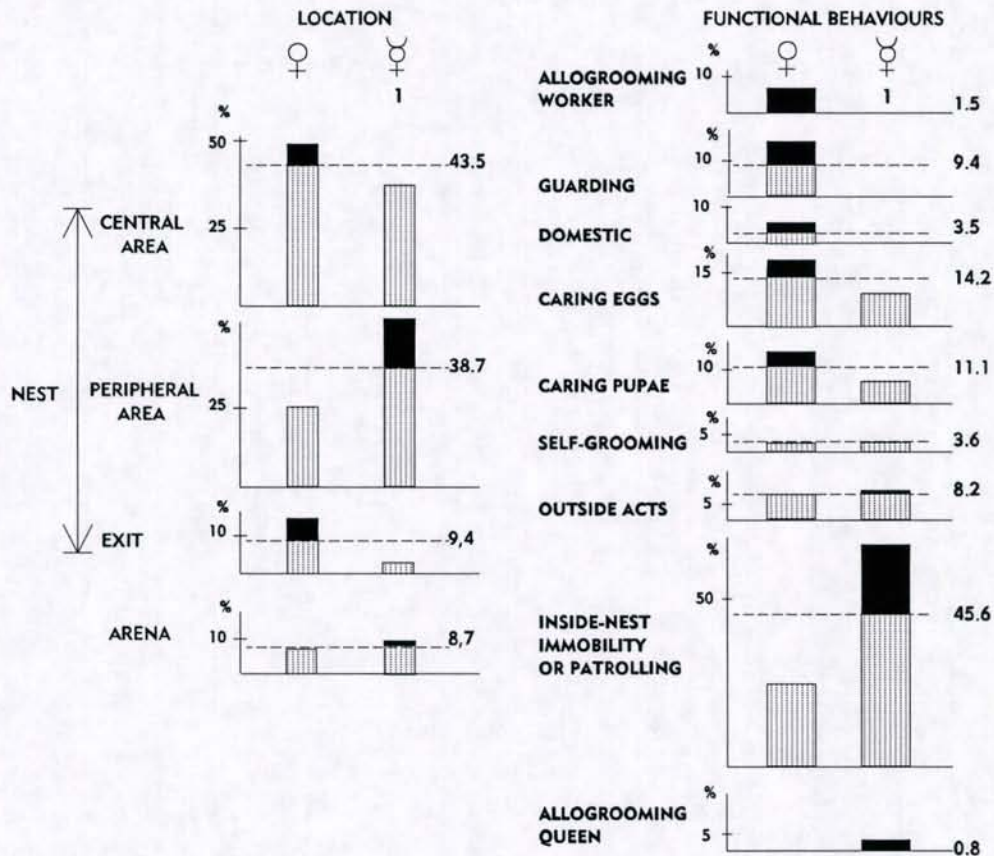
Comportements	Fréquences
Soins aux oeufs ( <i>TE, PE, LE, HQ</i> ).....	9.1%
Soins aux larves ( <i>TL, PL, LL, FL</i> ).....	5.9%
Soins aux cocons ( <i>TC, PC, LC</i> ).....	4.6%
Activité non spécifique dans le nid ( <i>IN, E, MM, FP, TP, D</i> ).....	56.8%
Activité domestique ( <i>TM, MM</i> ) <sup>2</sup> .....	2.8%
Fourrage ( <i>F</i> ).....	6.4%
Garde ( <i>G</i> ).....	5.7%
Auto-toilettage ( <i>SG</i> ).....	4.6%
Toilettage d'une autre ouvrière ( <i>AGW</i> ).....	3.3%
Toilettage de la reine ( <i>AGQ</i> ).....	0.8%
Total:.....	100.0%

La localisation du couvain (composition indiquée en Fig. 1) s'est toujours située au centre de la chambre du nid, à l'exception des cocons, qui furent quelquefois déplacés à la périphérie. Le regroupement des 23 actes élémentaires par finalités fonctionnelles aboutit aux comportements décrits dans le Tableau 1. Les traits saillants de la division des rôles au cours de l'ontogenèse de la colonie furent les suivants:

*Période reine seule:* La reine fréquenta préférentiellement la zone périphérique de la chambre (44% du budget temps) ainsi que le tube d'accès (27% du budget temps). Mis à part la garde, les activités non spécifiques dans le nid (surtout représentées par l'inactivité), les soins aux cocons et le fourrage occupèrent essentiellement la fondatrice (respectivement 33%, 11% et 11% du budget temps). Compte tenu du nombre restreint de pointages (18), la distribution de l'activité de la reine dans tous les comportements fonctionnels (hormis ceux exclus par la composition de la colonie, Cf. Fig. 1) est particulièrement remarquable.

