

ETUDE CRITIQUE DE LA FONDATION DES COLONIES EN CLAUSTRATION TOTALE CHEZ LES PONERINES DU GENRE *BRACHYPONERA*

Jean-Paul LACHAUD¹ & Alain DEJEAN²

¹Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cédex et ²Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Résumé: L'analyse chez la fourmi *Brachyponera senaarensis* de 150 fondations, tant haplométriques que pléométriques, montre qu'en l'absence de tout approvisionnement externe cette ponérine est incapable de mener à bien la fondation d'une nouvelle société. Ces résultats forcent à reconsidérer les conclusions présentées par HASKINS & HASKINS (1950a) sur le mode de fondation en clausturation totale utilisé par *Brachyponera lutea*. En effet, si l'apport de quantités minimales de sucres est suffisant pour que les fondatrices puissent élever leur couvain jusqu'à l'émergence des premières ouvrières, ce supplément externe se révèle absolument indispensable. Cette nécessité d'approvisionnement externe prouve que même si les réserves internes des fondatrices peuvent paraître à la limite du seuil nécessaire à l'apparition du mode de fondation en clausturation totale, la fondation chez les *Brachyponera* reste en réalité toujours du type semi-claustural, caractéristique des ponérines.

Mots-clés: *Ponerinae*, fondation clausturale, évolution.

Abstract: Critical study of the claustral foundation of the colonies in the ponerine ant genus *Brachyponera*.

A total of 150 haplometrotic and pleometrotic colony foundations of the African ponerine ant *Brachyponera senaarensis* were studied in the laboratory. When deprived of any external food supply the founding females proved unable to bring their larvae to maturity. Workers pupae and adults only appeared when a honey droplet was provided weekly. These data lead to reconsider the conclusions inferred by HASKINS & HASKINS (1950a) concerning the perfectly claustral method of colony foundation achieved by *Brachyponera lutea*. If the supply of the founding females with very small quantities of sugar is sufficient to allow the development of the brood to worker emergence, such an external supply appears to be absolutely indispensable. Even though the founding female's internal reserves, derived from the degeneration of the wing musculature, may look very near to the threshold required for the totally claustral foundation to appear, the need of an external provisioning proves that the colony foundation of *Brachyponera* follows in fact the partially claustral method, typical among ponerine ants.

Key words: *Ponerine ants*, claustral foundation, evolution.

INTRODUCTION

Le mode de fondation des colonies chez les Fourmis primitives est d'un intérêt tout particulier pour ceux qui étudient la phylogénie des Formicidae car, comme l'ont montré divers auteurs (WHEELER 1900a, b, 1906, 1932, 1933; HASKINS 1928, 1930, 1941;

HASKINS & ENZMANN 1938; HASKINS & HASKINS 1950a, b), l'étude détaillée de cette étape élémentaire du développement social chez les sous-familles de Fourmis les plus primitives peut jeter quelque lumière sur la manière dont ont pu s'initialiser et se développer les structures de vie sociale des Fourmis actuellement vivantes.

Le mode de fondation habituel mis en évidence chez ces Fourmis primitives, qu'il s'agisse de Ponerinae ou de Myrmeciinae, est du type semi-claustral, c'est-à-dire que la femelle, après fécondation, perd ses ailes puis creuse une cellule ou s'aménage un abri dans lequel elle commence à pondre et qu'elle quitte à intervalles plus ou moins fréquents afin d'assurer l'approvisionnement nécessaire à son alimentation et à celle de son couvain. Généralement, après l'émergence des premières ouvrières ces dernières s'investissent progressivement dans l'approvisionnement de la colonie mais la reine continue à participer activement à cette tâche pendant un temps plus ou moins long pouvant aller jusqu'à plusieurs mois et en fait jusqu'à ce que la colonie atteigne sa maturité (HASKINS & HASKINS 1950b, 1951; LACHAUD & FRESNEAU 1985, 1987; DEJEAN et coll. 1989). En dehors de quelques très rares exceptions (CORDERO 1963; LE MASNE & BONAVIDA 1969; THOMÉ & THOMÉ 1980; FRIDMAN & AVITAL 1983; DEJEAN 1988), ce mode de fondation s'oppose nettement à celui rencontré chez les Myrmicinae et les Formicinae où la reine, une fois la chambre initiale terminée, ne sort plus du nid et ne vit plus que sur ses seules réserves internes jusqu'à ce que l'approvisionnement puisse être assuré par les premières fourrageuses de la jeune colonie.

