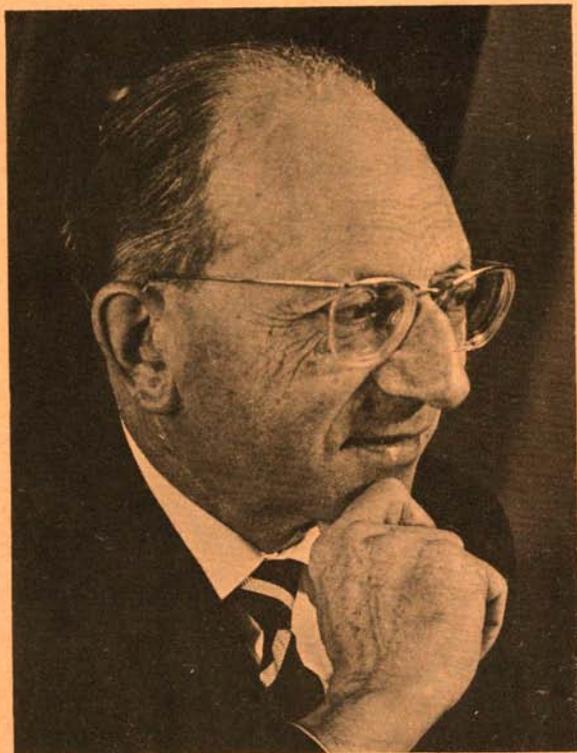


# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 163-171 (1986)

ETHOGENESE DU COMPORTEMENT SOCIAL  
 ET VARIABILITE INTERCOLONIALE  
 CHEZ UNE FOURMI PRIMITIVE : ECTATOMMA TUBERCULATUM  
 (Hymenoptera, Ponerinae)

par

Annette CHAMPALBERT

Laboratoire d'Ethologie (U.A. CNRS n° 667)  
 Université Paris XIII  
 Av. J.B. Clément, Villetaneuse 93430 (France)

**Résumé :** L'observation, depuis leur émergence jusqu'à l'âge de 45 jours, de 60 ouvrières d'Ectatomma tuberculatum appartenant à 4 sociétés différentes, nous a permis de mettre en évidence l'existence, chez cette espèce, d'un polyéthisme continu, lié à l'âge des individus. Ce polyéthisme d'âge est rigoureusement identique entre les 4 colonies. A cette nette homogénéité qui porte sur des caractéristiques typiquement spécifiques et qui concerne le mécanisme même de la mise en place de la structure sociale, s'oppose une forte variabilité intercoloniale qui porte essentiellement sur le taux d'activité investi dans la réalisation de chacune des 8 catégories comportementales étudiées.

**Mots-clés :** Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, éthogenèse, polyéthisme d'âge, variabilité.

**Summary :** The development of social behaviour and inter-colonial variability in a primitive ant : Ectatomma tuberculatum (Ponerinae).

Sixty workers from four colonies of Ectatomma tuberculatum were observed from emergence until 45 days of age. These observations revealed the existence of a continuous age-related polyethism in this species. Each of the four colonies studied showed exactly the same pattern of age polyethism. This homogeneity is related to species-typical behavioural characteristics and the mechanism responsible for the establishment of social structure within the colony. By contrast with this invariance with respect to the basic mechanisms, we observed considerable variability between the observed colonies as concerns actual levels of the eight behaviour classes studied.

**Key words :** Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, behavioural development, age polyethism, variability.

## INTRODUCTION

Pendant longtemps, on a prêté aux insectes des actes stéréotypés et des manifestations comportementales innées. On sait aujourd'hui qu'il n'en est rien : les hyménoptères sociaux, et parmi eux les fourmis, présentent, comme les vertébrés, un développement comportemental, une ontogenèse des conduites au cours de leur vie adulte et tout particulièrement au tout début de leur vie imaginaire.

Cette éthogenèse (JAISSON, 1974) repose à la fois sur des bases génétiques mettant en jeu des phénomènes de maturation anatomique et physiologique liée à l'âge des ouvrières, ainsi que sur des processus d'acquisition variés. Ces derniers, dépendant de facteurs environnementaux, permettent l'élaboration d'une expérience propre à chaque membre de la société, sous-tendant ainsi une certaine variabilité inter-individuelle.