*Période reine + ouvrière 1 (Fig. 2):* Pendant toute la période, la reine demeura plus active que son ouvrière (respectivement: 22.6% et 63.6% d'inactivité); cependant,

l'ouvrière 1 fut beaucoup plus inactive au cours de la première semaine de sa vie (70.8%) que de la seconde (57.1%). Globalement, les deux individus exercent de façon équivalente la fonction de fourragement (respectivement 19 et 21 actes-localisations). Cependant, la comparaison entre la première et la seconde semaine montre que l'ouvrière 1 multiplia sa performance par huit (de 1,8 à 14,3% de son budget temps), ce qui témoigne d'une éthogenèse rapidement mise en place au cours des premiers jours de la vie et explique peut-être sa mort après seulement 18 jours d'existence. L'activité de garde de l'ouvrière 1 subit également une progression entre la première et la seconde semaine mais resta à un niveau relativement modeste (2% du budget temps sur l'ensemble de la période).

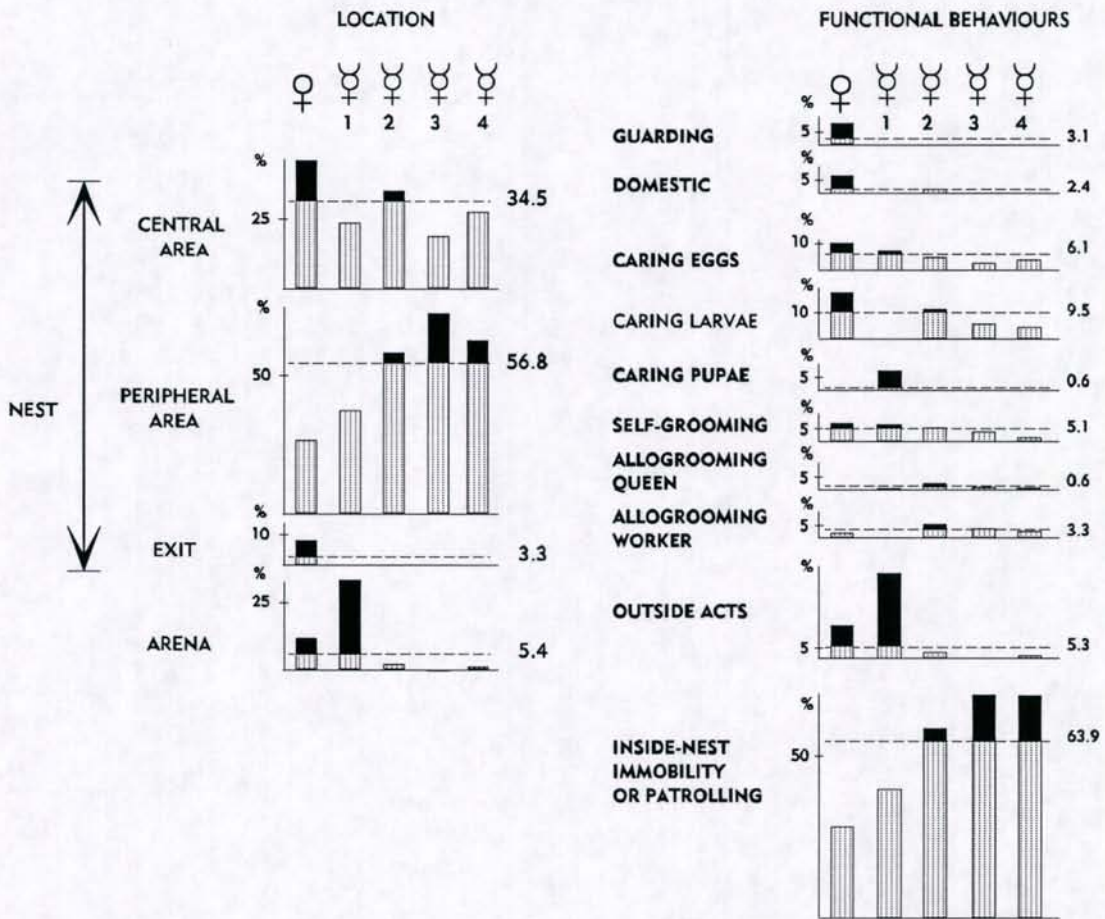


**Figure 2.** Représentation graphique de la période reine + ouvrière 1: à gauche, distribution de la fréquentation des quatre zones du nid par les deux individus; à droite, distribution de leur budget temps entre neuf des dix comportements fonctionnels définis (Cf. Tableau 1). Les parties noircies des histogrammes correspondent aux occurrences comportementales supérieures à la moyenne des deux individus (ligne pointillée).

**Figure 2.** Graphical representation of the queen + worker 1 period: left, distribution of both individuals between the four areas of the artificial nest; right, distribution of their time budget between nine of the ten defined functional behaviours (see Table 1). The blocked parts of the histograms represent the behavioural occurrences higher than the average (dotted line) between both individuals.

Malgré la présence de sa première ouvrière, la reine resta la gardienne principale: 16.7% de son budget temps sur l'ensemble de la période fut consacré à cette fonction, soit huit fois plus que pour son ouvrière; cependant, la reine manifesta une baisse sensible de son activité de garde entre la première (27.4%) et la seconde semaine (7.1%).

