

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:251-258 (1989)

EFFETS DE LA VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE SUR LA TAILLE DES  
REPERTOIRES COMPORTEMENTAUX DES DEUX SOUS-CASTES OUVRIERES  
DE *Pheidole pallidula* (FORMICIDAE, MYRMICINAE)

A. AARAB & J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII, 93430  
Villetaneuse, France

**Résumé :** La comparaison, au sein de 7 lots de 250 ouvrières de *Pheidole pallidula*, des répertoires comportementaux présentés par un groupe de 30 major et deux groupes de 30 minor prises au hasard dans chaque lot, met en évidence l'influence primordiale de la variabilité interindividuelle sur la taille des répertoires comportementaux présentés par chacune des deux sous-castes morphologiques. Dans ces conditions, non seulement la taille des répertoires des major ne diffère pas de celle des minor mais, de plus, le recouvrement des répertoires (items comportementaux en commun) entre ouvrières major et ouvrières minor est aussi important que celui observé entre les deux groupes d'ouvrières minor de chaque lot. La somme globale des répertoires des deux groupes de minor étudiés dans chaque lot aboutit à un élargissement important du répertoire comportemental de cette sous-caste. Ceci s'explique du fait du doublement des effectifs et donc de l'augmentation concomitante de la variabilité interindividuelle.

Chez les espèces di- ou polymorphiques, la prise en compte de ce facteur supplémentaire permet de ramener à leur juste valeur les différences constatées entre les répertoires de sous-castes d'effectif très inégal. La présentation du sociogramme obtenu à partir de l'analyse individuelle d'un groupe de 50 ouvrières (6 major - 44 minor) en présence de la reine, met en évidence, de façon réaliste, les conséquences de la prise en compte de ce facteur sur la structure réelle de la société.

**Mots-clés :** variabilité interindividuelle, répertoire comportemental, *Pheidole*, organisation sociale, Formicidae.

**Summary :** The interindividual effects in the behavioural repertoires sizes in the two worker sub-castes of *Pheidole pallidula* (Formicidae, Myrmicinae).

In the ant *Pheidole pallidula*, we compared 7 experimental nests of 250 workers (minor/major ratio = 88/12) for the behavioural repertory presented by one group of 30 major and two groups of 30 minor randomly chosen from each experimental nest (each group has been marked by a different colour). This comparison shows a strong in-

fluence of interindividual variability in the size of the behavioural repertory presented by each of the two morphological sub-castes.

Major and minor repertories do not only differ from one another in size but the repertory overlapping (common behavioural items) between the two sub-castes is as important as that of the two minor groups. As a simple consequence of this phenomenon, the global summation of the repertories of the two minor groups, in each experimental nest, leads to an increase of this sub-caste's behavioural repertory. As a matter of fact, this summation introduces a methodological skew in the sampling owing to the fact that we have doubled the sample and so increased the interindividual variability.

In di- or polymorphic species, the taking into account of this supplementary factor in the behavioural analysis of morphological sub-castes, reinforces the results which denounce the sub-estimation suffered by the numerically less represented sub-caste as concerning their behavioural repertory. Thus, it allows to have a best appreciation of the actual differences between these repertories, enhancing the great behavioural flexibility of major workers in *Pheidole* species. The presentation of the sociogram obtained from the individual analysis of one queenright group of 50 workers (6 major, and 44 minor) shows, in a realistic way, the consequences of the taking into account of this factor in the real structure of the society.

**Key-words** : interindividual variability, behavioural repertory, *Pheidole*, social organisation.

## INTRODUCTION

Nous avons montré, dans une étude précédente sur l'espèce dimorphique *Pheidole pallidula* (Aarab et coll., 1988), dans quelle mesure le nombre d'observations agit sur la détermination de la taille exacte des répertoires comportementaux de chaque sous-caste. La pondération du nombre d'observations en fonction du nombre d'ouvrières constituant ces sous-castes permet, en effet, de réajuster à sa taille réelle le répertoire comportemental des ouvrières major dont l'effectif est le plus faible.

