

**EVOLUTION DE LA DIVISION DU TRAVAIL
DANS LES JEUNES SOCIÉTÉS
DE *NEOPONERA APICALIS* ET D'*ECTATOMMA RUIDUM*
(FORMICIDAE, PONERINAE)**

**B. CORBARA¹, D. FRESNEAU¹,
J.-P. LACHAUD² & Y. LECLERC¹**

¹ Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667)
Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse, France.

² Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664)
Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse-Cédex, France.

Résumé : Nous présentons ici des résultats partiels sur la mise en place de la division du travail chez deux espèces de Ponerinae néotropicales, *Neoponera apicalis* et *Ectatomma ruidum*. L'évolution des profils comportementaux individuels montre que des spécialisations se mettent en place très tôt, qu'elles sont liées à la fois aux contraintes de l'environnement social et à la maturation. De ces deux facteurs c'est le premier qui est prépondérant lors des premiers stades alors que, au fur et à mesure de la croissance des effectifs, l'âge détermine plus nettement la répartition des rôles sociaux.

Mots-clés : Division du travail, auto-organisation sociale, polyéthisme d'âge, flexibilité comportementale, fourmi, Ponerinae.

Summary : Evolution of the division of labour in young *Neoponera apicalis* and *Ectatomma ruidum* (Formicidae, Ponerinae) societies.

Data concerning the genesis of the division of labour in two neotropical Ponerinae ants, *Neoponera apicalis* and *Ectatomma ruidum* are presented. The evolution of behavioural profiles shows that, during the early stages of the colony, individuals are already specialized. Division of labour is then determined both by the maturation of individuals and, especially when there are very few workers, by the social environment.

Key-words : Division of labour, social self-organization, age polyethism, behavioural flexibility, ant, Ponerinae.

INTRODUCTION

Généralement caractérisées par leur faible effectif (quelques centaines d'individus au maximum) et par l'absence de sous-castes morphologiques au sein de la caste ouvrière, les sociétés de Ponerinae présentent néanmoins une organisation qui est basée, au même titre que celle des autres fourmis, sur la division du travail. Après avoir étudié cette dernière dans de nombreuses sociétés appartenant à différentes espèces de Ponerinae essentiellement néotropicales, nous nous sommes intéressés à sa genèse à partir du stade de la fondation au cours de laquelle la reine s'occupe seule de son couvain. A la suite de travaux préliminaires menés chez *Neoponera villosa* (Lachaud & Fresneau 1985) et *Ectatomma tuberculatum* (Fresneau & Lachaud 1984), nous avons entrepris une étude plus systématique de l'auto-organisation sociale chez deux autres espèces appartenant aux deux mêmes genres,

