

Organisation sociale, compétition et activité reproductrice chez une fourmi ponérine, *Pachycondyla goeldii*

Arnaud Pocheville



Stage encadré par MM. Damien Denis et Dominique Fresneau
Laboratoire d’Ethologie Expérimentale et Comparée (CNRS FRE 2413)
Université de Paris XIII

Réalisé dans le cadre de la Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes
Module de Biologie du Comportement Animal
Université de Paris XI

Avril 2003

Couverture : une ouvrière *P. goeldii* saisit la patte d'un congénère entre ses mandibules

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier Monsieur le Professeur P. Jaisson de m'avoir accueilli dans son laboratoire, et Monsieur le Professeur D. Fresneau de m'avoir permis de réaliser ce stage très instructif.

Je remercie Monsieur D. Denis, de m'avoir accepté comme stagiaire. Son enthousiasme et son dévouement ont été vraiment motivants. Je lui suis reconnaissant de m'avoir permis de m'impliquer dans l'élaboration du protocole et l'analyse des résultats, et de m'avoir prodigué à l'occasion des conseils en méthode scientifique particulièrement enrichissants.

Merci à Stéphane, Cédric, Antoine, Rémi... pour ne citer qu'eux, d'avoir patiemment supporté et satisfait ma curiosité à propos des Hyménoptères.

Merci à Marie-Claire et à Paul, qui par leur bonne humeur ont rendu les longues heures de suivis visuels un peu moins longues...

Enfin, merci à l'ensemble de l'équipe du L.E.E.C., pour l'ambiance conviviale qui règne au laboratoire.

Résumé

Chez la fourmi ponérine *Pachycondyla goeldii*, les ouvrières ont conservé la capacité de pondre des œufs haploïdes mâles au cours de l'évolution. Ainsi l'organisation sociale et l'activité reproductrice des membres de la colonie sont intimement liées. En situation 'dequeened', les ouvrières pondent de façon très importante. On observe alors la mise en place d'une hiérarchie quasi-linéaire via des interactions agonistiques. Celle-ci semble jouer un rôle sur le développement ovarien et le devenir des pontes, de sorte que les individus dominés font un apport au couvain moins important. Il est possible qu'un signal chimique (hydrocarbone cuticulaire) de dominance et/ou de capacités reproductrices soit employé pour la régulation de la hiérarchie.

Table des matières

INTRODUCTION	6
Généralités écologiques - Structuration des sociétés animales	6
Les Hyménoptères comme modèles de sociétés animales structurées.....	6
Les Ponérines : structuration reproductrice du groupe et réorganisation due aux conflits reproducteurs	7
Emploi d'un signal de capacités reproductrices et/ou agonistiques.....	8
Modèle étudié et problématique précise.....	9
MATERIEL ET METHODES.....	10
1) Conditions de vie dans la nature, lieux de récolte, et conditions d'élevage	10
2) Investigation d'une hiérarchie linéaire.....	10
3) Comportement, développement ovarien et profils cuticulaires	11
RESULTATS	14
1) Linéarité de la hiérarchie	14
2) Développement ovarien et indice hiérarchique.....	15
3) Pontes, indice hiérarchique et développement ovarien.....	15
4) Profils chromatographiques cuticulaires.....	16
DISCUSSION	18
1) Comportements de dominance et reproduction chez <i>P. goeldii</i>	18
2) Existe-t-il une relation binaire entre hiérarchie comportementale et hiérarchie reproductrice chez <i>P. goeldii</i> ?	19
3) Une modalité de régulation hiérarchique envisagée : l'emploi d'un signal de capacités reproductrices et/ou agonistiques	19
4) Effet ultime des conflits reproducteurs sur la hiérarchie des valeurs sélectives personnelles et mécanismes possibles de sa mise en place.....	20
5) Perspectives de recherche	20
6) Discussion du point de vue envisagé	22
7) Conclusion	22
BIBLIOGRAPHIE	23
GLOSSAIRE.....	25