Du point de vue des localisations, l'ouvrière sembla souvent reléguée à la périphérie de la chambre du nid, qui représenta 61% des pointages de la première semaine et 44% de ceux de la seconde. Toutefois, cette baisse ne fut pas corrélative d'une tendance à se rapprocher davantage de la zone centrale de la chambre du nid (37% des pointages sur la période globale), où le couvain était rassemblé, mais plutôt de l'augmentation de son budget temps consacré au fourragement et à la garde, lequel passa de 3.7% à 17.5%. La reine demeura la soigneuse principale, ce qui est cohérent avec son occupation privilégiée de la zone centrale de la chambre. Cependant, cette fonction de nurse augmenta sensiblement en s'orientant fortement vers les oeufs lors de la seconde semaine, où elle atteint 40% du budget temps royal au lieu de 26.5% pour la semaine précédente. L'auto-toilettage représenta entre 3% et 4% du budget temps de la reine et de l'ouvrière, alors que le toilettage de l'ouvrière par la reine diminua sensiblement (de 11.5% à 7.1%), ce qui traduit simplement l'importance des léchages d'une jeune ouvrière dans la période qui suit son éclosion.



**Figure 3.** Représentation graphique de la période débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2: à gauche, distribution de la fréquentation des quatre zones du nid par les cinq individus; à droite, distribution de leur budget temps entre les dix comportements fonctionnels définis (Cf. Tableau 1). Les parties noircies des histogrammes correspondent aux occurrences comportementales supérieures à la moyenne des cinq individus (ligne pointillée).

**Figure 3.** Graphical representation of the period starting with the eclosion of worker 2: left, distribution of the five individuals between the four areas of the nest; right, distribution of their time budget between the ten functional behaviours (see Table 1). The blocked parts of the histograms represent the behavioural occurrences higher than the average (dotted line) between the five individuals.