Ceci nous a conduit à nous poser une seconde question méthodologique concernant, cette fois, le rôle de la variabilité interindividuelle sur la taille du répertoire de chaque sous-caste. En effet, on peut s'attendre (Jaisson et coll., 1988) à ce que les effets de la variabilité interindividuelle se traduisent par une sous-estimation (par rapport à l'autre groupe) de la taille du répertoire comportemental du groupe dont l'effectif est le plus faible. C'est, notamment, ce que l'on peut déduire des résultats concernant les études portant sur la comparaison du répertoire d'un individu isolé à celui de tout un ensemble d'individus. Ainsi, par exemple, la comparaison entre les répertoires des reines et des ouvrières dans les fondations d'*Ectatomma tuberculatum* et de *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Fresneau et Lachaud, 1984; Lachaud et Fresneau, 1985), met en évidence que le nombre d'items comportementaux réalisés par la reine ne diffère pas significativement de celui présenté par chaque ouvrière prise individuellement. Le même type de déduction doit logiquement concerner toute comparaison entre le répertoire d'un petit groupe d'individus et celui

d'un groupe beaucoup plus important, cas qui se présente chez les espèces à ouvrières polymorphes.

#### MATERIEL ET METHODES

Pour vérifier cette hypothèse concernant l'importance de la variabilité interindividuelle sur la mesure du répertoire comportemental, nous avons enregistré, chez *Pheidole pallidula*, le comportement des deux sous-castes en essayant de maîtriser le facteur "taille de l'effectif" pour chacun des groupes étudiés.

Pour cela, nous avons constitué 7 nids orphelins de 250 ouvrières, contenant 30 ouvrières major (groupe M), soit 12% de l'effectif total (voir Bonpart, 1964), et pourvus d'une quantité fixe de couvain de tous les stades. A l'intérieur de chacun de ces nids, 2 groupes de 30 ouvrières minor ont été choisis au hasard et marqués différemment avec un code de couleur (groupes B et R). Sur chaque groupe, 300 observations ont été effectuées par pointage visuel au cours de 10 balayages espacés de 30 minutes et portant sur l'ensemble des chambres du nid ainsi que sur l'aire d'approvisionnement. Les ouvrières n'étant pas repérables individuellement mais seulement au niveau de leur groupe d'appartenance, ce pointage par balayage permet d'éviter d'enregistrer plusieurs fois les mêmes individus.

#### RESULTATS

L'analyse de l'évolution de la taille du répertoire, tant chez les minor que chez les major, nous a permis de vérifier que le nombre

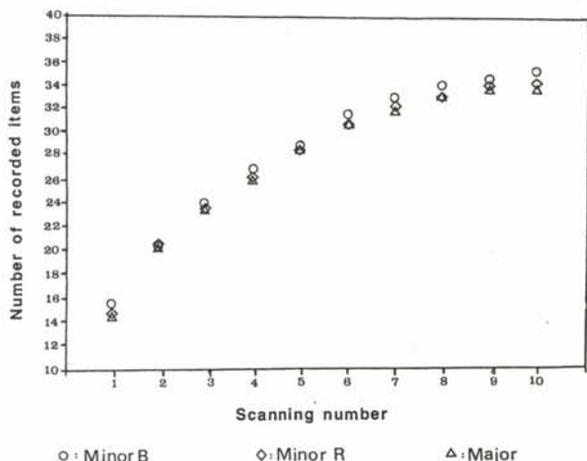


Figure 1 : Evolution de la taille globale du répertoire comportemental au cours des balayages successifs.

Figure 1 : Evolution of the behavioural repertory size over the successive scannings.

de 300 observations, choisi dans notre protocole, était suffisant pour obtenir une image représentative du répertoire réel de chaque groupe. En effet, si l'on suit cette évolution au cours des balayages successifs (fig. 1), on aboutit à un plateau à partir du 8<sup>ème</sup> balayage, soit environ au bout de 240 pointages individuels, avec une progression dans l'apparition de comportements nouveaux qui, à partir de là, oscille simplement entre 0 et 1.

En ce qui concerne la comparaison proprement dite entre les répertoires des minor et des major, on constate (fig. 1) que leur évolution est identique. Au bout des 300 observations, on aboutit à des valeurs pratiquement égales pour les tailles des différents répertoires.