Introduction

Généralités écologiques - Structuration* des sociétés animales

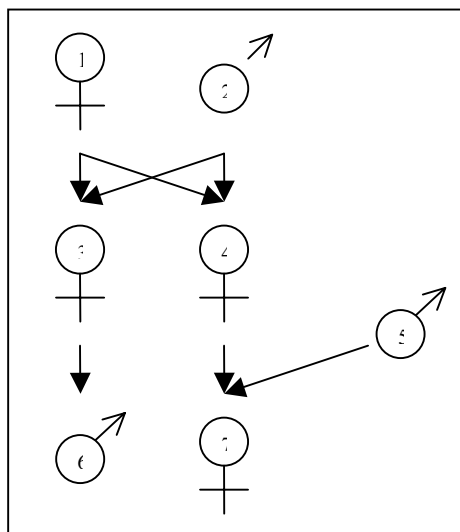
Les sociétés animales sont caractérisées par un antagonisme entre conflits et coopération entre les membres. Lorsque les conditions du milieu sont limitantes*, la valeur sélective* de tout membre influe sur celle des autres. Comme les caractères transmissibles des individus sont favorisés au cours de l'évolution par une plus grande valeur sélective, les membres peuvent entrer en compétition*. Par exemple, une hiérarchie* comportementale peut se mettre en place par le biais de relations agonistiques, qui peut correspondre à des relations de dominance* entre les membres (Oliveira et Hölldobler 1990, 1991). Dans ce cas, les relations entre dominant et subordonnées tendent généralement à être stéréotypées et de moins en moins « coûteuses » (Oliveira, Obermayer et al. 1998).

Ces conflits pour la reproduction peuvent être à l'origine d'une hiérarchisation des valeurs sélectives des membres, et se révèlent une bonne approche des implications de la compétition sur la structure d'une société (Liebig, Peeters et al. 2000).

Les Hyménoptères comme modèles de sociétés animales structurées

Les Hyménoptères offrent un matériel d'étude idéal pour les conflits reproducteurs :

- 1) Il existe généralement des conflits et des coopérations entre membres d'un groupe social à l'égard de la reproduction. Ceux-ci peuvent s'expliquer par des asymétries d'apparentement*. Chez les Hyménoptères, le régime de reproduction est hapodiploïde : les mâles sont haploïdes, produits par parthénogenèse arrhénotoque par les femelles, diploïdes (figure 1).



$$\begin{aligned} r_{3 \rightarrow 4} &= r_{4 \rightarrow 3} = 0,75 \\ r_{1 \rightarrow 3} &= r_{1 \rightarrow 4} = r_{3 \rightarrow 6} = r_{4 \rightarrow 7} = 0,5 \\ r_{3 \rightarrow 7} &= r_{4 \rightarrow 6} = 0,325 \\ r_{1 \rightarrow 6} &= r_{1 \rightarrow 7} = 0,25 \end{aligned}$$

$r_{i \rightarrow j}$: coefficient de parentèle entre i et j ; probabilité qu'un gène tiré chez i soit présent chez j

Figure 1 : Relation d'apparentement au sein d'une fratrie d'Hyménoptères

* Les astérisques renvoient au glossaire.

Favoriser sa propre reproduction ou celle d'individus suffisamment apparentés au détriment de la reproduction d'individus moins apparentés peut être une stratégie évolutivement stable* (Van Walsum, Gobin et al. 1998).

- 2) Le groupe social est souvent structuré en castes morphologiquement et physiologiquement différenciées, ce qui correspond à une structuration de la reproduction (monopole ou oligopole reproducteur principalement) (Wilson 1971, 1975).

L'hapodiploïdie a plusieurs conséquences au niveau social :

- 1) Suivant les taxons, certaines femelles sont fécondables (gynes potentiellement reines, ou ouvrières potentiellement 'gamergates') et peuvent produire des mâles et des femelles. D'autres sont moins prolifiques, ou ne sont pas fécondables (la spermathèque est non fonctionnelle, ou absente) : ce sont les ouvrières. Les ouvrières ont le potentiel, généralement, de produire des mâles, et ainsi conserver une valeur sélective propre non nulle. Les mâles ont un rôle uniquement reproducteur (Heinze, Trunzer et al. 1996, Ito 1993).
- 2) Chez les Hyménoptères sociaux, le recouvrement des générations au sein d'une colonie permet un soin du couvain par des congénères, apparentés ou non. Comme l'appartenance à une caste reproductrice (sexuée ou non) semble soumise aux soins reçus pendant la morphogenèse, les liens entre apparentement et soins ont potentiellement des conséquences sur la valeur sélective de chaque membre (Wilson 1971, 1975).