Afin de préciser, dans un premier temps, les caractéristiques et le mode d'action de ces deux facteurs (âge et variabilité) dans l'éthogenèse du comportement social et, dans un deuxième temps, la part prise par la variabilité dans cette éthogenèse, nous avons choisi comme matériel d'étude une ponérine néo-tropicale : Ectatomma tuberculatum, actuellement considérée comme l'une des espèces les plus évoluées de cette sous-famille primitive.

Nous avons choisi cette espèce parce qu'elle est monogyne, ce qui limite considérablement la variabilité génétique entre les membres de la colonie, et parce que les ouvrières sont monomorphes, ce qui permet d'éliminer la variabilité comportementale liée à des différences morphologiques entre ouvrières.

## MATERIEL ET METHODES

Quatre colonies (A, B, C et D) d'Ectatomma tuberculatum ont été étudiées, toutes provenant du même biotope (Etat de Chiapas, Mexique). Chacune d'elles est installée dans un nid en plâtre possédant des chambres servant d'habitation (figure 1) et relié par un tube en verre ou en plastique à une enceinte constituant un "monde extérieur" ou aire de récolte, de chasse et d'exploration.

Chaque ouvrière nouveau-née est prélevée, marquée individuellement à l'aide d'une pastille numérotée collée sur le thorax, puis réintroduite dans sa colonie d'origine et observée. On relève ponctuellement, toutes les 15 minutes, le type d'activité réalisé par l'ouvrière et ce, 25 fois par jour depuis sa sortie du cocon jusqu'à l'âge de 45 jours où elle prend le statut de fourrageuse. 15 individus sont ainsi observés par colonie ce qui permet d'obtenir un échantillonnage assez ample des activités individuelles.

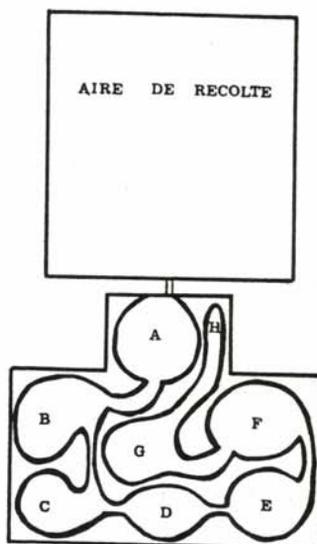


Figure 1 : Nid d'élevage.

Nous avons noté tous les comportements présentés par les jeunes ouvrières et nous les avons regroupés en 8 grandes catégories (figure 2).

- I : Inactivité
- AN : Activités non spécifiques (ti et e)
- AA : Activités alimentaires
- IS : Interactions sociales
- SO : Soins aux oeufs
- SL : Soins aux larves
- SC : Soins aux cocons
- AD : Activités domestiques

Figure 2 : Le catalogue comportemental.