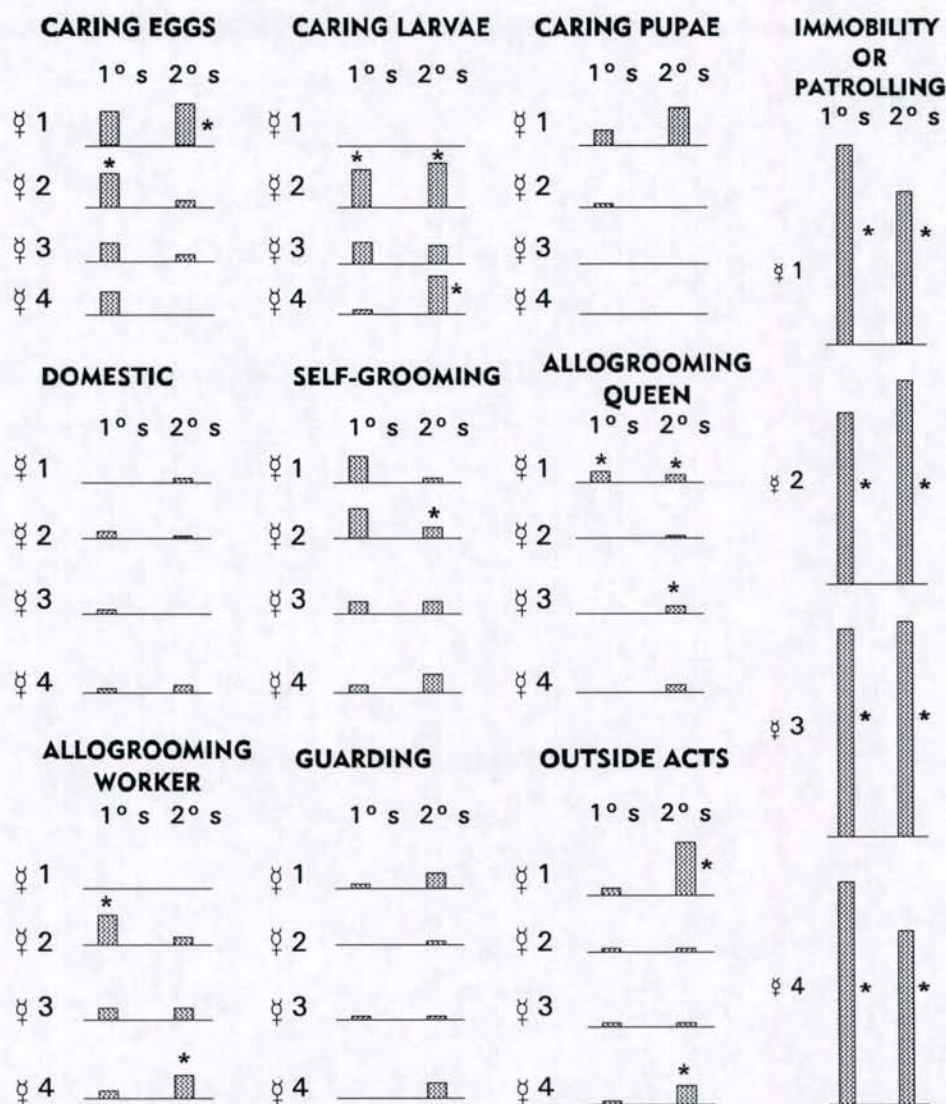
*Période débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2 (Fig. 3):* Sur toute cette période, la reine demeura une fois encore l'individu le plus actif (31.5% d'inactivité, contre 46.4%, 67%, 79.3% et 78.7% respectivement pour les ouvrières 1 à 4). A la fin de sa vie, l'ouvrière 1 augmenta considérablement le nombre de ses sorties dans l'arène et devint la pourvoyeuse principale (35.7% de son investissement), ce qui correspond à ce qui est généralement observé à propos du polyéthisme d'âge. En revanche, son activité de garde disparut, cette fonction demeurant essentiellement remplie par la reine. Cette dernière augmenta son activité de fourragement après la mort de l'ouvrière 1 (de 3.6% à 12.1%). Sur toute la durée de la période, la reine réalisa pratiquement la moitié des pointages dans la zone centrale du nid, celle du couvain.

