

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:83-92 (1989)

ORGANISATION SOCIALE ET STRUCTURATION SPATIALE AUTOUR DU
COUVAIN CHEZ *Pachycondyla apicalis* (FORMICIDAE, PONERINAE)

D. FRESNEAU & B. CORBARA & J.P. LACHAUD

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, U.R.A. 667, Univ. Paris XIII,
93430 Villetaneuse, France

Résumé : L'organisation sociale et spatiale d'une colonie de *Pachycondyla apicalis* élevée dans un nid artificiel comprenant des loges disposées linéairement, a été étudiée intensivement par photographie sur plus de huit jours. Tous les individus étant marqués, nous avons relevé, sur chaque cliché, leur comportement et leur localisation. Nous avons pu alors regrouper les fourmis en sous-castes comportementales qui définissent l'organisation sociale typique de l'espèce. L'examen des localisations de chacun de ces groupes spécialisés révèle une corrélation nette entre les fonctions réalisées et les déplacements dans le nid. Les probabilités de rencontres interindividuelles ne sont donc pas équivalentes entre les membres des différents groupes spécialisés. L'analyse en termes de localisations relatives (distances) par rapport à des sources stimulantes comme les oeufs, les larves et les cocons confirme le rôle structurant du couvain sur l'organisation spatiale de la société. Il ressort de cette analyse qu'il sera possible dans l'avenir d'utiliser des données spatiales comme méthode rapide permettant de déterminer le statut social de chaque individu. En analyse d'image, la détermination des localisations de chaque fourmi pourrait être établie beaucoup plus facilement que l'identification de leurs items comportementaux.

Mots-clés : organisation sociale, utilisation de l'espace spatiale, distribution du couvain, *Pachycondyla*, Formicidae.

Summary : Social organization and spatial structure relative to the brood localization in *Pachycondyla apicalis* (Formicidae, Ponerinae).

The social and spatial organization of a *Pachycondyla apicalis* colony reared in an artificial nest with linearly arranged chambers was investigated during a period of eight days. An automatic photographic technique was used for instantaneous sampling of behaviour at regular intervals. All of the ants were labelled and we noted their behaviour and localization within the nest. This allowed us to establish each individual's behavioural profile. We then pooled the ants into behavioural subcastes which define the species specific social organization. Analysis of the spatial distribution of each of these specialized groups shows a strong correlation between the tasks performed and the localization in the nest. Thus, the probabilities of meeting between the individuals of different specialized groups are

not equivalent. The relative localization of individuals in relation to sources of cues such as eggs, larvae and cocoons, confirms the structuring influence of the brood on the spatial organization of the colony. In the future, the spacial data might thus be used as an indirect fast method for determining the individual's social status. The determination of localization can be established much more easily by means of automatized image analysis than the behavioural patterns.

Key-words : social organization, use of space, brood distribution, *Pachycondyla*, Formicidae.

INTRODUCTION

De nombreuses espèces de fourmis, notamment dans les sous-familles considérées comme supérieures, sont connues pour édifier des nids très fortement structurés. La stratification des individus dans leur nid a été étudiée avec précision à plusieurs reprises, le plus souvent chez les fourmis rousses (Bier, 1958; Dobrzanska, 1959; Ceusters et coll., 1981; Billen, 1981). Il ressort de ces travaux qu'il existe une corrélation très nette entre l'état physiologique, la fonction sociale et la stratification des ouvrières dans le nid selon un gradient de températures. Nous nous sommes demandés s'il en allait de même dans les sociétés de Ponerinae où le faible effectif des colonies est souvent associé à des nids apparemment peu structurés.

Une première approche de l'organisation spatiale dans deux sociétés d'*Ectatomma ruidum* (Corbara & Fresneau, 1987; Corbara et coll., 1988) avait déjà révélé le rôle structurant du couvain sur la localisation des ouvrières dans le nid. *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *apicalis*, dont nous connaissons bien l'organisation sociale (Fresneau & Lachaud, 1985; Fresneau & Dupuy, 1988) illustre bien, elle aussi, ce caractère primitif de la nidification. Un double souci a guidé notre approche de l'organisation spatiale chez cette seconde espèce :

1°- vérifier la corrélation entre les fonctions sociales et la stratification des ouvrières dans le nid, afin d'intégrer ce critère dans de futures procédures simplifiées d'expérimentation.