Cependant, la valeur sélective d'un individu est la composée de deux facteurs : la valeur sélective propre et la valeur sélective de parentèle. Ainsi, à la fois l'apparentement au(x) reproducteur(s), mais également la fécondité du ou des reproducteurs (c'est-à-dire la productivité de la colonie) et la qualité des descendants produits, importent. Parfois, le coût lié aux conflits n'est pas négligeable (Van Walsum, Gobin et al. 1998, Tsuji, Egashira et al. 1999, Nonacs et Carlin 1990, Passera et Aron 1996, Monnin et Ratniek 2001).

Il en résulte, suivant les situations sociales (une seule reine (monogynie) fécondée une seule fois (monoandrie), plusieurs reines fécondées chacune une, ou plusieurs fois...) et les asymétries d'apparentement, des conflits et des coopérations quant à la reproduction.

Les Ponérines : structuration reproductrice du groupe et réorganisation due aux conflits reproducteurs

Comme toute Ponérine, *Pachycondyla goeldii* (Hyménoptère Formicidae) est un bon matériel pour l'étude du lien entre conflits reproducteurs et hiérarchie : c'est un Hyménoptère social chez qui la différenciation en castes morphologiques est assez faible (Heinze, Trunzer et al. 1996, Ito 1993), mais chez qui les ouvrières ne peuvent pondre que des mâles. Dans une colonie ayant perdu la reine, les ouvrières sont potentiellement toutes équivalentes, et également apparentées les unes aux autres.

Chez les Ponérines, la perte de la ou des reines (individus reproducteurs et « dominants ») remet en cause la hiérarchie, et la valeur sélective de chacun. Généralement :

- 1) Des combats de dominance s'enclenchent, immédiatement après la perte de la reine, ou avec un certain retard.
 - 2) De la même manière, des œufs d'ouvrières sont pondus, parfois avant toute régulation par des relations de dominance.
 - 3) Egalement, les développements ovariens d'un ou de quelques individus qui mettent en place leur dominance, généralement parmi les plus jeunes deviennent supérieurs à ceux des autres membres de la colonie
- (Dietemann and Peeters 2000, Cuvillier-Hot, Cobb et al. 2001, Van Walsum, Gobin et al. 1998, Monnin and Peeters 1998, Ito 1993, Heinze, Stengl et al. 2002, Heinze, Puchinger et al. 1997).

Il est admis chez plusieurs espèces de Ponérines que les interactions agonistiques diminuent le potentiel reproducteur et le rang hiérarchique des individus dominés (Ito 1993, Oliveira et Hölldobler 1990, 1991). Elles peuvent être :

- des mutilations de gemmae (appendices thoraciques) qui empêchent l'accouplement (Monnin and Ratniek 2001, Oliveira, Obermayer et al. 1998).
- des oophagies, des destructions de (ou des manques de soins aux) larves, cocons, et jeunes adultes (Gobin, Billen et al. 1999, Monnin and Peeters 1997, Van Walsum, Gobin et al. 1998, Oliveira, Obermayer et al. 1998, Tsuji, Egashira et al. 1999)
- des morsures, des immobilisations, qui diminuent la santé du dominé (parfois jusqu'à la mort) et/ou son rang, et inhibent l'investissement dans la reproduction (en premier lieu : le développement ovarien) (Gobin, Billen et al. 1999, 2001 ; Monnin and Ratniek 2001)
- des antennal-boxings, qui définissent une hiérarchie d'accès à la reproduction (Heinze, Stengl et al. 2002, Van Walsum, Gobin et al. 1998, Medeiros, Lopes et al. 1992) ou des antennations (Sledge, Peeters et al. 2001)
- des inhibitions phéromonales... (Liebig, Peeters et al. 1999)

Emploi d'un signal de capacités reproductrices et/ou agonistiques

Que les ouvrières modulent leurs comportements (agonistiques ou non) suivant les capacités reproductrices et/ou agonistiques de leurs congénères, peut être favorisé par la sélection (de parentèle ou non). Une telle modulation des comportements, et de la physiologie de l'individu peut impliquer l'existence d'au moins un signal au sein du groupe. Celui-ci, émis par une ouvrière, peut être porteur d'informations (pour les autres comme pour elle) sur : son appartenance à un groupe social, sa caste, son âge, sa fertilité, son rang hiérarchique, ses capacités coercitives... (Gobin, Billen et al. 1999, Liebig, Peeters et al. 1999, Heinze, Stengl et al. 2002, Liebig, Peeters et al. 2000, Cuvillier-Hot, Cobb et al. 2001). Le sens olfactif semble être très impliqué dans les relations intranidales chez les fourmis, et c'est un signal chimique qui est recherché. D'autre part, le signal impliqué doit « signer » de manière correcte l'individu, c'est-à-dire ne pas être trop volatil : c'est donc vers les hydrocarbures cuticulaires (HCC) non légers que la recherche d'un éventuel signal est orientée, la littérature montrant des résultats encourageants dans ce domaine (Gobin, Billen et al. 1999, Monnin and Peeters 1997, Heinze, Stengl et al. 2002, Liebig, Peeters et al. 2000, Cuvillier-Hot, Cobb et al. 2001). Un tel signal peut varier, entre autres, en quantité brute ou proportions d'un ou plusieurs composés.