Parallèlement, les ouvrières 2 et 3 sortirent très peu (moins de 1,5%) et restèrent de piètres gardiennes (moins de 1% de leur budget temps). Elles occupèrent la zone centrale beaucoup moins fréquemment que la reine et apparurent fortement reléguées à la périphérie de la chambre du nid (60% des pointages pour l'ouvrière 2 et 77.5% pour l'ouvrière 3). Une certaine priorité de la fourmi 2 sur la fourmi 3 s'exprima pour l'occupation de la zone centrale: dans 54 cas l'ouvrière 2 fut au centre tandis que l'ouvrière 3 se tenait à la périphérie, l'inverse n'ayant été vérifié que dans 14 cas. Cette tendance se répercuta dans la distribution des activités de nurse (16.9% du budget temps pour l'ouvrière 2 contre 9% pour l'ouvrière 3). Dans cette dernière fonction encore, la reine assura la part la plus importante (29% des pointages) mais en manifestant une baisse par rapport à la dernière semaine de la période précédente. Cette régression relative correspondit vraisemblablement à la part plus importante prise par les ouvrières 1 et 2 dans cette fonction. L'ouvrière 4 se caractérisa par un taux très élevé d'activités non spécifiques dans le nid (80.7% dont 78.7% d'inactivité). Son investissement dans les soins au couvain stagna au même niveau que chez l'ouvrière 3 (8% et 9%); en revanche, elle développa relativement ses activités spécifiques tournées vers l'extérieur (*G* et *F*), qui représentèrent 3.3% de son budget, contre 1.9% en moyenne pour les ouvrières 2 et 3. Mais ce niveau demeura bien inférieur à ce qu'était l'investissement de l'ouvrière 1 dans le fourragement.

Sur les trois périodes que nous avons choisies d'analyser plus en détail ci-dessus, un comportement fonctionnel de la reine s'est avéré remarquablement stable pour le budget temps qu'elle y consacra et, une fois de plus, à un niveau nettement supérieur à chacune des quatre ouvrières: il s'agit des activités domestiques (transport et manipulation de matériaux, *TM* et *MM*). En effet, dans la période initiale où elle fut seule, la reine y consacra 5.6% de son budget temps, puis 6.3% dans la période reine + ouvrière 1 et enfin 6.6% pour celle débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2.

## DISCUSSION

L'analyse du profil comportemental de toutes les actrices de la société (la reine et ses quatre ouvrières) permet de dégager les conclusions suivantes: 1) jusqu'à la fin de l'étude la reine est demeurée la plus active dans des fonctions sociales très variées, si l'on excepte les soins aux cocons et le fourragement, où elle fut relayée par l'ouvrière 1 à la fin de sa vie. Cette dernière apparut nettement comme l'ouvrière la plus active et, après sa mort, l'ouvrière 2 participa aux soins au couvain tandis que la 4 intervint timidement dans le fourragement et la garde. La bi-potentialité de l'ouvrière 1, tournée à la fois vers les activités externes et les activités intra-nidales rappelle les fourmis primitivement éosociales du genre *Nothomyrmecia* (JAISSON et coll., sous presse). L'examen de la performance dans chaque comportement fonctionnel entre la première et la seconde semaine de vie de chaque fourmi (Fig. 4) montre des différences d'un comportement à l'autre et d'une ouvrière à l'autre.