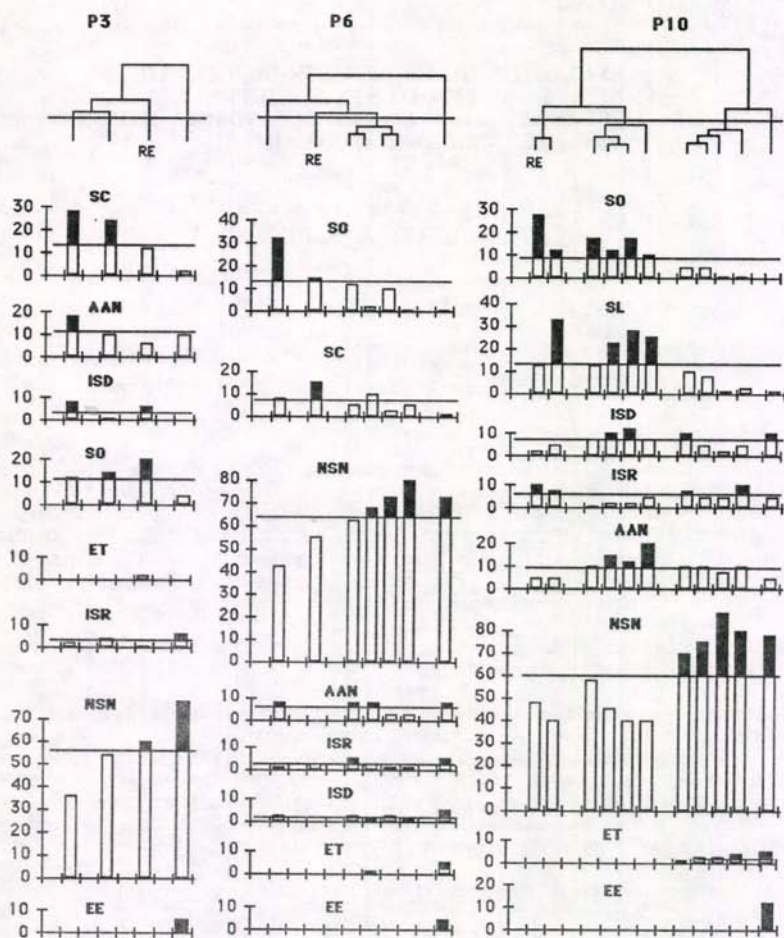


Figure 1. Sociogrammes relatifs à 3 stades de développement chez *Neoponera apicalis*. Pour chaque catégorie comportementale et au sein de chaque période d'étude, une ligne horizontale figure le score moyen réalisé par la société. La partie des histogrammes située au dessus de cette moyenne est représentée en noir.

Figure 1. Sociograms corresponding to 3 different stages of development in *Neoponera apicalis* colonies. For each behavioural category and as concern each stage, an horizontal line represents the mean score of the colony. The parts of the histograms situated above this line are represented in black.