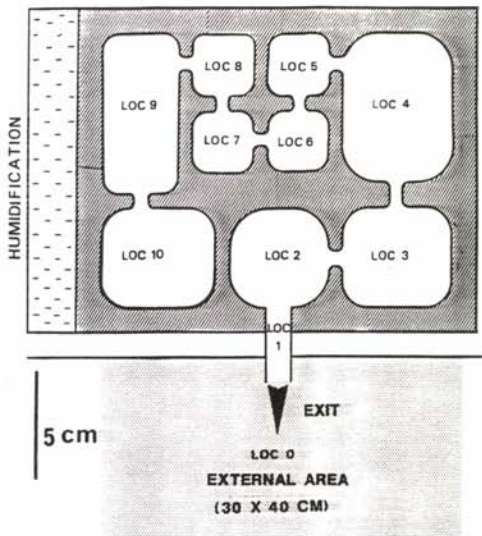
2°- préciser le rôle des agrégats de différentes catégories de couvain dans la division des rôles.

MATERIEL ET METHODES

Une colonie entière de *P. apicalis* a été récoltée au Mexique près de Tapachula (Chiapas). Lors de son installation au laboratoire, chaque fourmi a été marquée selon la méthode de Fresneau et Charpin (1977). Le nid artificiel utilisé est en plâtre et comprend 9 logettes successives numérotées de 2 à 10, une aire de chasse, numérotée 0 et un tunnel d'entrée, numéroté 1 (cf Fig. 1).

Le choix de la taille et du nombre des chambres a été fait en référence à la structure des nids en nature. Cette disposition permet d'opposer les zones les plus "internes" du nid aux zones périphériques incluant l'aire de chasse. Leur arrangement linéaire et dans un même plan, comme il est montré sur la figure 1, permet de cadrer aisément le nid dans le champ d'un appareil photo de format 24 X 36. Cette disposition permet d'assurer l'existence d'un pôle humide dans les

chambres 9 et 10 contiguës à la réserve d'eau, et d'un pôle plus sec dans les chambres 3 et 4 situées à l'opposé.



*Figure 1 : Nid artificiel montrant les 10 localisations.
Artificial nest showing the 10 localizations.*

Après le marquage, la colonie est laissée au repos 15 jours avant le début des observations. Durant cette période, la colonie a accommodé son couvain. L'inventaire complet de la société, réalisé le 15^{ème} jour a révélé la composition suivante : 1 reine, 1 mâle, 33 ouvrières, 30 oeufs, 36 larves et 35 cocons. Les observations ont été réalisées par enregistrements photographiques automatisés (Corbara et coll., 1986) ayant fonctionné en continu durant 8 jours à raison d'une photo par demi-heure. Nous avons ainsi obtenu un total de 349 photos.

L'analyse de ces documents a consisté à noter, sur chaque photo, le comportement et la localisation de toutes les fourmis. La distribution des différentes catégories de couvain a été relevée toutes les trois heures. Pour le traitement des résultats, nous avons d'abord analysé séparément les deux ensembles de données (comportementales et spatiales) avec les mêmes techniques d'analyse des données. Les résultats comportementaux reportés sur un tableau de fréquences fourmis X comportements ont été traités à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances, couplée à une classification hiérarchique ascendante. Les items comportementaux retenus font référence à un inventaire comportemental spécifique établi préalablement (pour plus de détail voir: Fresneau & Dupuy, 1988). Un traitement complémentaire basé sur les localisations moyennes de quelques fourmis par rapport aux différents agrégats de couvain a été mis en oeuvre pour lier l'utilisation de l'espace du nid avec le classement et l'emplacement du couvain.

RESULTATS

Pour les résultats comportementaux dont nous ne présentons ici qu'un résumé, nous avons pu mettre en évidence les 5 groupes de fourmis suivants, spécialisés dans différentes fonctions sociales:

- Le "groupe" 1, comprenant un seul individu (la reine), présente une forte inactivité sur les oeufs et les larves.
- Le groupe 2, comprenant 9 ouvrières soigneuses, est surtout spécialisé dans les soins aux petites larves et aux oeufs.
- Le groupe 3, formé de 8 ouvrières soigneuses, est plus spécialisé sur les soins aux cocons.
- Le groupe 4 comprend 9 ouvrières caractérisées par l'inactivité, l'exploration du nid, les toilettes individuelles et les activités alimentaires. Elles se distinguent des autres par leurs incursions à l'entrée du nid et dans l'aire de chasse.
- Le groupe 5 comprend 6 ouvrières fourrageuses et le mâle qui est fréquemment sorti avant de mourir hors du nid. Les ouvrières de ce groupe ont le monopole de l'approvisionnement.