## RESULTATS

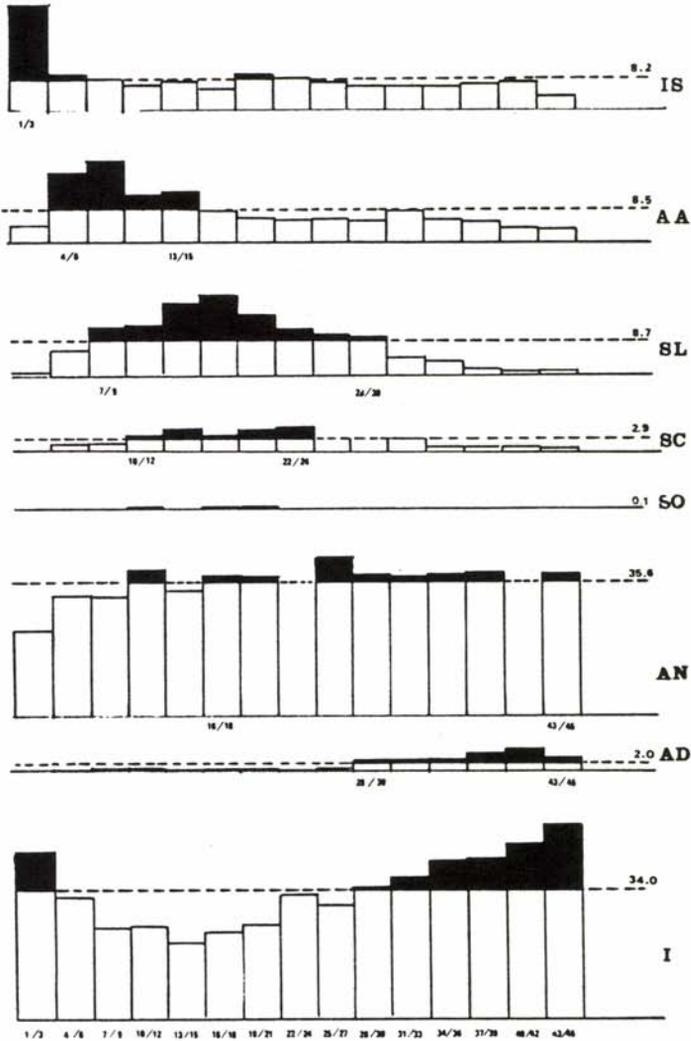


Figure 3 : Evolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale, au cours des 45 jours d'observation.

La figure 3 présente, pour le lot des 15 ouvrières témoins d'une même colonie (colonie C), l'évolution de la fréquence de réalisation de chaque catégorie comportementale au cours des 45 jours d'observation, regroupés en 15 périodes de 3 jours.

La ligne en pointillés représente ce que serait, pour chaque activité, le niveau de fréquence moyen si cette activité était réalisée de façon homogène pendant les 45 jours d'observation ; tout ce qui est au-dessus de ce niveau représente une spécialisation fonctionnelle ; tout ce qui est au-dessous, un déficit.

On remarque ainsi une progression dans l'acquisition des spécialisations fonctionnelles. En effet, si la majeure partie du répertoire comportemental est déjà en place dès la 2ème période (7 comportements sur les 8 étudiés), il n'en est pas de même des spécialisations fonctionnelles qui, elles, apparaissent progressivement. La cinétique montre un glissement très net depuis les Interactions Sociales (IS) jusqu'à l'Inactivité (I), en passant successivement par les Activités Alimentaires (AA), les Soins aux Larves (SL), les Soins aux Cocons (SC), les Soins aux Oeufs (SO), les Activités non spécifiques (AN) et enfin les Activités Domestiques (AD).

Cette mise en place progressive des spécialisations fonctionnelles chez les ouvrières de la colonie C se retrouve de façon parfaitement identique chez les ouvrières des 3 autres colonies. Les résultats les concernant sont présentés directement sous forme de tableaux, ceci afin de faciliter la comparaison (figure 4).

Colonie A	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
Colonie B	IS-AN	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
Colonie C	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
Colonie D	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I

Figure 4 : Ordre d'apparition des spécialisations fonctionnelles.

Colonie \ actes	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
A	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	28-30	28-30
B	1-3	4-6	7-9	10-12	16-18	16-18	28-30	28-30
C	1-3	4-6	7-9	10-12	16-18	19-21	19-21	28-30
D	1-3	4-6	13-15	16-18	19-21	-	-	25-27

Figure 4bis : Dates d'apparition des spécialisations fonctionnelles.

L'ordre d'apparition des spécialisations fonctionnelles est rigoureusement identique entre les 4 colonies, à l'exception des AN qui apparaissent plus précocement dans la colonie B.

Pour ce qui est des dates d'apparition de ces mêmes spécialisations fonctionnelles, on remarque la parfaite homogénéité entre les 4 colonies quant à la catégorie d'activité préférentiellement réalisée au cours des 6 premiers jours qui suivent l'éclosion imaginaire ; il s'agit surtout d'activités liées directement au développement de l'individu (IS et AA). Au cours de cette 1ère semaine, l'ouvrière n'a donc aucun statut social défini. Au début de la 2ème semaine, l'ouvrière se spécialise dans les soins au couvain ; quelle que soit la colonie, ceux-ci s'adressent d'abord aux larves, puis aux cocons et enfin aux oeufs. Les dates d'apparition sont identiques pour les 3 colonies A, B et C, et décalées d'une semaine pour la colonie D.

Dans 3 colonies sur 4, la spécialisation débute alors que l'ouvrière a exactement 7 jours et se termine quand elle a entre 15 et 18 jours. Les ouvrières peuvent donc, à ce moment de leur vie imaginaire, être considérées comme nourrices.