Le passage du mode de fondation en claustration partielle à celui en claustration totale présente un avantage sélectif évident en ce sens que la fondatrice est beaucoup mieux protégée à la fois des conditions environnementales externes et de la prédation et se trouve ainsi plus à même de défendre et de soigner son couvain augmentant ainsi les chances de survie de la fondation. Toutefois, cette évolution comportementale vers la claustration totale nécessite qu'il y ait eu parallèlement une évolution sur le plan physiologique de trois paramètres essentiels (cf. HASKINS & HASKINS 1950a et PEETERS 1990) :

- la possibilité de régurgiter de la nourriture liquide aux larves rendant ainsi inutile l'approvisionnement en proies fraîches et aliments solides venant de l'extérieur;
- l'existence d'un mécanisme d'histolyse des muscles alaires permettant la formation d'une réserve en corps gras interne pouvant être utilisée par la femelle;
- le développement d'un dimorphisme important entre les castes reine et ouvrière conduisant à une caste reine de grande taille pouvant assurer, grâce à ses seules réserves internes, l'alimentation de plusieurs larves d'ouvrières.

Bien évidemment ces spécialisations n'ont pu apparaître brusquement toutes en même temps au cours de l'évolution et divers auteurs ont cherché les étapes évolutives conduisant d'un mode de fondation à l'autre et témoignant d'une capacité croissante des reines à se suffire de leurs propres réserves internes et à limiter les apports alimentaires d'origine externe.

Plusieurs de ces cas intermédiaires ont été étudiés chez les Ponerinae mais le cas le plus intéressant est, très certainement, celui de *Brachyponera lutea* rapporté par HASKINS & HASKINS en 1950. D'après ces auteurs, la femelle fondatrice de cette espèce australienne, qui présente comme chez les espèces supérieures une grande différence de taille et de structure par rapport aux ouvrières, est capable d'élever complètement son premier couvain en claustration totale grâce à ses seules réserves. Toutefois, lorsqu'on prend la peine d'analyser en détail le protocole expérimental de ces auteurs, on constate que ces derniers offrent de "temps en temps" aux fondatrices des "gouttes d'une solution diluée de miel" (HASKINS & HASKINS 1950a, p. 7) et que donc les femelles reçoivent un léger supplément alimentaire d'origine externe.

Afin de vérifier la réalité de l'existence de ce mode de fondation en claustration totale, tout à fait unique et original chez les Ponerinae, et d'essayer de lever l'ambiguïté liée à ce biais méthodologique dû à un apport extérieur en glucides, nous avons voulu étudier le mode de fondation et le devenir des colonies chez une autre espèce du même genre, *Brachyponera senaarensis*, que l'on trouve en Afrique et qui est la seule autre espèce du genre

Brachyponera (HASKINS & HASKINS 1950a) à présenter un très net dimorphisme entre les castes reine et ouvrière.

MATERIEL ET METHODES

Précédant de quelques heures un orage, un essaimage de *Brachyponera senaarensis* a été observé le matin du 19 octobre 1989 au Cameroun dans une savane bordant le village de Nzi près d'Obala, à environ 65 km au nord de Yaoundé.