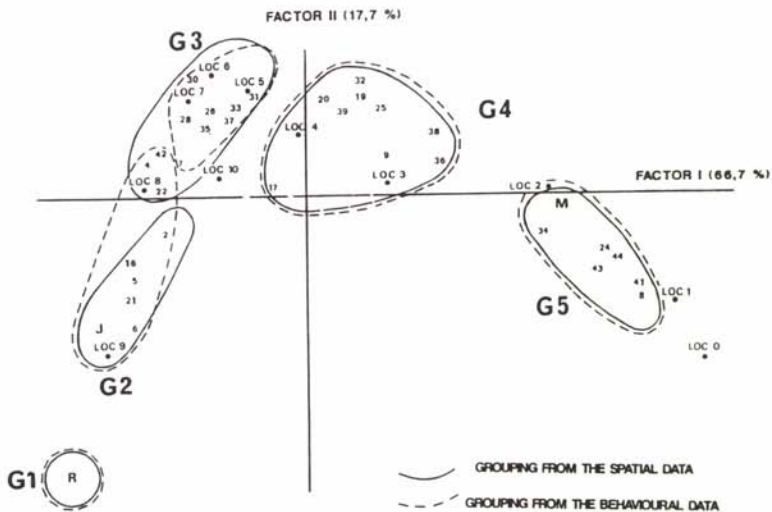


Figure 2 : Analyse factorielle des correspondances à partir des données spatiales sur les deux premiers axes. Les groupes formés utilisent les résultats des classifications effectuées sur les localisations (traits pleins) et sur les comportements (traits en pointillés).
Factorial analysis of correspondences applied on spatial data (2 first axis). The groups are determined by the clustering analysis from the spacial data (continuous line) and from the behavioural data (dotted line).

Le même traitement a été réalisé sur le tableau de fréquences fourmi X localisation. Les résultats portant sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle sont visibles sur la figure 2.

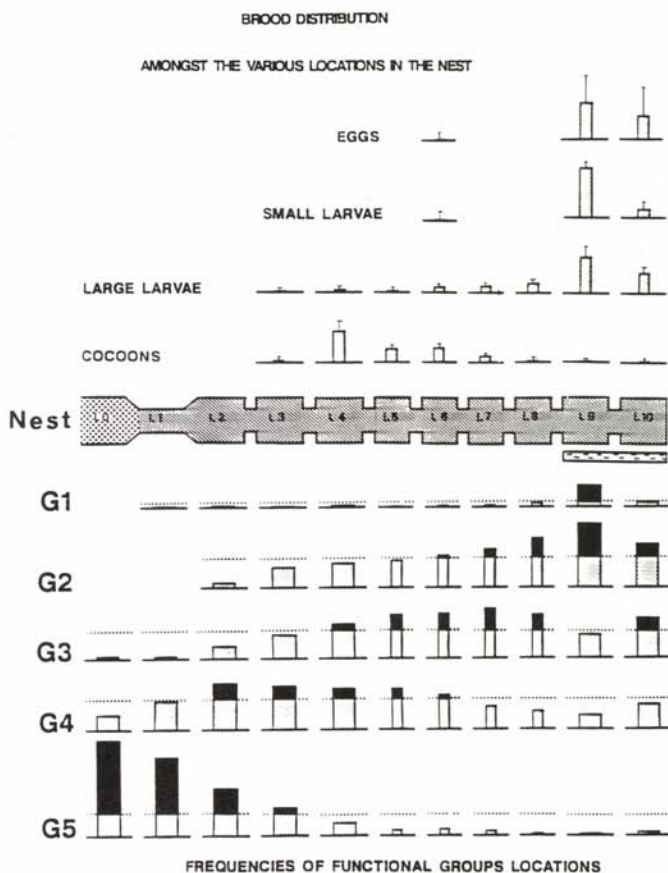


Figure 3 : Diagramme de l'utilisation de l'espace par les 5 groupes fonctionnels (G1 - G5) et distribution du couvain dans les différentes localisations du nid artificiel (L0 - L10).

Diagram of space use by the 5 functional groups of ants (G1 - G5) and the brood distribution in the different localizations of artificial nest (L0 - L10).