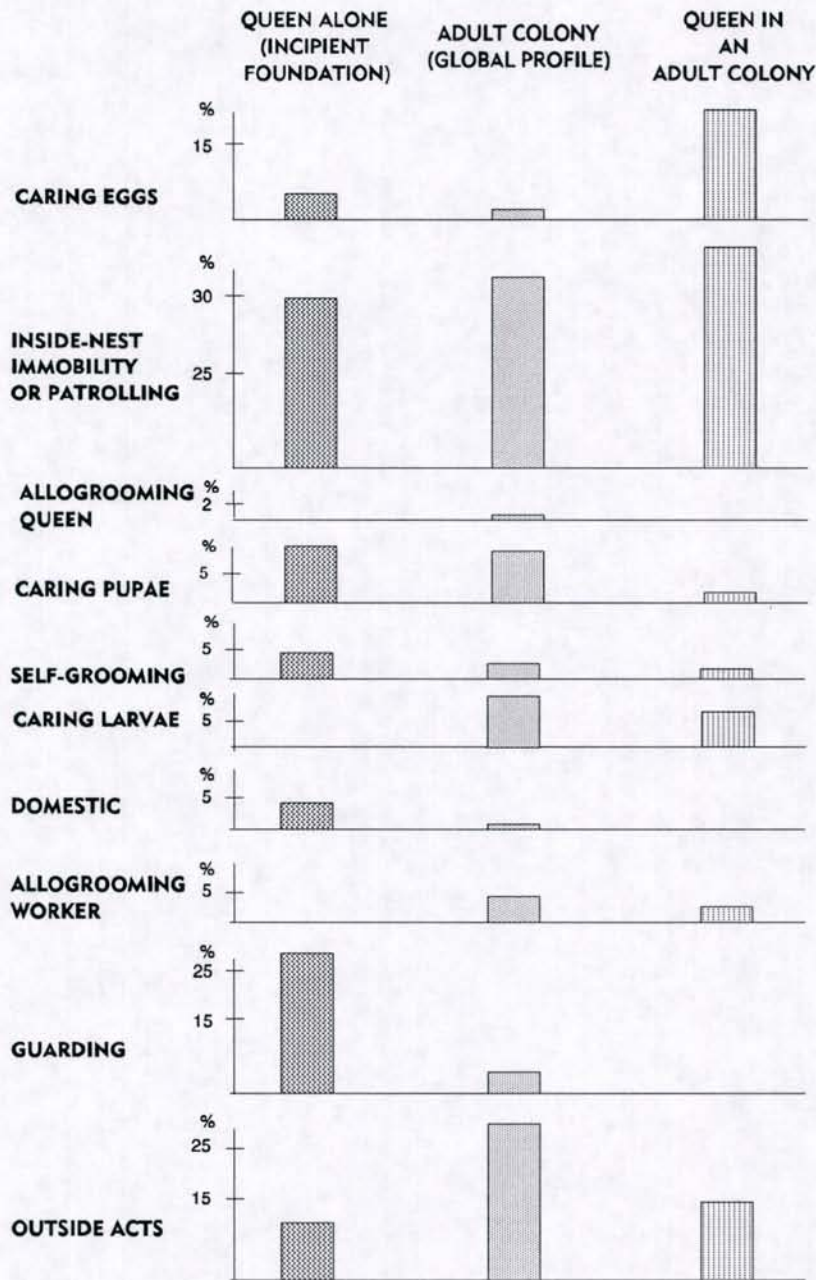
**Figure 4.** Distribution des dix comportements fonctionnels entre les quatre ouvrières pour leurs première et seconde semaines de vie. Les astérisques signalent les valeurs individuelles supérieures à la valeur moyenne du groupe lors de l'observation.

**Figure 4.** Distribution of the ten functional behaviours between the four workers for their first and second week of life. Asterisks mark individual values higher than the average of the existing group at the observation period.

Parmi les comportements fonctionnels, seuls les soins aux oeufs, soins aux larves, auto-toilettages et toilettages aux ouvrières apparaissent significativement dès la première semaine de vie. En revanche, les soins aux cocons, la garde et le fourrage se développeront plutôt au cours de la seconde semaine. Les quatre ouvrières interviennent dans le soin aux oeufs, mais seule l'ouvrière 1 maintient cette activité de soigneuse sur les deux semaines, confirmant ainsi son rapprochement du profil de la reine. Comme le montre la Fig. 4, les activités non spécifiques (incluant principalement l'inactivité) sont restées à un niveau élevé pour les quatre ouvrières, dont la plus inactive (n°3) semble avoir rempli le créneau de la sous-caste des inactives présente dans le sociogramme des sociétés adultes de *M. croslandi* (FRESNEAU et coll., *en prép.*) et de plusieurs espèces de



Ponérines, notamment dans les genres *Pachycondyla* (*Neoponera*) (FRESNEAU, 1984; PEREZ BAUTISTA et coll., 1985; FRESNEAU et DUPUY, 1988), *Ectatomma* (CORBARA et coll., 1986), *Megaponera* (VILLET, 1990a) et *Platythyrea* (VILLET, 1990b).



**Figure 5.** Distribution du budget temps de la reine fondatrice de *M. croslandi* au cours de la première période (à gauche), comparée à celle d'une société adulte (au milieu) et à celle d'une reine dans une société adulte (à droite) (d'après Fresneau et coll., en prép.).