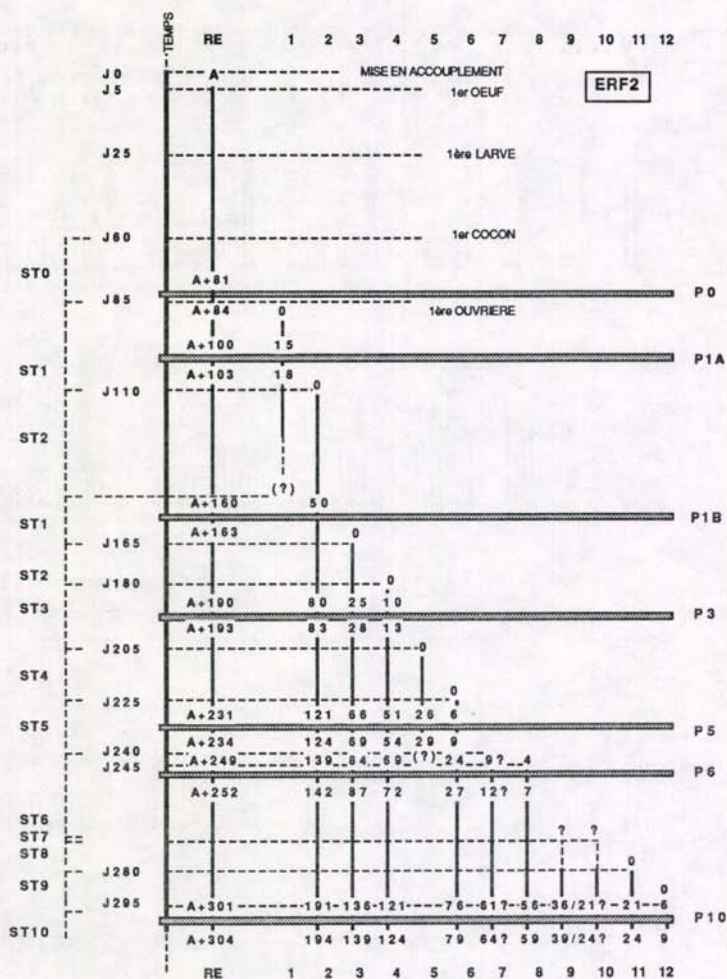


Figure 2. Evolution de la population pendant les premiers stades d'une société de l'espèce *E. ruidum* (ERF2). Ce diagramme donne l'âge de tous les individus (la reine, RE, et 12 ouvrières numérotées, par ordre d'émergence, de 1 à 12) à chaque moment de l'histoire de la société. Ex : l'ouvrière 1 naît le 85ème jour (J85), elle marque le début du stade 1 (ST1); elle est âgée de 15 jours au début de la période d'enregistrement P1A et de 18 jours à la fin de celle-ci. Elle meurt à une date indéterminée, après la naissance de l'ouvrière 2 (J110) et avant J160 (début de P1B).

Figure 2. Evolution of the population during the first stages of an *E. ruidum* society (ERF2). This figure gives the precise ages of each individual (the queen, RE, and the workers 1 to 12, the n°1 being the older) at every moment of the colony history. For example : worker n°1, born the 85th day (J85), indicates the beginning of the stage 1 (ST1); she was 15 days old at the beginning - and 18 days old at the end - of the P1A period of data recording. She died at an undetermined date, after the birth of the worker n°2 (J110) and before the beginning of P1B (J160).

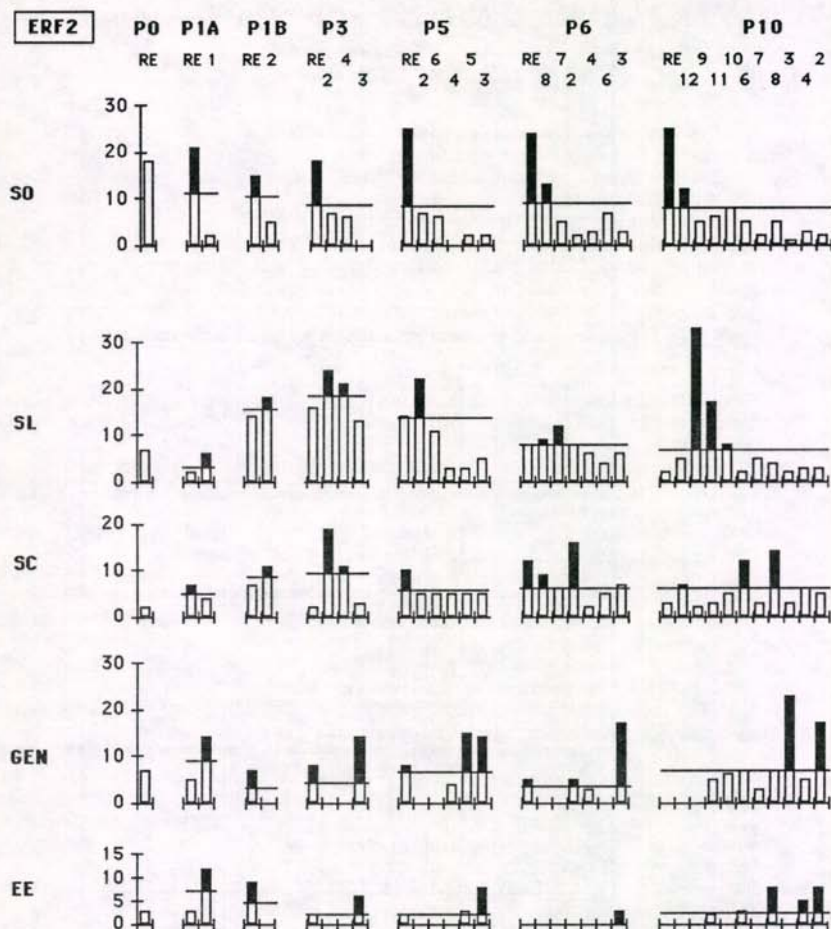


Figure 3. Evolution des profils comportementaux individuels au cours des premiers stades d'une société d'*Ectatomma ruidum* (ERF2).

