

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:259-264 (1989)

CORRELATS PHYSIOLOGIQUES DE L'ETHOGENESE DES SOINS AU COUVAIN
CHEZ UNE PONERINE: *Ectatomma tuberculatum*

R. FENERON & J.P. LACHAUD & P. JAISSON

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

Résumé : Une analyse comportementale du développement des jeunes ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum* a été effectuée, depuis l'émergence jusqu'à l'âge de 45 jours, afin de préciser l'influence sur l'éthogenèse (notamment celle des soins au couvain) de la physiologie des ovaires.

Les résultats obtenus montrent une nette corrélation entre la maturation ovarienne et le statut polyéthique de la fourmi. Les individus restant en permanence dans le nid et spécialisés dans les activités de soins et/ou les activités domestiques présentent des ovaires bien développés, alors que ceux spécialisés dans les activités orientées vers l'extérieur du nid ont des ovaires atrophiés. Il existe notamment une liaison étroite entre certaines caractéristiques ovariennes (nombre d'ovocytes par ovariole et taille de l'ovocyte basal) et la fréquence de soins au couvain réalisés.

Mots-clés : Ethogenèse des soins au couvain, développement ovarien, Ponerinae, Formicidae.

Summary : Physiological correlates of brood-care ethogenesis in a ponerine ant: *Ectatomma tuberculatum*.

An analysis of the behavioural development of the young workers of *Ectatomma tuberculatum* was undertaken, from emergence to 45 days old, in order to specify the action of age in relation with ovarian physiology on the ethogenesis and, namely, brood-care ethogenesis.

The results show a clear correlation between the ovarian maturation and the polyethical status of the ant. The individuals staying permanently in the nest and specializing in brood-care and/or domestic activities have well developed ovarioles while the foragers have degenerated ones. In particular, there is a close link between some ovarian characteristics (number of ovocytes per ovariole, length of the basal ovocyte) and the frequency of brood-care activities performed.

Key-words : brood-care ethogenesis, ovarian development, ponerine ants, Formicidae.

INTRODUCTION

Chez les insectes eusociaux, et notamment chez les espèces monomorphes, l'âge est un des facteurs essentiels intervenant dans la répartition des tâches au sein de la caste ouvrière. En règle générale, les jeunes ouvrières restent à l'intérieur du nid, s'occupant prioritairement de l'entretien du couvain, tandis que les plus âgées réalisent des activités de construction et de fourragement (Wilson, 1971).

De telles modifications comportementales selon l'âge ont pu être mises en relation avec des changements d'origine physiologique (maturation ou régression de certaines glandes) et ont été rapportées chez de nombreuses formicines et myrmicines (Otto, 1958; Weir, 1958; Lenoir, 1979; Minkenberget et Petit, 1985; Cariou, 1988). Néanmoins jusqu'ici, pratiquement aucune étude, à l'exception de celle réalisée sur *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *obscuricornis* (Fresneau, 1984) n'avait été entreprise dans ce domaine sur des fourmis appartenant à des sous-familles plus primitives.

Nous avons donc choisi comme matériel une Ponérine, *Ectatomma tuberculatum* qui, outre le fait de posséder des ouvrières monomorphes, présente l'avantage d'être monogyne, réduisant ainsi les problèmes de variabilité d'ordre génétique entre les ouvrières. De plus, l'éthogénèse des ouvrières de cette espèce est bien connue (voir Champalbert, 1986a et b, et Dejean et coll., 1989).

Notre étude s'est axée, plus particulièrement, sur les relations existant entre les comportements de soins au couvain et la physiologie ovarienne.

MATERIEL ET METHODES

Quatre lots d'individus (8, 14, 16 et 21 ouvrières) appartenant tous à la même colonie ont été constitués et observés à l'intérieur de cette colonie mère. Les animaux étant marqués d'une pastille numérotée, la mise en place du comportement de nourrice a été suivie individuellement, depuis l'émergence jusqu'à l'âge de 7, 17, 30 et 45 jours, et ce grâce à une technique photographique automatisée, à raison d'un enregistrement toutes les 30 minutes. A l'issue de la période d'observation, les fourmis ont été disséquées et leur état ovarien analysé. Les 4 classes d'âge choisies, au terme desquelles sont réalisées les dissections, correspondent aux dates d'apparition des différentes spécialisations relatives à l'éthogénèse (Champalbert, 1986a et b).