Près de 200 femelles désaillées et une vingtaine de femelles ailées ont été récoltées et transportées au laboratoire pour y être mises en élevage. Ces fondatrices ont été élevées dans des tubes à essai de 1.7 x 15 cm dont le fond, garni de coton humide, servait d'abreuvoir. Cinq lots ont été constitués :

- Lot I : 1 fondatrice isolée (101 cas)
- Lot II : 3 fondatrices associées (17 cas)
- Lot III : 1 fondatrice + 1 femelle ailée (20 cas)
- Lot IV : 4 fondatrices associées (4 cas)
- Lot V : 1 fondatrice isolée approvisionnée en miel (8 cas)

Dans les quatre premiers lots, les femelles ne reçoivent strictement aucun apport alimentaire externe tandis que dans le lot V les fondatrices reçoivent pour toute nourriture, une fois par semaine, une seule goutte de miel dont le poids est en moyenne de 11.15 mg (\pm 1.68, n = 10).

Afin de perturber le moins possible le développement de la colonie, les relevés de l'état de la société ont été réalisés à intervalles largement espacés : 25, 46, 64, 83 et 93 jours après le vol nuptial.

Par ailleurs, et à titre indicatif, une fondation constituée d'une fondatrice isolée ayant accès à une arène où était déposée quotidiennement de la nourriture a été suivie en photographie automatisée sur une courte période de 3 jours afin de vérifier la part consacrée à l'approvisionnement en conditions semi-naturelles, c'est-à-dire sans contrainte particulière. Au total 127 relevés ont été réalisés en début de fondation à un moment où une douzaine d'œufs étaient présents dans le nid.

RESULTATS ET DISCUSSION

Les résultats de ces expériences permettent de dégager deux points importants concernant le mode de fondation de *B. senaarensis*.

Avantages liés à la pléométrie

Le premier de ces points a trait à l'importance à accorder sur le plan évolutif au caractère pléométrique rencontré chez un certain nombre de fondations de cette espèce.

Chez *B. senaarensis* la fondation est généralement réalisée par une seule femelle mais, dans quelques cas, il est également possible de rencontrer des associations de plusieurs femelles. Des récoltes réalisées en 1985 au Zaïre avait ainsi montré que sur un échantillonnage de 51 fondations, 46 ne possédaient qu'une femelle isolée mais 5 étaient constituées de groupements de 2 à 14 femelles (DEJEAN et coll. 1990).

Les résultats obtenus ici permettent de confirmer la réalité de ces fondations pléométriques tout en mettant en évidence l'avantage sélectif que peut représenter une telle stratégie reproductive. En effet, l'évolution du taux de mortalité des femelles dans les différents lots (Fig. 1) indique qu'en l'absence de tout apport alimentaire d'origine externe la pléométrie entraîne une légère amélioration dans les possibilités de survie de la jeune fondation par rapport aux sociétés haplométriques. Ceci apparaît déjà pour le lot II constitué de 3 fondatrices regroupées ainsi que pour le lot III formé d'une fondatrice associée à une femelle ailée non fécondée où la mortalité est moindre que pour le lot I constitué uniquement de fondatrices isolées.

L'effet est encore plus net pour le lot IV (constitué de 4 fondatrices associées) qui, bien que ne pouvant produire des nymphes ou des adultes d'ouvrières, présente une évo-

lution de la mortalité des femelles très comparable à ce qui se passe pour le lot V où les femelles reçoivent un léger complément alimentaire. Dans les deux cas, 12.5% des colonies