**Figure 5.** Distribution of the time budget of the founding queen of *M. croslandi* during the first period (left), compared to an adult society (middle) and to a queen in an adult society (right) (after Fresneau et al., in prep.).

Le profil éthologique de la reine rappelle le profil collectif d'une société adulte de *Myrmecia croslandi* (FRESNEAU et coll., *en prép.*). Si l'on excepte que l'absence de larve et d'ouvrière sur cette période a interdit l'enregistrement de tout acte orienté vers elles, seule l'activité de garde de la fondatrice parut varier notablement. En revanche, le profil de la fondatrice se distingua nettement de celui d'une reine de *M. croslandi* au sein d'une colonie adulte (Fig. 5). En particulier, cette dernière concentre ses activités sur les soins aux oeufs, alors que notre fondatrice se consacra également de façon importante aux soins aux cocons, aux activités domestiques et à la garde à l'entrée du nid. La part plus élevée que prit cette dernière fonction chez notre fondatrice (27% du budget temps) par rapport au profil global d'une colonie adulte (3,8% du budget temps) peut facilement s'interpréter par le fait que la garde de l'entrée unique d'un nid adulte de *M. croslandi* nécessite la mobilisation d'une proportion restreinte d'individus, par rapport à la taille de la colonie.

Le statut primitif de l'organisation sociale de *M. croslandi* se trouve confirmé par cette étude. HASKINS et HASKINS (1950) avaient déjà remarqué la propension des reines de *M. pilosula* à sortir du nid et fourrager chez des colonies déjà très avancées dans leur sociogénèse. Notre étude montre également que la reine maintient un haut niveau d'activité, même avec quatre ouvrières, dans presque tous les comportements fonctionnels. Quant aux ouvrières, assez peu actives, elles ne semblent pas suivre un polyéthisme d'âge bien net: elles sont susceptibles de développer rapidement des activités de fourragement en même temps que des activités de soins, mais elles peuvent également montrer un niveau très élevé d'inactivité sans spécialisation, comme si le maintien du travail royal tendait à contrarier la suite chronologique classique d'un polyéthisme d'âge. A ce titre, si l'on considère comme critère le maintien d'un haut niveau d'activité chez la reine fondatrice et le monopole qu'elle exerce sur certains comportements fonctionnels, *M. croslandi* apparaît comme nettement primitive par rapport à des fondatrices de ponérines étudiées par différents auteurs, notamment *Ectatomma ruidum* (CORBARA et coll., 1986), et *Ectatomma tuberculatum* (LACHAUD et FRESNEAU, 1985 et 1987). Chez cette dernière espèce, la reine peut néanmoins encore participer à l'approvisionnement alors que la société comprend douze ouvrières (DEJEAN et LACHAUD, 1992).

La fondation non-claustrale, même si elle existe de façon exceptionnelle chez quelques espèces évolutivement avancées, est considérée comme une caractéristique commune à de nombreuses fourmis primitives (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER et WILSON, 1990). Au cours de cette période cruciale pour la future société, toute reine pratiquant ce mode de fondation est davantage exposée aux agents de sélection, notamment aux prédateurs. Pourtant, la sous-famille des Myrmeciinae domine la myrmécofaune d'une bonne partie du continent Australien. La question se pose de savoir pourquoi le mode de fondation non-claustral n'a pas contrarié ce succès. On peut sans doute évoquer l'existence d'un appareil piqueur particulièrement redoutable ainsi que d'une vision performante, mais cela ne saurait tout expliquer. Des caractéristiques écologiques propres à cette région du globe ont certainement rendu ce succès des fourmis bull-dog plus probable.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions le Conseil Scientifique de l'OTAN qui rendit cette étude possible en attribuant une bourse de recherche à P. JAISSON.