Figure 3. Evolution of the individual behavioural profiles during the first stages of an *Ectatomma ruidum* society (ERF2).

respectivement *N. apicalis* et *E. ruidum*. Chez ces dernières, la division du travail avait déjà été décrite pour ce qui concerne les sociétés adultes (voir respectivement : Fresneau & Dupuy 1988, Corbara *et al.* 1989).

MATERIEL ET METHODES

Les fondatrices, fécondées en nature pour *N. apicalis* et au laboratoire pour *E. ruidum*, sont isolées à l'obscurité dans un tube en verre où elles pondent leurs premiers oeufs. Lorsqu'est tissé le premier cocon elles sont installées dans un nid en plâtre relié à un monde extérieur artificiel. Au fur et à mesure de leur émergence, les jeunes ouvrières sont marquées individuellement. Le recueil des données comportementales mené au cours des différents stades de l'évolution démographique fait appel à une technique photographique automatisée. Pour chaque stade étudié, l'analyse des données nous permet d'obtenir les profils comportementaux individuels qui sont utilisés pour l'élaboration de sociogrammes décrivant l'organisation des colonies. Pour une description précise de la méthodologie employée, voir Corbara *et al.* (1986).

RESULTATS

Nous nous limitons ici à présenter quelques résultats partiels (pour des résultats plus complets, portant sur d'autres sociétés d'*E. ruidum* et de *N. apicalis* voir Corbara *et al.*, sous presse).

Pour ce qui concerne *Neoponera apicalis*, la Figure 1 décrit 3 sociogrammes relatifs à 3 stades de développement différents (appartenant à des sociétés différentes) : P3, P6 et P10, correspondant respectivement à 3 ouvrières, 6 ouvrières et 10 ouvrières présentes dans le nid. Pour chaque sociogramme, les individus sont classés et regroupés selon le degré de similarité de leurs profils comportementaux, à l'aide d'un algorithme de classification hiérarchique (CAH2CO, ADDAD) dont les dendrogrammes sont reportés dans la partie supérieure de la figure. Les lignes correspondant aux catégories comportementales (SO : soins aux oeufs, SL : soins aux larves; SC : soins aux cocons; AAN : activités alimentaires; ISD : interactions sociales données; ISR : interactions sociales reçues; NSN : activités non sociales; ET : exploration de la sortie (analogue à la garde); EE : fourragement) sont permutées afin d'obtenir dans les 3 cas une diagonalisation du sociogramme.

Pour l'espèce *Ectatomma ruidum*, nous présentons l'évolution des sociogrammes au sein d'une colonie (ERF2) dont le développement a été suivi du stade de la fondatrice à celui de la dixième ouvrière (Figure 2). L'âge de tous les individus est donc connu lors des périodes d'étude qui sont ici au nombre de 7 (reine seule : P0; une ouvrière : P1A et P1B, 3 ouvrières : P3; 5 ouvrières : P5; 6 ouvrières : P6 et 10 ouvrières : P10). Notons le lent développement des sociétés de Ponerinae, la société parvenant au stade 10 ouvrières (ST10) 295 jours après la date de mise en accouplement de la reine, 210 jours après l'émergence de la première ouvrière. L'évolution des sociogrammes est représentée par la Figure 3. Les sociogrammes sont simplifiés : n'y sont reportées que les données concernant les 5 catégories comportementales suivantes : soins aux oeufs (SO), soins aux larves (SL), soins aux cocons (SC) gardes à l'entrée du nid (GEN) et fourragement (EE). Sur la Figure 3, et pour chaque période d'étude, la reine (RE) est placée à gauche; les ouvrières sont classées selon un ordre permettant une diagonalisation du sociogramme. Contrairement à la Figure 1, les lignes correspondant aux catégories comportementales ne sont pas permutées mais classées dans le même ordre (SO, SL, SC, GEN, EE) quelle que soit la période. Cette présentation, qui contraint à une diagonalisation imparfaite des sociogrammes, permet une meilleure lecture de l'évolution des profils comportementaux individuels au cours des périodes d'étude successives.