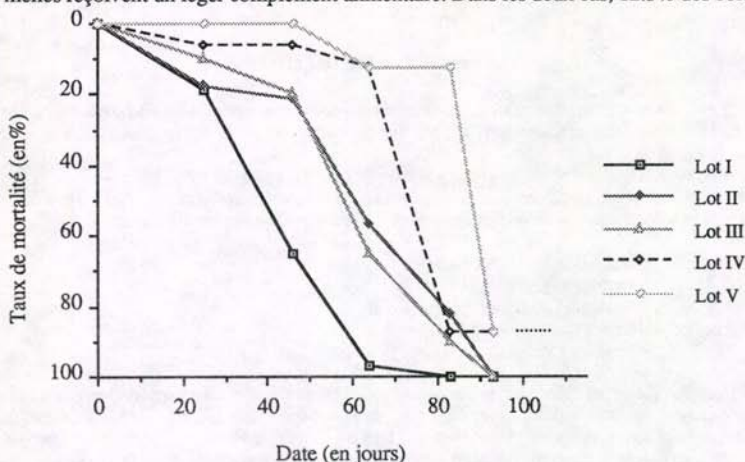


Figure 1. Evolution du taux de mortalité des femelles dans 5 lots expérimentaux de fondations de *Brachyponera senaarensis* (voir texte pour la constitution des lots).
Evolution of the females mortality rate in 5 experimental lots of *Brachyponera senaarensis* colony foundations (see text for the constitution of the lots).

(2/16 pour le Lot IV et 1/8 pour le Lot V) parviennent au cap du 100^{ème} jour suivant la fécondation alors que les femelles des autres lots ne dépassent que difficilement le 83^{ème} jour.

Nécessité d'un apport alimentaire d'origine externe

Le deuxième point que mettent en évidence nos résultats concerne le caractère indispensable d'un apport alimentaire externe pour que la fondation se développe.

En effet, si l'on considère l'évolution de la production du couvain dans les différents lots étudiés, on constate que la production d'œufs (Fig. 2A) est, en moyenne, extrêmement faible pour l'ensemble des lots sauf pour le lot V dont les femelles reçoivent une goutte de miel chaque semaine. On retrouve la même chose, mais de façon beaucoup plus nette, en ce qui concerne les larves (Fig. 2B) dont la production suit une courbe inverse de celle des œufs, ce qui traduit un arrêt de la ponte au profit de l'élevage des larves. Ce trait se retrouve d'ailleurs chez d'autres ponérides lors de la fondation, notamment chez *Ectatomma tuberculatum*, *Pachycondyla villosa* (LACHAUD & FRESNEAU 1985) et *P. apicalis* (FRESNEAU, comm. pers.). La production de cocons d'ouvrières et d'ouvrières adultes enfin (Fig. 2C), ne se rencontre plus que pour le lot V et suit une courbe identique à celle des larves, mais simplement décalée dans le temps du fait du délai de développement larvaire. Seules les femelles qui ont reçu un complément alimentaire d'origine externe venant supplémer leurs réserves internes propres parviennent donc à assurer un développement convenable du couvain aboutissant à la naissance d'ouvrières.

Dans le cas de *B. lutea* rapporté par HASKINS & HASKINS (1950) les conditions expérimentales sont en fait les mêmes que celles de notre étude et seul le fait de fournir de temps en temps une goutte de solution sucrée permet là aussi d'aboutir à la naissance d'ouvrières. Il n'y a donc, dans ces conditions, aucun argument valable permettant de conclure que *B. lutea* puisse fonder de nouvelles colonies en claustration totale et ceci d'autant moins que ces mêmes auteurs rapportent eux-mêmes (HASKINS & HASKINS