Un signal chimique du rang hiérarchique ou du développement ovarien d'un individu peut être porteur de différentes significations (non exclusives) :

- Le signal désigne spécifiquement l'individu, qui est ainsi reconnu. Chaque membre de la colonie sait comment se placer par rapport à lui. Ce modèle peut paraître peu probable dans le cadre d'une reconnaissance de la parenté par l'odeur coloniale (mélange d'odeurs personnelles : de tous les composés ?).
- Il existe un motif d'odeurs propre à la colonie, dont le centre (représenté par la reine, ou la 'gamergate' qui la remplace) signale le ou les individus dominants.
- Une odeur intraspécifique, n'interférant pas avec l'odeur coloniale, signale spécifiquement le rang de l'individu. Elle peut être un caractère héréditaire.

(Gobin, Billen et al. 1999, Heinze, Stengl et al. 2002, Liebig, Peeters et al. 2000)

Pour l'instant, l'étude est limitée à la recherche d'un composé unique, dont la quantité permettrait de déterminer le rang hiérarchique.

Modèle étudié et problématique précise

Pour cette étude des conflits reproducteurs, nous nous sommes intéressés à l'éventuelle mise en place d'une hiérarchie entre ouvrières, dans des colonies 'dequeenened' de *Pachycondyla goeldii* (Forel). La situation 'dequeenened' est rencontrée dans la nature, à la mort de la reine, voire dans des nids sans reine. La situation 'queenright' est déjà bien connue (Damien Denis, en préparation).

Comment varient les motifs de dominance et de reproduction à la perte de la reine ?

Quels peuvent être les mécanismes impliqués dans de telles variations ?

Matériel et méthodes

1) Conditions de vie dans la nature, lieux de récolte, et conditions d'élevage

Ecologie

P. goeldii est une fourmi chasseuse arboricole, essentiellement nocturne, dont les nids sont en carton, posés à la fourche des branches. Des épiphytes sont cultivés sur les nids (jardins de fourmis), qui assurent la stabilité de la structure (grâce à la solidité des racines, aux propriétés antifongiques...), et une partie de l'approvisionnement en nourriture (graines, nectaires extrafloraux, insectes associés...) (Orivel, Errard et al. 1996, Corbara, Dejean et al. 1999, Nonacs et Carlin 1990). Les colonies sont polycaliques (plusieurs nids) et contiennent plusieurs reines fécondées vraisemblablement chacune une seule fois (Damien Denis, en préparation).

Lieux de récolte

Deux colonies polycaliques de *Pachycondyla goeldii* ont été récoltées dans la forêt de Petit Saut en Guyane Française. La colonie n°1, a été récoltée sans reine (colonie 'dequeené') en Octobre 2001 (saison sèche). La colonie n°2 a été récoltée en Septembre 2002 (saison sèche) et contient une reine (colonie 'queenright').

Conditions d'élevage

Les colonies sont maintenues au laboratoire à une température de $29^{\circ}\text{C} \pm 1,5^{\circ}\text{C}$ et un taux d'humidité relative de $51\% \pm 8,3\%$. La durée d'éclairage est de 12h.

En laboratoire, la colonie est élevée dans une boîte en plastique contenant un nid en plâtre recouvert d'une plaque de verre et d'un cache imperméable à la lumière, et une aire de fourrage. L'aire de fourrage contient un tube d'eau bouché par du coton. Les ouvrières sont nourries *ad libitum* (afin d'éliminer le 'facteur faim') de pomme hachée mêlée à du miel, de drosophiles aptères et de grillons.

Pour les expérimentations, chaque lot, de plus petite taille, est élevé dans une boîte semblable de taille inférieure, et dépourvue de cache (fig. 2).

2) Investigation d'une hiérarchie linéaire

Mode opératoire

Trois groupes de 15 ouvrières sont isolés de la colonie 2. Chaque ouvrière est marquée au feutre de deux tâches sur la partie dorsale du thorax (Hagler et Jackson 2001), permettant son identification.