L'absence de différence entre les tailles des différents répertoires est tout à fait nette (fig. 2), tant en ce qui concerne les deux groupes de minor (34.3 et 35.6 items en moyenne), qu'en ce qui concerne chacun de ces groupes et le groupe de major (33.7 items en moyenne), ce qui est confirmé par le test de Mann-Whitney.

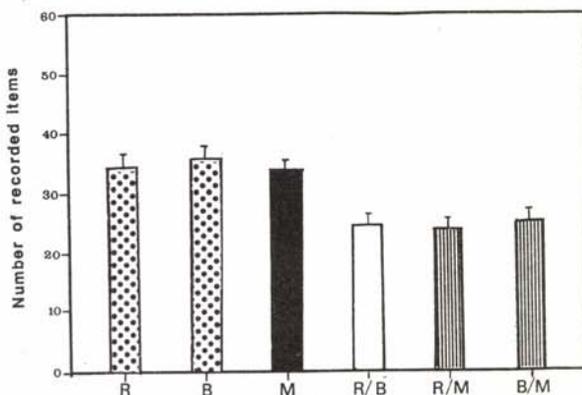


Figure 2 : Comparaison des tailles des répertoires comportementaux des différents groupes.

R et B: ouvrières minor; M: ouvrières major; R/B, R/M et B/M: taille du répertoire commun entre les groupes considérés.

Figure 2 : Comparison of the behavioural repertoires sizes for the various groups.

R and B: minor workers; M: major workers; R/B, R/M and B/M: size of the common repertory between the considered groups.

Par ailleurs, on peut remarquer (fig. 2) que le nombre moyen d'items comportementaux communs aux 2 groupes de minor ("noyau dur" du répertoire comportemental) n'est pas davantage différent de celui relevé entre chacun de ces groupes de minor et le groupe de major.

Par contre, lorsqu'on fait la somme globale, pour chaque nid, des résultats obtenus sur les deux groupes de minor, on aboutit à une taille de répertoire significativement plus importante (voir fig. 3) que celle enregistrée pour le groupe des major (en moyenne: 45.8 items contre 33.7;  $p < 0.001$ ).

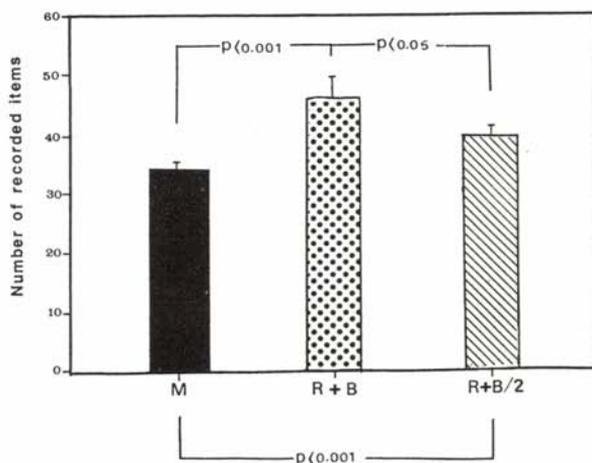


Figure 3 : Analyse comparative des effets dûs à la variabilité interindividuelle et au nombre d'observations, sur la taille des répertoires comportementaux.

R et B: ouvrières minor; M: ouvrières major; R+B/2: somme globale des répertoires obtenus à partir de la moitié seulement des observations.

Figure 3 : Comparative analysis of the effects on the behavioural repertoires size, resulting from the interindividual variability and from the number of observations.

R and B: minor workers; M: major workers; R+B/2: global summation of the behavioural repertoires obtained from half observations.

Ce résultat, tout à fait prévisible, résulte à la fois de l'augmentation de la variabilité interindividuelle, puisqu'on passe d'un effectif de 30 minor à un effectif global de 60 minor, mais également de l'augmentation du nombre total d'observations réalisées sur les minor. En effet, même si l'évolution des courbes observées dans la figure 1 laisse supposer une part relativement faible jouée par ce dernier facteur au cours de cette expérience (puisque'on tend vers un plateau au bout de 240 observations), il n'en reste pas moins que ce rôle du nombre d'observations est bien réel (voir Aarab et coll., 1988).