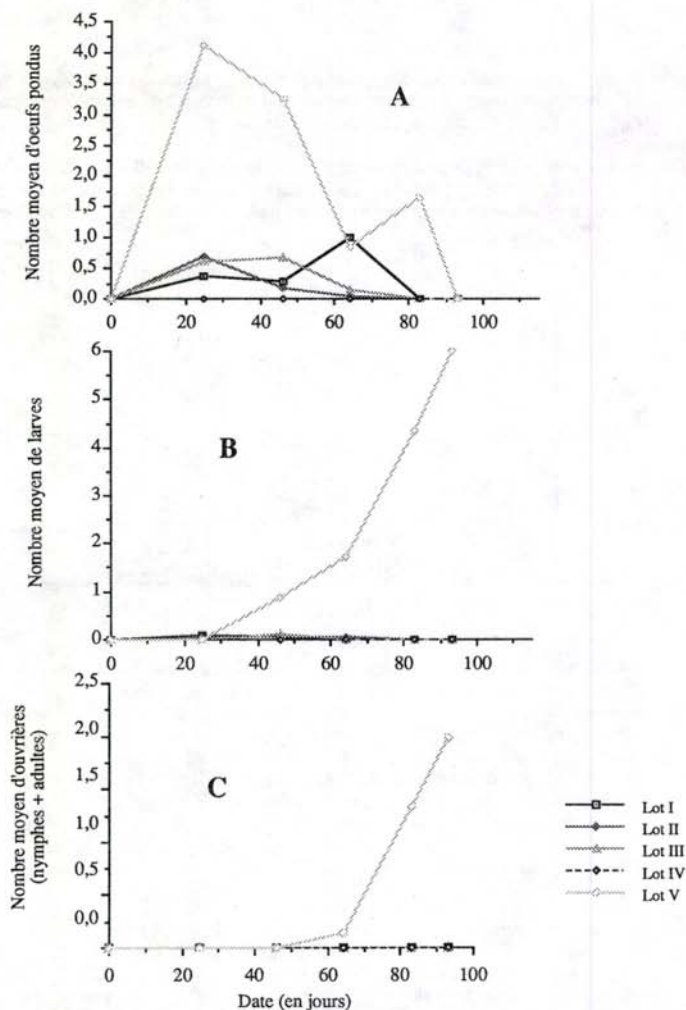


Figure 2. Evolution de la production de couvain dans les fondations de *Brachyponera senaarensis* en fonction du nombre de fondatrices et de l'existence d'une alimentation d'origine externe (voir texte pour la constitution des lots). A: nombres d'œufs présents par reine. B: nombre total de larves présentes par reine. C: nombre d'ouvrières (nymphe + adultes) produites par reine.

Evolution of brood production during colony founding in *Brachyponera senaarensis* according to the number of founding females and to the presence of an external food supply (see text for the constitution of the lots). A: number of eggs present per female. B: total number of larvae present per female. C: number of workers (pupae + adults) produced per female.

1950a, p. 8) que *B. lutea* conserverait la possibilité, dans certaines conditions, d'assurer la fondation de la colonie suivant le mode semi-claustral commun aux autres Ponerinae et que ainsi la fondation en claustration totale serait un phénomène plus labile que chez les espèces plus évoluées.

En fait, lorsqu'on étudie le comportement des fondatrices en nid artificiel au cours des premières étapes de la fondation on se rend compte que, en l'absence de toute contrainte, la jeune reine effectue de nombreuses sorties dans l'aire de chasse à la recherche d'aliments sucrés et de proies.

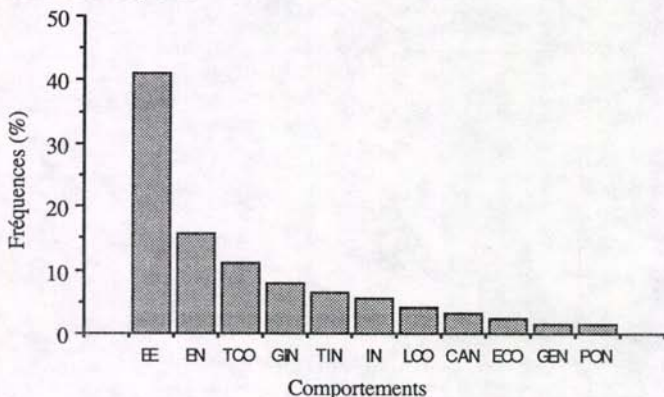


Figure 3. Ethogramme d'une fondatrice de *Brachyponera senaarens* en début de fondation (12 œufs présents). EE: activités à l'extérieur. EN: exploration dans le nid. TCO: transport d'œufs. GIN: garde à l'intérieur des chambres du nid. TIN: toilettes individuelles. IN: inactivité. LCO: léchage des œufs. CAN: cannibalisme. ECO: exploration ou contact avec les œufs. GEN: garde à l'entrée du nid. PON: ponte.
Ethogram of a founding female of *Brachyponera senaarens* at the beginning of the colony foundation (12 eggs present). EE: activities outside the nest. EN: exploration inside the nest. TCO: eggs transport. GIN: guarding inside nest chambers. TIN: self grooming. IN: inactivity. LCO: eggs licking. CAN: cannibalism. ECO: exploration or contact with eggs. GEN: guarding at the nest entrance. PON: egg laying.