Au cours de la 3ème semaine, l'ouvrière, tout en continuant à soigner le couvain, se tourne préférentiellement vers les ANS et en particulier l'exploration intra-nidale (entre 16 et 21 jours), sans doute pour y réaliser quelques tâches domestiques.

C'est lorsqu'elle est âgée d'un mois (ou un peu moins) que ces activités prennent le plus d'importance ; l'ouvrière peut alors être considérée comme domestique - intermédiaire. Après quoi elle devient inactive, soit parce qu'elle a pris le statut de gardienne, soit parce qu'elle se prépare à effectuer son passage dans le "monde extérieur"(figure 5).

Ouvrières âgées	- de	0 à 7 jours	: pas de statut social (AN)
	- de	7 à 17 jours	: Nourrices (SC)
	- de	18 j. à 1 mois	: Domestiques (AD - AN)
	- de	plus d'1 mois	: Gardiennes - Pré-fourrageuses

( I )

Figure 5 : Le calendrier comportemental.

Toutes les ouvrières, quelle que soit leur colonie, présentent donc la même évolution comportementale liée à l'âge et ceci malgré l'existence d'une forte variabilité inter-coloniale qui apparaît nettement lorsque l'on compare les sociogrammes des 4 colonies (figure 6).

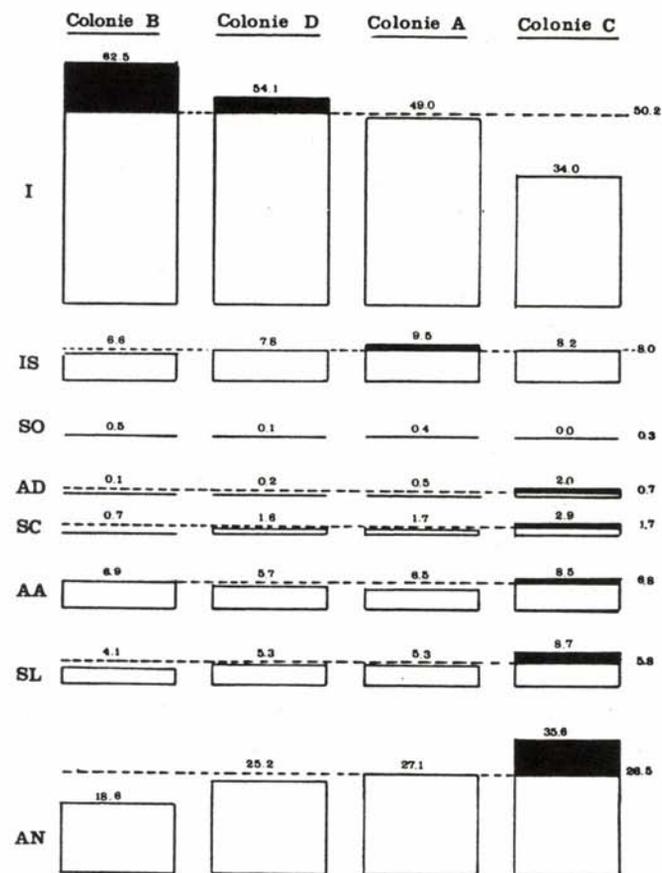


Figure 6 : Le profil comportemental des 4 colonies.

Les colonies sont représentées en colonnes, les activités en lignes. La ligne en pointillés représente ce que serait, pour chaque comportement, le niveau de fréquence moyen si les 4 colonies étaient homogènes. Tout écart par rapport à cette ligne de base correspond à une spécialisation fonctionnelle (pour tout ce qui est au-dessus), ou à un déficit (pour tout ce qui est au-dessous). On peut ainsi repérer facilement les comportements dominants ou caractéristiques de chaque colonie.

On voit ainsi que les ouvrières de la colonie B sont fortement inactives par rapport aux ouvrières des 3 autres

colonies ; les individus de la colonie A développent d'importantes IS ; celles, enfin, de la colonie C sont surtout spécialisées dans les SC, SL, AA et AN.

Une analyse de variance à 2 dimensions réalisée, dans un premier temps, sur l'ensemble des comportements puis, dans un deuxième temps, comportement par comportement, montre que la variabilité existe de façon significative pour chacun d'eux ( $p < .01$  ou  $< .001$ ).