Chaque groupe est disposé dans une boîte d'observation (fig. 2), et pourvu en oeufs. Les ouvrières sont ainsi orphelinées.

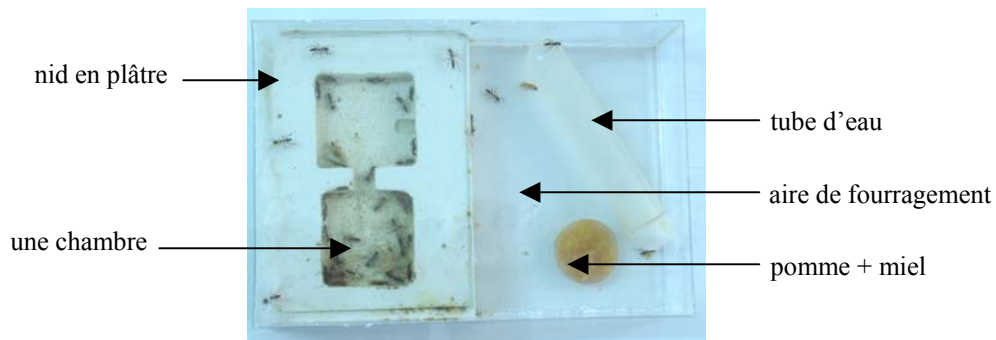


Figure 2 : boîte d'observation

Observations

Chaque groupe est observé pendant 12 heures, tous les deux jours pendant 2 semaines. Les comportements antagonistes dyadiques suivants sont notés :

- attaques, morsures
- antennal-boxings : une ouvrière frappe une ou plusieurs fois les antennes et/ou la tête et/ou le thorax et/ou l'abdomen d'une autre ouvrière. Les antennal-boxings avec réponse immédiate ne sont jamais pris en compte.
- postures de soumission : une ouvrière s'écrase au sol en repliant les antennes

(Ils sont présentés du potentiellement plus important, ou « coercitif », au moins significatif.)

Pour chaque dyade, le dominant est déterminé par la différence entre le nombre de comportements de type dominant (attaques et antennal-boxings portés, posture de soumission présentée par l'antagoniste) et le nombre de comportements de type dominé (attaques et antennal-boxings subis, postures de soumission face à l'antagoniste).

Statistique

Un test de linéarité de la hiérarchie est effectué (Appleby 1983). Un indice de linéarité de la hiérarchie est ainsi obtenu ; il est compris entre 0 et 1 ; 1 étant la valeur correspondant à une hiérarchie complètement linéaire et transitive.

La taille relativement restreinte des groupes est imposée par la nécessité de connaître la majorité des résultats des rencontres dyadiques.

3) Comportement, développement ovarien et profils cuticulaires

Elaboration des groupes

Trois groupes de 40 ouvrières de la colonie 2 sont marquées à la peinture et isolées de la reine. Les abdomens sont préservés d'une pollution à la peinture.

Le couvain est équitablement réparti entre les trois groupes ; il comprend des cocons, des larves de tous les stades et des œufs.

Chaque groupe est placé dans une boîte d'observation (fig. 2).

Observations comportementales

Chaque groupe est observé une heure par jour pendant 35 jours. Les comportements suivants sont notés :

- antennal-boxings
- pontes
- attaques liées aux pontes
- conservation/perte d'une ponte (conservation : l'œuf est tenu entre les mandibules de la pondeuse pendant au moins 40 minutes ou posé sur une pile d'œufs ; perte : l'œuf est posé sur une larve par la pondeuse ou une autre ouvrière)
- morsures
- immobilisations (au moins deux appendices d'une ouvrière sont mordus par des congénères, qui exercent une traction).

L'identité de chaque individu est notée.

Parallèlement chaque groupe est filmé (8 h) chaque jour pour déterminer l'identité de pondeuses et le devenir de chaque ponte.

La différence entre antennal-boxings sans réponse, donnés et reçus fournit **l'indice hiérarchique (IH)**.

A la fin des observations, chaque groupe est sacrifié par congélation, et conservé au froid.