Chez *B. senaarens* cette activité est même très importante. L'éthogramme d'une jeune fondatrice ayant déjà pondu une douzaine d'œufs montre en effet (Fig. 3) que l'approvisionnement représente un peu plus de 40% de l'ensemble des activités de la fondatrice. Non seulement la fréquence de réalisation de cette activité est trop élevée pour être un simple artefact, mais on doit constater qu'un tel investissement est même plus important que ce que l'on connaît chez d'autres Ponerinae (LACHAUD & FRESNEAU 1985; CORBARA et coll. 1988) et se rapprocherait en fait davantage du comportement décrit pour les fondatrices de diverses espèces de *Myrmecia* (WHEELER 1932; HASKINS & HASKINS 1950b) et pour *Amblyopone australis* (HASKINS & HASKINS 1951).

CONCLUSION

Chez les Ponerinae, tous les degrés intermédiaires conduisant au mode de fondation en claustration totale sont apparemment représentés (HASKINS 1941; HASKINS & HASKINS 1950a; COLOMBEL 1971, 1972; OVERAL 1980; TRANIELLO 1982; LACHAUD & FRESNEAU 1985, 1987; DEJEAN et coll. 1989), y compris deux cas assez exceptionnels

de fondation de colonie par une gamergate isolée : l'un en laboratoire chez *Rhytidoponera chalybaea* (WARD 1981), l'autre en conditions naturelles chez *Dinoponera quadriceps* (DANTAS DE ARAUJO et coll. 1990).

Toutefois, les Ponerinae semblent limitées à ce type de fondation et l'existence chez cette sous-famille d'une espèce intermédiaire sur le plan évolutif réalisant la fondation d'une nouvelle colonie en claustration totale reste à découvrir. L'ensemble de nos résultats force en effet à reconsidérer les conclusions présentées par HASKINS & HASKINS (1950a) sur le mode de fondation utilisé par *Brachyponera lutea*. Si l'apport de quantités minimales de sucres est suffisant pour que les fondatrices puissent élever leur couvain jusqu'à l'émergence des premières ouvrières, ce supplément externe se révèle absolument indispensable. Cette nécessité d'un apport alimentaire d'origine externe prouve que même si les réserves internes des fondatrices peuvent paraître à la limite du seuil nécessaire à l'apparition du mode de fondation en claustration totale (ce qui reste d'ailleurs à démontrer), la fondation chez les *Brachyponera* continue toujours en réalité à être du type semi-claustral, caractéristique des ponerines.