## REFERENCES

- BROWN, W.L., Jr., 1953. Characters and synonymies among the genera of ants. Part I. *Breviora*, 11:1-13.
- CORBARA B., J-P. LACHAUD et D. FRESNEAU, 1986. Organisation sociale d'une fourmi primitive néotropicale, *Ectatomma ruidum* ROGER: comparaison de deux méthodes d'enregistrement. *Act. Coll. Insectes. Soc.*, 3:153-162.
- CROSLAND, M.W.J. et R.H. CROZIER, 1986. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes. *Science*, 231:1278.
- FREELAND, J., 1958. Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia*. *Aus. J. Zool.*, 6:1-18.
- DEJEAN, A. et J-P. LACHAUD. 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, 39:129-143.
- FRESNEAU, D., 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive: *Neoponera obscuricornis* EMERY (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, 31:387-402.
- FRESNEAU, D. et A. CHARPIN 1977. Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 13:1-5.
- FRESNEAU, D. et P. DUPUY, 1988. A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, 36:1389-1399.
- FRESNEAU, D., F. NICOLosi, R.W. TAYLOR et P. JAISSON, *en préparation*. Social organization in primitive ants from Australia. II. *Myrmecia croslandi* TAYLOR et *Myrmecia fuscipes* CLARK.
- GRAY, B., 1971. Notes on the biology of the ant *Myrmecia dispar* (CLARK). *Insectes Soc.*, 18:71-80.
- HASKINS, C.P. et E.F. HASKINS, 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 43:461-491.
- HÖLLDOBLER, B. et E.O. WILSON. 1990. *The Ants*. Berlin: Springer-Verlag, 732p.
- HUNG, H.C.F., H.C. REED et S.B. VINSON, 1981. Chromosomes of four species of *Polistes* wasps. *Cariologica*, 34:225-230.
- IMAI, H.T. et R.W. TAYLOR, 1989. Chromosomal polymorphisms involving telomere fusion, centrometric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia (pilosula)* n = 1. *Chromosoma*, 98:456-460.
- IMAI, H.T., R.W. TAYLOR, M.W.J. CROSLAND et R.H. CROZIER, 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Jap. J. Genet.*, 63:159-185.
- IMAI, H.T., R.W. TAYLOR, M. KUBOTA, K. OGATA et M.Y. WADA, 1990. Notes on the remarkable karyology of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*, and the related genus *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 97:133-140.
- JAISSON P., FRESNEAU D., TAYLOR R.W., LENOIR A., sous presse. Social organization in primitive ants from Australia. I. *Nothomyrmecia macrops* CLARK. *Insectes Soc.*
- LACHAUD, J-P. et D. FRESNEAU, 1985. Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Act. Coll. Insectes Soc.*, 2:195-202.
- LACHAUD, J-P. et D. FRESNEAU, 1987. Social regulation in primitive ants. In: *From individual Characteristics to Collective Organization: the Example of Social Insects* (J-L. DENEUBOURG et J.M. PASTEELS eds.). *Experientia Supp.*, 54:197-217.
- OGATA, K., 1991. Ants of the genus *Myrmecia* FABRICIUS: a review of the species groups and their phylogenetic relationships (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Syst. Entomol.*, 16:353-381.

- OGATA, K. et R.W. TAYLOR, 1991. Ants of the genus *Myrmecia* FABRICIUS: a preliminary review and key to the named species (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Nat. Hist.*, 25:1623-1673.
- PEREZ BAUTISTA M., J-P. LACHAUD, et D. FRESNEAU, 1985. La división del trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, 65:119-130.
- TAYLOR, R.W., 1991. *Myrmecia croslandi* sp.n., a karyologically remarkable new Australian jack-jumper ant (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Aust. ent. Soc.*, 30:288.
- VILLET, M.H., 1990a. Division of labour in the Matabele ant *Megaponera foetens* (FABR.) (Hymenoptera: Formicidae). *Ecol., Ethol., Evol.*, 2:397-417.
- VILLET, M.H., 1990b. Social organization of *Platythyrea lamellosa* (ROGER) (Hymenoptera: Formicidae): II. Division of labour. *S.-Afr. Tydskr. Dierk.*, 25:254-259.
- WHEELER, W.M., 1933. *Colony-founding among Ants with an Account of Some Primitive Australian Species*. Harvard University Press, Cambridge, 179 p.
- WILSON, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, 548 p.