Cette variabilité inter-coloniale va elle-même être renforcée par une hétérogénéité inter-individuelle qui nous permet de définir, à l'intérieur de chaque lot constitué pourtant d'individus de même âge, les 3 grands groupes : Nourrices, Inactives et Intermédiaires.

Si l'on compare les mêmes groupes entre ces 4 lots, on retrouve cette variabilité ; chacun d'eux va en effet présenter :

- \* Un effectif,
- \* Un indice de spécialisation,
- \* Un degré de participation au travail de la colonie,
- \* Un niveau de performance,

variables suivant leur colonie d'origine.

D'autre part, à l'intérieur du même lot, chaque groupe fonctionnel va différer des 2 autres non seulement par le fait qu'il réalise le comportement qui le caractérise avec une fréquence plus élevée, mais aussi et surtout par le fait que ce comportement apparaît plus précocement dans son calendrier comportemental et persiste pendant plus longtemps.

#### CONCLUSION

Grâce à un suivi individuel réalisé en continu sur une longue période, nous avons pu mettre en évidence chez, Ectatomma tuberculatum, une mise en place progressive des comportements et une chronologie très stricte dans la succession des différentes spécialisations fonctionnelles. Ce polyéthisme est, de plus, parfaitement stable puisque, dans les différentes colonies étudiées, toutes les ouvrières présentent cette même évolution comportementale liée à l'âge et ceci malgré l'existence d'une forte variabilité inter-coloniale. Cette dernière ne porte, en effet, ni sur les dates de mise en place des comportements, ni sur les époques d'apparition des différentes spécialisations fonctionnelles qui nous ont permis de définir ce polyéthisme d'âge, ni enfin sur la chronologie d'apparition de ces spécialisations, mais seulement sur le taux d'activité investi dans la réalisation de chaque catégorie comportementale.

On retrouve donc, chez *Ectatomma tuberculatum*, le même schéma que celui qui existe chez les sous-familles évoluées et qui a également été mis en évidence chez d'autres espèces primitives : *Myrmecia forceps* et *M. gulosa* (FREELAND, 1958), *Odontomachus troglodytes* (COLOMBEL, 1969), *Mesoponera caffraria* (BONAVITA et POVEDA, 1970), *Neoponera obscuricornis* (FRESNEAU et coll., 1982 ; FRESNEAU, 1984) et *Neoponera apicalis* (FRESNEAU et DUPUY, 1985).

D'autre part, même si l'ouvrière appartient à un groupe fonctionnel, c'est-à-dire même si elle présente une spécialisation comportementale bien définie, elle va présenter la même éthogenèse que ses soeurs et n'en diffèrera que par le fait qu'elle va réaliser l'activité qui caractérise justement son groupe avec une fréquence plus élevée, plus précocement et pendant plus longtemps que les non-spécialisées. Mais cela ne l'empêchera ni de suivre le calendrier comportemental caractéristique de son espèce, ni de réaliser les activités en relation avec son âge et vraisemblablement son développement physiologique.

Ainsi, à la forte variabilité inter- et intra-coloniale portant sur des niveaux d'activité, s'oppose une parfaite stabilité dans la mise en place des comportements sociaux donc dans l'éthogenèse.

#### REFERENCES

- BONAVITA A., POVEDA A., 1970. - Mise en évidence d'une division du travail chez une fourmi primitive. C. R. Acad. Sc., Paris, sér. D, 270, 515-518.
- COLOMBEL P., 1969. - Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym., Formicoidea, Ponerinae). Thèse Doct. Etat, Toulouse, 339pp.
- FREELAND J., 1958. - Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia*. Austr. J. Zool., 6, 1-18.
- FRESNEAU D., 1984. - Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive : *Neoponera obscuricornis* (Hym., Formicidae, Ponerinae). Ins. Soc., 31, 387-402.
- FRESNEAU D., DUPUY P., 1985. - Behavioural study of the primitive ant, *Neoponera apicalis*. Anim. Behav., 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, Jaissou P. eds., Presses de l'Université Paris-Nord, Tome I, pp. 158-180.
- JAISSON P., 1974. - Proposition d'un néologisme : éthogenèse. Rev. Comp. Anim., 8, 4, p. 351.