REFERENCES

- COLOMBEL P., 1971. - Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Formicoidea, Poneridae). Fondation des colonies par les femelles isolées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **107**, 442-459.
- COLOMBEL P., 1972. - Etude de l'évolution de la fondation par greffe des colonies d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Form., Poneridae). *Biol. Gabonica*, **8**, 369-381.
- CORBARA B., LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1988. - Evolution de la contribution individuelle aux tâches au cours de l'ontogenèse sociale chez quelques ponerines (Hymenoptera, Formicidae) néotropicales. *Actes 112^{ème} Congr. nat. Soc. savantes, Sciences, fasc. III*, pp. 173-182, Lyon.
- CORDERO A.O., 1963. - An unusual behaviour of the leaf-cutting ant queen *Acromyrmex octospinosus* (Reich). *Rev. Biol. Trop.*, **11**, 221-222.
- DANTAS DE ARAUJO C.Z., FRESNEAU D. & LACHAUD J.-P., 1990. - Données biologiques sur la fondation des colonies de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 281-286.
- DEJEAN A., 1988. - New cases of archaic foundation of societies in Myrmicinae (Formicidae): Study of prey capture by queens of Dacetini. *Insectes Sociaux*, **34**, 211-221.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1989. - Mise en place du comportement de prédation au cours de la fondation de la société chez *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5**, 215-223.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P. & NKOSI M., 1990. - Ecology and behavior of the ponerine ant *Brachyponera senaarensis*. *Ethol. Ecol. & Evol.*, accepté pour publication.
- FRIDMAN S. & AVITAL E., 1983. - Foraging by queens of *Cataglyphis bicolor nigra* (Hymenoptera: Formicidae): an unusual phenomenon among the Formicinae. *Isr. J. Zool.*, **32**, 229-230.
- HASKINS C.P., 1928. - Notes on the behavior and habits of *Stigmatomma pallipes* Haldemann. *Jour. N.Y. Ent. Soc.*, **36**, 179-184.
- HASKINS C.P., 1930. - Preliminary notes on certain phases of the behavior and habits of *Proceratium croceum* Roger. *Jour. N.Y. Ent. Soc.*, **38**, 121-126.
- HASKINS C.P., 1941. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant: *Bothroponera soror* Emery. *Jour. N.Y. Ent. Soc.*, **49**, 211-216.
- HASKINS C.P. & ENZMANN E.V., 1938. - Studies of certain sociological and physiological features in the Formicidae. (2) Types of colony initiation in the Ponerinae and degeneration of wing musculature in the queen. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **37**, 97-162.
- HASKINS C.P. & HASKINS E.F., 1950a. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Brachyponera (Euponera) lutea* Mayr. *Psyche*, **57**, 1-9.
- HASKINS C.P. & HASKINS E.F., 1950b. - Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **43**, 461-491.

- HASKINS C.P. & HASKINS E.F., 1951. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Amblyopone australis* Erichson. *Am. Midl. Nat.*, **45**, 432-445.
- 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. - Social regulation in ponerine ants. In : *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. J.M. Pasteels & J.-L. Deneubourg (eds.), *Experientia Suppl.*, **54**, pp. 197-217, Birkhäuser Verlag, Basel.
- LE MASNE G. & BONAVITA A., 1969. - La fondation des sociétés selon le "type *Myrmecia*" chez la fourmi *Manica rubida* Latr. *Proc. 6th Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, pp. 137-147, Bern.
- OVERAL W.L., 1980. - Observations on colony founding and migration of *Dinoponera gigantea*. *J. Ga. Entomol. Soc.*, **15**, 466-469.
- PEETERS C., 1990. - La reproduction chez les fourmis ponérines. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 195-202.
- TOHMÉ H. & THOMÉ G., 1980. - La fondation de la société, le cycle biologique et ses variations chez *Messor syriacus* (Santschi) (Hym. Formicoidea). *C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D*, **290**, 1377-1379.
- TRANIELLO J.F.A., 1982. - Population structure and social organization in the primitive ant *Amblyopone pallipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **89**, 65-80.
- WARD P.S., 1981. - Ecology and life history of the *Rhytidoponera impressa* group (Hymenoptera: Formicidae). II. Colony origin, seasonal cycles, and reproduction. *Psyche*, **88**, 109-126.
- WHEELER W.M., 1900a. - A study of some Texan Ponerinae. *Biol. Bull.*, **2**, 1-31.
- WHEELER W.M., 1900b. - The habits of the genera *Ponera* and *Stigmatomma*. *Biol. Bull.*, **2**, 43-69.
- WHEELER W.M., 1906. - On the founding of colony by queen ants, with special reference to the parasitic and slave-making species. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **22**, 33-105.
- WHEELER W.M., 1932. - How the primitive ants of Australia start their colonies. *Science*, **76**, 532-533.
- WHEELER W.M., 1933. - *Colony-founding among ants, with an account of some primitive Australian species*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 179 p.