Afin de neutraliser ce paramètre, nous avons décidé de ne prendre en compte, pour la somme globale des répertoires des 2 groupes de minor, que les répertoires obtenus à partir de la moitié des observa-

tions (c'est-à-dire en fait une observation sur deux, la détermination du répertoire des minor portant donc, dans ce cas, sur le même intervalle de temps global que pour les major). On aboutit ainsi à un répertoire global réalisé sur la base d'un total de 60 ouvrières minor, au cours de 300 observations individuelles réparties de façon homogène sur 5 heures d'enregistrement, que l'on est parfaitement en droit de comparer au répertoire obtenu pour le groupe de 30 major, lui aussi à partir de 300 pointages individuels réalisés durant le même intervalle de temps.

Dans ce cas, les résultats (fig. 3) montrent que, même si la taille du répertoire résultant de la sommation globale des 2 groupes de minor a diminué de façon significative (en moyenne: 39.2 items contre 45.6;  $p < 0.05$ ), la différence entre ce dernier et le répertoire des major reste également significative (en moyenne 39.2 contre 33.7;  $p < 0.001$ ).

## DISCUSSION

Ces résultats mettent en évidence l'importance du facteur "variabilité interindividuelle" dans l'analyse comportementale des sociétés et permettent de dissocier nettement ses effets de ceux résultant simplement de la taille de l'échantillonnage. En fait ces deux facteurs interviennent en même temps et leur prise en compte est indispensable lorsqu'on prétend à une vision objective de l'organisation de la société.

Leur action combinée a, en effet, des répercussions importantes sur la taille réelle du répertoire comportemental spécifique et donc sur sa complexité réelle. Elle pourrait ainsi intervenir de façon prépondérante dans les différences constatées entre sociétés de taille différente. Elle pourrait également être à la base de la compréhension des mécanismes qui permettent à la société de se structurer au cours de son ontogenèse (Fresneau et coll., 1987; Lachaud et Fresneau, 1987).

Quoiqu'il en soit, le fait est que chez les espèces di- ou polymorphiques, cette prise en compte de la variabilité interindividuelle, débouche sur une vision plus précise du rôle de chaque sous-caste à l'intérieur de la société. Pour s'en convaincre il suffit d'analyser les résultats obtenus à la suite d'une analyse de classification hiérarchique ascendante (CAH2CO) ayant porté sur une société expérimentale constituée de 50 ouvrières identifiées individuellement (44 minor et 6 major --rapport 88%-12%, voir Bonpart, 1964--), une reine et du couvain de tous les stades (figure 4).

La simple prise en compte de l'aspect "individuel" du comportement lors des enregistrements, permet de constater que les major, contrairement à ce qui est couramment rapporté dans la littérature (voir notamment Wilson, 1984), ne constituent pas un groupe homogène s'investissant essentiellement, voire uniquement, dans l'inactivité, la garde et la défense de la société.

S'il est vrai qu'un des groupes fonctionnels de la société (groupe G4), composé uniquement de deux ouvrières major ("D" et "F"), se consacre bien à ces tâches, on doit surtout remarquer que les 6 ouvrières major de la société se trouvent disséminées sur 3 des 8 groupes composant cette société. Il est également intéressant de noter qu'un de ces groupes (le groupe G3, renfermant 2 ouvrières major: "A"