Les sociogrammes obtenus montrent que, pour les deux espèces, la division du travail se manifeste très tôt, les profils comportementaux étant hétérogènes dès les premiers stades.

D'autre part, si l'on s'intéresse, dans le détail, à l'évolution des profils individuels on constate une grande flexibilité des comportements. Ainsi, par exemple, au cours du stade reine + une ouvrière, deux situations sont analysées. Lors de P1A, la reine, même si elle

manifeste un certain nombre d'activités tournées vers l'extérieur est surtout orientée vers les soins aux couvain, au bénéfice plus particulièrement des oeufs. L'ouvrière 1 qui l'accompagne, âgée de 15 jours au début de cette période, présente un profil complémentaire, nettement tourné vers les activités extérieures. Lors de P1B, l'ouvrière 1 est morte, elle a été remplacée par l'ouvrière 2. Cette dernière, âgée de 50 jours, présente un profil de soigneuse de couvain et ne sort jamais; la reine manifeste alors une activité extérieure importante, tout en maintenant ses activités de soins au couvain. L'ouvrière 2 conserve son profil de soigneuse de larves jusqu'au stade 5 ouvrières, alors qu'elle est âgée de 121 jours. A P6, la même ouvrière âgée de 139 jours, est surtout active sur les cocons et manifeste ses premiers comportements de garde. A P10, elle est gardienne et fourrageuse très active alors qu'elle est âgée de 191 jours. L'évolution du profil comportemental au cours du temps est donc fidèle chez cette ouvrière à un schéma de polyéthisme d'âge, avec toutefois une période très longue où elle se consacre aux activités internes. Cela n'est pas le cas pour d'autres ouvrières. La n°3 par exemple, âgée de 25 jours à P3, et donc plus jeune que la n°2 soigneuse de larves, est alors caractérisée par un profil de gardienne-fourrageuse qu'elle conserve sans discontinuer jusqu'à P10.

DISCUSSION

Nous avons montré ailleurs (Corbara et al., en préparation), en suivant pendant cinq mois une société adulte d'*Ectatomma ruidum*, que la division du travail chez cette espèce était liée à l'âge. La tendance moyenne est que les individus se consacrent d'abord aux soins au jeune couvain (jeunes larves surtout), puis au couvain plus âgé (cocons et larves de derniers stades) avant de devenir gardiennes-fourrageuses. Cependant, les ouvrières suivent des parcours très variables par rapport à cette évolution moyenne et on observe des accélérations, des fixations très longues sur certains rôles et parfois même, mais rarement, des retours en arrière. Au cours de la présente étude, menée sur les premiers stades de l'évolution d'une société, nous retrouvons la même flexibilité comportementale. Celle-ci se manifeste de façon encore plus nette dans une très jeune société, l'arrivée d'une jeune ouvrière y modifiant de façon plus radicale la répartition des tâches. Les profils comportementaux sont donc aux cours des premiers stades très influencés par l'environnement social, en particulier par les effectifs en couvain mais aussi par le profil dominant des adultes déjà présents.

REFERENCES

- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P., DEJEAN A., à paraître - Evolution of individual behavior during society ontogeny in ponerine ants. In : P. Calabi & N. F. Carlin (eds), *Behavioural ontogeny of individuals and colonies in social insects*, Westview Press.
- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P., LECLERC Y., GOODALL G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Proc.*, **13**, 237-249.
- CORBARA B., LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., 1989. - Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology*, **82**, 89-100.
- FRESNEAU D., DUPUY, P., 1988. - Behavioural study of the primitive ant *Neoponera apicalis*. *Anim. Behav.*, **36**, 1389-1399.
- FRESNEAU D., LACHAUD J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym. Formicidae). In : A. De Haro & X. Espalader (eds), *Processus d'acquisition précoce. Les communications*, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona & SFECA, 437-444.
- 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. Ins. Soc.*, **2**, 195-202.