On remarque que les localisations de 0 à 9 se répartissent sur le graphe selon une succession qui respecte globalement leur disposition réelle dans le nid, seule la localisation 10 occupe une

position centrale alors qu'il s'agit de la chambre terminale du nid. Cette chambre est visitée par un très grand nombre de fourmis sans doute en raison de l'effet de bord lié à sa position en "cul de sac". L'ensemble des fourmis est distribué selon un continuum le long des différentes localisations en fonction de leur fréquence de séjour dans chaque loge. Les groupes produits par la classification hiérarchique sont délimités en trait plein. Pour faciliter l'interprétation, nous avons superposé, en trait en pointillés, le classement révélé antérieurement par l'analyse comportementale. Ces deux classements coïncident rigoureusement pour trois groupes : les fourrageuses (G 5) affectionnent les localisations 0, 1 et 2; les inactives (G 4) préfèrent les chambres 3 et 4; la reine (G 1) stationne dans la chambre 9. En ce qui concerne les groupes G 2 et G 3, les classements sont redondants pour la majorité des fourmis, seuls trois individus, (les n° 4, 22 et 42), changent d'affectation. Encore faut-il remarquer que leur position sur le graphe confirme le statut intermédiaire de ces individus, même au niveau de leurs localisations. Globalement, sur les 34 membres de la colonie, le taux de concordance entre les deux analyses est de 92,4 %. Par conséquent, la corrélation entre le statut social et la stratification des fourmis est très nette.

Nous avons récapitulé sur la figure 3 la distribution spatiale du couvain et les profils de fréquentation moyenne des cinq groupes fonctionnels définis plus haut. Les oeufs et les larves sont déposés dans les chambres 9 et 10, dans la partie la plus humide du nid. En revanche les cocons sont très séparés et placés dans les chambres 4 et 5, c'est à dire dans la zone la plus sèche. Lors de nos récoltes en nature, nous avons effectivement souvent observé une telle séparation du couvain.

La reine (G1) développe un "pattern" typique d'utilisation de l'espace, elle stationne la plupart du temps dans la chambre 9, où sont entreposés les oeufs et les petites larves. Ses déplacements ne dépassent guère les chambres voisines 8 et 10. Les ouvrières soigneuses (G2) se répartissent entre les chambres 7, 8, 9 et 10, ce qui est conforme à leur activité dominante. Les ouvrières (G3) plus spécialisées dans les soins aux cocons ont un spectre de distribution encore plus large puisqu'il s'étend de la chambre 4 (où se trouvent stockée la majorité des cocons) à la chambre 10.

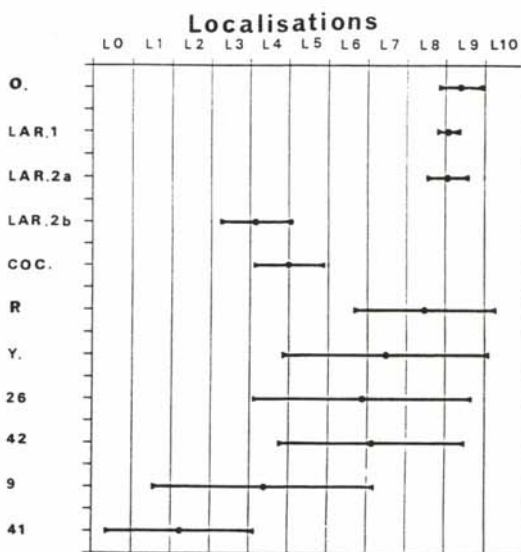
Ces fourmis se chargent des soins particuliers aux grandes larves qui tissent leur cocons dans les chambres 5, 6 et 7, elles stationnent cependant moins dans la chambre 9. Les ouvrières (G4) sont incontestablement les plus "mobiles": toutes les chambres ainsi que l'aire de chasse reçoivent leur visite. Leurs localisations dominantes vont des loges 2 à 6. Les fourrageuses (G5) sont le plus souvent à l'extérieur du nid et ne s'aventurent que rarement au delà de la chambre 4.

S'il est trivial de constater que les groupes 1, 2 et 5 développent des patterns conformes à leur statut social, le lien entre la disposition du couvain et l'utilisation de l'espace dans les groupes intermédiaires 3 et 4 est plus difficile à cerner. D'abord en raison de la grande plasticité que ces fourmis manifestent à l'égard des chambres visitées, ensuite parce que les différentes classes de couvain peuvent être réparties sur plusieurs chambres contiguës.

Les résultats précédents portent sur des localisations absolues, soit des fourmis soit du couvain. Ils montrent qu'un lien très fort existe entre l'organisation sociale et l'organisation spatiale. Notre

objectif, à moyen terme, est de nous appuyer sur cette constatation pour faire l'économie dans certaines expérimentations de l'identification des comportements.