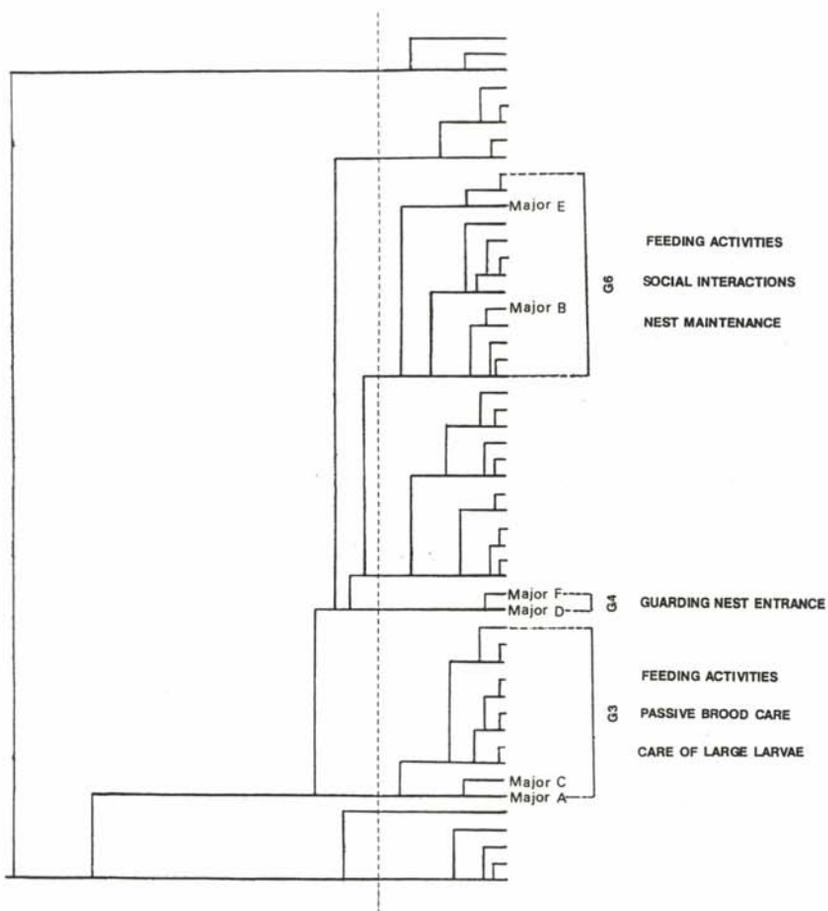


Figure 4 : Dendrogramme montrant la place occupée par les ouvrières major d'une colonie expérimentale, au sein des différents groupes fonctionnels.

Figure 4 : Dendrogram showing the localization of the major workers from an experimental colony, among the functional groups.

et "C") est spécialisé sur les soins aux grandes larves, les activités alimentaires et les soins passifs au couvain, ce qui sort totalement du cadre comportemental habituellement attribué à des major chez les

*Pheidole*. Quant au dernier groupe (le groupe G6 contenant 2 ouvrières major: "B" et "E"), il se caractérise lui aussi par des spécialisations inhabituelles pour des major, telles les activités alimentaires, les activités domestiques et les interactions sociales échangées aussi bien avec des minor qu'avec des major.

Chez les espèces qui, telles les *Pheidole*, présentent deux ou plusieurs sous-castes morphologiques d'effectif très inégal, la prise en compte des facteurs "variabilité interindividuelle" et "taille de l'échantillonnage" permet ainsi de ramener à leur juste valeur les différences constatées entre les répertoires de ces sous-castes. Elle aboutit également à une vision plus réaliste du rôle respectif de ces dernières dans la structure de la société. Le comportement des ouvrières major de *Pheidole* apparaît ainsi, encore une fois, beaucoup plus diversifié et flexible que ne le laissent supposer les méthodes traditionnelles d'analyse qui négligent certains des paramètres essentiels intervenant dans la structuration de la société.

#### REFERENCES

- Aarab A., Lachaud J.-P., Fresneau D., 1988. - Flexibilité du répertoire comportemental chez les ouvrières major de *Pheidole pallidula*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 135-140.
- Bonpart H., 1964. - *Recherches préliminaires sur la biologie de Pheidole pallidula (Nyl.) (Hymenoptera, Formicoidea, Myrmicidae)*. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle, Toulouse, 155 pp.
- Fresneau D., Lachaud, J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym., Formicidae). In: *Processus d'Acquisition Précoce. Les Communications*. A. de Haro, X. Espadaler (eds.), pp. 437-444, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.
- Fresneau D., Lachaud J.-P., Jaisson P., 1987. - Individual behavior and polyethism. In: *Chemistry and Biology of Social Insects*. J. Eder, H. Rembold (eds.), pp. 126-127, Verlag J. Peperny, München.
- Jaisson P., Fresneau D., Lachaud J.-P., 1988. - Individual traits of social behavior in ants. In: *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. R.C. Jeanne (ed.), pp. 1-51, Westview Press, Boulder, Colorado.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym., Form., Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 195-202.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., 1987. - An approach to some aspects of social regulation in primitive ants. In: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. J.M. Pasteels, J.L. Deneubourg (eds.), *Experientia Suppl.*, 54, pp. 197-218, Birkhäuser Verlag, Basel.
- Wilson E.O., 1984. - The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 35-37.