Les différents items comportementaux retenus comme correspondant à des soins au couvain sont les suivants: les léchages, les explorations antennaires, les transports, l'aide à la mue, le nourrissage des larves, l'inactivité et la garde sur le couvain.

RESULTATS

Analyse comportementale des soins au couvain

Les résultats obtenus ici correspondent, pour l'essentiel, à ceux rapportés par Champalbert (1986a et b) pour cette même espèce. Les fréquences de réalisation de ces comportements de soins au couvain (exprimées en pourcentages par rapport au nombre total d'actes répertoriés), ont été calculées pour chaque classe d'âge (fig. 1).

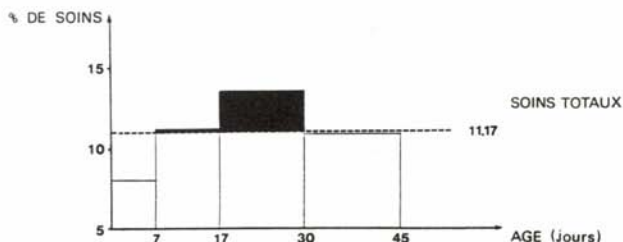


Figure 1 : Evolution des fréquences de soins au couvain (oeufs + larves + cocons) pour chaque classe d'âge.

La ligne en pointillés figure ce que serait le niveau de fréquence moyen si l'activité considérée était effectuée de façon homogène pendant les 45 jours d'observation. Tout ce qui est au dessus de cette ligne correspond à une spécialisation pour la tâche.

Figure 1 : Evolution of brood-care frequencies (eggs + larvae + pupae) for each age class.

The dotted line corresponds to what would be the mean frequency level if this activity were homogeneously distributed during the 45 observational days. Each value greater than this level represents the degree of specialization on the task.

La quantité de soins varie selon la période considérée, donc selon l'âge des fourmis. Les activités de soins se mettent en place dès la première semaine suivant l'émergence, et augmentent au cours des 10 jours suivants pour atteindre un taux de réalisation maximum entre le 18^{ème} et le 30^{ème} jour. Ensuite, lors de la phase 4, la fréquence d'occurrence de cette tâche baisse sensiblement.

Etude du développement ovarien

Chez *Ectatomma tuberculatum*, les ouvrières possèdent 2 ovaires composés chacun d'un seul ovariole. Cet ovariole se présente comme un tube épithélial à l'intérieur duquel chambres ovocytaires et trophocytaires se succèdent selon leur état de développement.

Les fourmis disséquées 7 jours après leur émergence présentent des ovarioles transparents comportant peu d'ovocytes matures (1 ovocyte par ovariole en moyenne) et toujours de petite taille. A l'âge de 17 jours, les ovaires présentent des chambres ovocytaires et trophocytaires en alternance. Les oeufs apparaissent blancs laiteux du fait du dépôt de vitellus. A partir du 30^{ème} jour après l'émergence, on observe une succession régulière d'oeufs; le nombre d'oeufs matures s'accroît ainsi que la taille de l'ovocyte basal, jusqu'à atteindre un développement maximal au 45^{ème} jour (tableau I).

A titre de comparaison, des individus prélevés au hasard dans le monde extérieur, âgés de plus de 2 mois, présentent à la dissection des ovaires totalement atrophés.

PARAMETRES OVARIEIS	NOMBRE D'OVOCYTES MURS PAR OVARIOLE	LONGUEUR DE L'OVOCYTE BASAL (mm)	CORPS JAUNE (+/-)
AGE			
7 JOURS (8 ind.)	1.00 (0.447)	0.524 (0.136)	-
17 JOURS (12 ind.)	1.83 (0.600)	0.648 (0.137)	-
30 JOURS (12 ind.)	2.35 (0.880)	0.720 (0.129)	-
45 JOURS (8 ind.)	2.91 (0.640)	0.782 (0.101)	+

Tableau I : Moyennes (et erreurs standards) des différentes caractéristiques ovariennes selon l'âge.

Table I : Means (and standard errors) of different ovarian characteristics according to the age.