Pour affiner les résultats précédents, nous nous sommes intéressés aux localisations relatives de chaque individu par rapport à un certain nombre de points de référence que nous limiterons ici aux différentes classes de couvain. Ces localisations relatives seront comparées avec le statut social. Ce travail est en cours et nous ne présentons ici qu'une ébauche de cette approche réalisée sur un échantillonnage partiel des enregistrements.



*Figure 4 : Position moyenne et dispersion du couvain et de fourmis représentant chaque groupe fonctionnel.
Mean localization and standard error of brood and typical ants of each functional group.*

La figure 4 montre les positions moyennes des différentes classes de couvain et de quelques individus représentant les groupes fonctionnels. On assimile en première approximation les localisations à des unités standard. On ignore ainsi la surface de chaque loge et l'inévitable effet de bord de la chambre terminale qui limite la dispersion des valeurs. Les grandes larves ont été divisées en deux classes nommées Lar.2 a et Lar.2 b, car l'examen détaillé de leur distribution a révélé deux modes totalement distincts. Nous avons remarqué sur les photographies que les grandes larves prêtes à se nymphoser (Lar.2 b) sont séparées des autres par certaines soigneuses et transportées vers la chambre à cocons (Loc 4), d'où elles sont ensuite transférées dans les chambres à tissage (Loc 5, 6 et 7). Cette distinction, déduite du comportement des ouvrières, apporte une information importante sur la ségrégation du couvain visible sur la

figure 4. Les oeufs, les petites larves (Lar.1) et les larves plus grandes (Lar.2 a) représentent des classes de couvain spatialement bien délimitées (faible dispersion des valeurs) dans les chambres 9 et 10. Par contre, les larves sur le point de se nymphoser et les cocons voient leur "centre de gravité" déplacé vers les chambres 4 et 5. En outre chez ces deux catégories de couvain âgé, la variation des valeurs dénote soit une grande "mobilité" (Lar.2 b) soit une nécessaire dispersion due à l'"encombrement" (Coc.). Comme nous nous y attendions les fourmis sélectionnées sont plus "mobiles" que le couvain. Leur position moyenne s'éloigne d'autant plus du couvain le plus stable (O., Lar.1 et Lar.2 a) que leur statut social passe de celui de soigneuses (G2 Y et n° 26, G3 n° 42) à celui d'inactive (G4 n° 9) et de fourrageuse (G5 n° 41). De toutes ces fourmis, la reine (R) est celle qui demeure la plus proche du couvain, ce qui correspond à son profil comportemental. L'ouvrière n° 42 choisie dans notre échantillon en raison de son statut intermédiaire (cf Fig. 2) est plus proche des soigneuses que des inactives. Ces résultats encourageants nous ont incité à développer cette approche basée sur les distances afin de les utiliser comme indice du statut social.

CONCLUSIONS

L'utilisation individuelle de l'espace dans la société dépend clairement du statut social de chaque fourmi. Cependant, ce résultat banal ne se limite pas à démontrer une évidence.

1° On peut mettre à profit cette particularité pour simplifier les procédures d'analyse du polyéthisme (souvent lourdes) en particulier quand on s'intéresse à l'évolution au cours du temps du statut social de certaines fourmis. Nous avons utilisé, par ailleurs cette particularité en l'appliquant à l'étude des sociétés mixtes hétéro-spécifiques (Corbara & Errard, 1989, ce volume). Une approche, basée sur des distances relatives à certains points de référence sélectionnés, pourrait être plus facilement traitée en "analyse informatisée d'image" qu'une procédure basée sur la reconnaissance d'items comportementaux. Il reste à étendre nos échantillons, mais c'est dans cette direction que nous travaillons maintenant.

2° Un regain d'intérêt se fait jour, actuellement, concernant une approche individuelle des comportements sociaux en relation avec des mécanismes simples générant la complexité au niveau collectif. Nous avons vu que les oeufs et les larves jouaient un rôle structurant dans l'organisation spatiale de la société (Corbara & Fresneau, 1987). Ce facteur semble intervenir indépendamment de la forme du nid et pourrait aussi résulter des interactions particulières entre certains individus jouant un rôle central dans la société. Cole (1988) a montré récemment chez *Leptothorax allardycei* que les ouvrières, de rangs hiérarchiques élevés et dont les ovaires sont développés, stationnent toujours près des oeufs où ont lieu les rituels de dominance. Ces ouvrières dominantes développent un pattern d'utilisation de l'espace très similaire à celui de la reine de *P. apicalis*. Les autres ouvrières dominées se déplacent à la périphérie du couvain dont elles sont écartées, leur distance au couvain est donc significativement plus grande. Nous avons observé un processus assez semblable chez *Dinoponera quadriceps*, une ponerine sans reine (Dantas de Araujo et coll., 1988), où des ouvrières reproductrices défendent la loge aux