Relations entre le comportement et la physiologie

Nous avons calculé les coefficients de corrélation par rang entre: d'une part, les caractéristiques ovariennes (longueur de l'ovocyte basal [LOV] et nombre d'ovocytes mûrs par ovariole [NOV]) et, d'autre part, la fréquence moyenne de soins au couvain (calculée soit en comptabilisant l'ensemble des soins prodigués durant la totalité des périodes d'observation précédant la dissection [FMT], soit en ne comptabilisant que ceux de la dernière période [FMD]).

LOV-FMT :	ρ	= 0.43	NS
NOV-FMT :	ρ	= 0.63	p < 0.05
LOV-FMD :	ρ	= 0.58	p < 0.05
NOV-FMD :	ρ	= 0.74	p < 0.01

Ces coefficients montrent l'existence d'une corrélation positive entre les deux paramètres, ce qui traduit une étroite relation entre le développement ovarien et le type de tâche effectué. Cette liaison est surtout évidente lorsque l'on considère les fréquences de soins qui ont été réalisées pendant la toute dernière période précédant la dissection, ce qui indique que les activités de soins au couvain sont essentiellement liées à leur état ovarien du moment et ceci de façon très ponctuelle.

DISCUSSION

Comme cela avait déjà été démontré pour d'autres espèces de Formicidae appartenant à des sous-familles plus évoluées (Otto, 1958;

Hohorst, 1972; Billen, 1982), chez *Ectatomma tuberculatum*, l'état ovarien se modifie en fonction du vieillissement. Après une période de différenciation, allant de la naissance jusqu'à environ 7 jours, une phase de croissance des ovaires s'installe entre le 8^{ème} et le 30^{ème} jour, correspondant à la période où se mettent en place successivement les différentes spécialisations concernant les soins au couvain. Par la suite, après un développement maximum se situant vers le 45^{ème} jour, on assiste à une dégénérescence au moment où l'ouvrière devient gardienne puis fourrageuse.

Le suivi individuel de l'âge, de l'activité comportementale, et de la maturation des ovaires, montre que la quantité et la qualité des soins au couvain effectués sont étroitement liées à l'état ovarien du moment. Ce point est important si l'on considère que de faibles différences dans le développement ovarien, comme il en a été constatées au cours de cette étude, pourraient fort bien être à l'origine de la variabilité enregistrée dans le comportement des ouvrières de même âge (voir Champalbert, 1986a).

La prise en compte de cette variabilité interindividuelle comme étant l'un des paramètres essentiels de l'environnement social, peut se révéler très utile lorsqu'on cherche à avoir une vision relativement fidèle de la structuration de la société, même si en fait, à l'échelle de la population des jeunes ouvrières, la cinétique de leur éthogénèse est relativement stable par rapport aux résultats d'études antérieures.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Johan Billen et Hilde Kerkhofs pour leur aide et leurs patients conseils lors des études histologiques réalisées au Laboratoire d'Entomologie de l'Institut de Zoologie de Louvain.

REFERENCES

- Billen J., 1982. - Ovariole development in workers of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 29, 86-94.
- Cariou A., 1988. - Caractères morpho-physiologiques du fourragement de *Messor sanctus* (Forel). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 243-252.
- Champalbert A., 1986a. - Individual ontogenesis of social behavior in *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) ants. In: *The Individual and Society*. L. Passera, J.-P. Lachaud (eds.), pp. 127-137, Privat, Toulouse.
- Champalbert A., 1986b. - Ethogénèse du comportement social et variabilité intercoloniale chez une fourmi primitive: *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 3, 163-172.
- 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* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, sous presse.

- Fresneau D., 1984. - Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive: *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym., Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux*, 31, 387-402.
- Hohorst B., 1972. - Entwicklung und Ausbildung der Ovarien bei Arbeiterinnen von *Formica (Serviformica) rufibarbis* Fabricius (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 19, 389-402.
- Lenoir A., 1979. - Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 113, 79-314.
- Minkenbergh O.P.J.M., Petit M., 1985. - Ovariole development in workers of *Myrmica rubra* Linnaeus (Hymenoptera, Formicidae) and its relation to age-polyethism. *Annls Soc. r. Zool. Belg.*, 115, 29-43.
- Otto D., 1958. - Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. *Wiss. Abh. Deutsch. Akad. Landwirt. Berlin*, 30, 1-169.
- Weir J.S., 1958. - Polyethism in workers of the ant *Myrmica* (Part II). *Insectes Sociaux*, 5, 315-339.
- Wilson E.O., 1971. - *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 548 pp.