oeufs par des rituels de dominance. On peut donc considérer que dans les espèces réputées primitives, où la séparation des castes entre reproducteurs et non reproducteurs est moins nette, la compétition qui s'instaure entre les membres de la société pour "l'aptitude à la reproduction" aboutit à générer une structure spatiale typique qui mérite une étude approfondie.

3° Il ressort enfin de nos résultats, qu'en raison de l'utilisation de l'espace réalisée par chaque groupe fonctionnel, toutes les fourmis n'ont pas la même probabilité de cohabiter dans les mêmes portions du nid et donc de se rencontrer. Cette simple constatation n'a que rarement été soulignée et devrait avoir des conséquences importantes en ce qui concerne le flux d'information à l'intérieur de la colonie. Seules les ouvrières des groupes intermédiaires (G3 et G4) se déplacent normalement dans l'ensemble des chambres du nid, elles peuvent potentiellement y rencontrer des individus qui en revanche n'ont que très peu de chance de se rencontrer. Ce point est important pour comprendre le rôle de "réserve" joué par ces individus intermédiaires lors des régulations sociales intervenant lorsqu'un groupe fonctionnel vient à manquer (voir Lachaud & Fresneau, 1987). Leur utilisation moins spécialisée de l'espace, les rend plus à même de participer au remplacement des fourmis manquantes.

REFERENCES

- Bier K., 1958. - Die Bedeutung der Jungarbeiterinnen für die Geschlechtstieraufzucht im Ameisenstaat. *Devel. Biol. Zbl.* 77, 257-265.
- Billen J., 1981. - Stratification des ouvrières dans le nid chez *Formica sanguinea* Latr. *Bull. Int. sect. Fr. U.I.E.I.S.*, pp. 25-28. Toulouse.
- Ceusters R., Bertrands H., Petit M., Van de Peer H., 1981. - Polyéthisme chez *Formica polyctena* Foerst. et *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). - Stratification des ouvrières dans le nid selon leur état physiologique par rapport à un gradient de températures. *Bull. Int. sect. Fr. U.I.E.I.S.*, pp. 38-40. Toulouse.
- Cole B., 1988.- Individual differences in social insect behavior: movement and space use in *Leptothorax allardycei*. In: *Interindividual variability in Social Insects*. R. L. Jeanne (ed.), pp. 113-145, Westview Press, Boulder & London.
- Corbara B., Errard C., 1989. (ce volume) - Organisation spatiale de *Manica rubida* (Myrmicinae) et *Formica selysi* (Formicinae) en colonies homo et hétéro-spécifiques. Corrélations avec l'organisation sociale. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, (sous presse)
- Corbara B., Fresneau D., 1987. - Spacial organization in artificial nests of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae) colonies and its correlation with social organization. *Proc. XXth. Intern. Ethol. Conf.*, 34-35. Madison.

- Corbara B., Fresneau D., Lachaud J.P., Leclerc Y., Goodall G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes*, 13, 237-249.
- Corbara B., Leclerc Y., Lachaud J.P., Fresneau D., 1988. - The brood as the focal point of the society organization: the case of the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Proc. XVIIIth Int. Cong. Entomol.*, p 246, Vancouver.
- Dantas de Araujo C., Fresneau D., Lachaud J.P., 1988. - Premiers résultats sur l'éthologie d'une fourmi sans reine: *Dinoponera quadriceps*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 149-155.
- Dobrzanska J., 1959. - Studies on the division of labor in ants, genus *Formica*. *Acta Biol. Exper.*, 19, 57-81.
- Fresneau D., Charpin A., 1977. - Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Annls. Soc. ent. Fr.*, 13, 423-426.
- Fresneau D., Dupuy P., 1988. - A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, 36, 1389-1399.
- Fresneau D., Lachaud J.P., 1985. - La régulation sociale: données préliminaires sur les facteurs individuels contrôlant l'organisation des tâches chez *Neoponera apicalis* (Hym., Form., Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 185-193.
- Lachaud J.P., Fresneau D., 1987. - Social regulation in ponerine ants. In: *From individual to collective behavior in social insects*. J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg (eds). *Experientia, Suppl.*, 54, 197-217.