Chromatographie : réalisation du profil des hydrocarbures cuticulaires (HCC)

L'abdomen est séparé du corps (conservé au froid). La coupure est faite au niveau du pétiole à l'aide de ciseaux d'ophtalmologie. L'abdomen est placé dans un tube de 0,5 mL de pentane. Le tout est soumis à agitation pendant 2 min. L'abdomen est ôté du tube et conservé au froid pour la dissection. L'extrait est séché à l'azote, puis conservé au froid. L'extrait est ensuite mélangé à 20 microlitres d'étalon et injecté dans un chromatographe sur phase gazeuse. Les abdomens d'environ 7 ouvrières, réparties le long de la colonne hiérarchique, sont ainsi analysés.

Dissection

L'abdomen est disséqué sous loupe binoculaire. Les ovocytes sont comptés. Le plus grand ovocyte (ovocyte basal : Fresneau 1984) de chaque ovariole est mesuré.

L'indice de développement ovarien (DO) de chaque ouvrière disséquée correspond à la somme de la longueur de ses ovocytes basaux.

Statistiques

D'éventuelles corrélations

- entre IH et DO
- nombre d'œufs pondus et DO
- quantité d'un HCC et IH
- quantité d'un HCC et DO

sont estimées par un indice de corrélation de Pearson, sur les individus encore en vie à la fin des observations (corrélation linéaire). On estime p par une méthode de Monte-Carlo sur 10 000 essais.

Un test non paramétrique de Mann & Whitney est effectué afin de comparer les moyennes des IH, pour chaque groupe de devenir de ponte (conservée ou perdue).

Afin d'effectuer des statistiques exactes, le logiciel utilisé est StatXact.

Résultats

1) Linéarité de la hiérarchie

Des interactions agonistiques sont observées dans les six groupes testés : attaques, antennal-boxings unilatéraux, et postures de soumission. Ces trois comportements donnent des résultats similaires quant à la détermination du dominant d'une dyade, et correspondent à l'établissement d'une hiérarchie au sein du groupe.

Les antennal-boxings et les postures de soumission augmentent en fréquence relative par rapport aux attaques au cours du temps (résultats non présentés ici).

La hiérarchie est quasi-linéaire dans les trois groupes testés (tableau 1). Le tableau 2 présente le sens de la dominance pour chaque dyade.

Tableau 1 : indice (K) de linéarité de la hiérarchie pour chaque groupe

groupe	A	B	C
N =	9	9	14
d =	4	4	29,25
df =	20,16	20,16	21,84
KI2 =	48,16	48,16	71,64
K =	0,86	0,86	0,74
p	< 0,001	< 0,001	< 0,001

Tableau 2 : sens de la dominance par dyade pour chaque groupe

A		sujet										
		43	52	75	B	BR	J	O	VB	VO		
o b j e t	43		0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	52	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
	75	0	0		0	0	0	1	0	1	1	1
	B	0	0	1		0	1	1	1	1	1	1
	BR	0	0	1	1		1	1	1	1	1	1
	J	0	0	1	0	0		0	1	1	1	1
	O	0	0	0	0	0	1		0	0	0	0
	VB	0	0	1	0	0	0	1		0	0	0
	VO	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1

B		sujet										
		OV	RB	RJ	RO	RV	VB	VJ	VO	VR		
o b j e t	OV		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	RB	1		0	0	0	1	0	1	0	1	0
	RJ	1	1		1	0	1	1	1	1	0	0
	RO	1	1	0		0	1	1	1	1	0	0
	RV	1	1	1	1		1	0	1	0	1	0
	VB	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0
	VJ	1	1	0	0	1	1		0	0	0	0
	VO	1	0	0	0	0	1	1		1	1	0
	VR	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

C		sujet													
		JB	JO	JV	OB	OR	OV	RB	RJ	RO	RV	VB	VJ	VO	VR
o b j e t	JB		1	1	0	1	1	1	1	0	1	0,5	1	1	1
	JO	0		1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1
	JV	0	0		0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
	OB	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	OR	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0
	OV	0	1	1	0	1		1	1	0	1	1	0	1	0,5
	RB	0	1	1	0	1	0		1	0	1	0	1	0,5	0,5
	RJ	0	1	1	0	1	0	0		0	1	1	0	1	1
	RO	1	1	1	0	1	1	1	1		1	1	0	0,5	1
	RV	0	0	0	0	1	0	0	0	0		0	0	0	1
	VB	0,5	1	1	0	1	0	1	0	0	1		0	1	1
	VJ	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1		0,5	1
	VO	0	0	1	0	1	0	0,5	0	0,5	1	0	0,5		1
	VR	0	0	1	0	1	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	

Signification :

1	domine
0,5	indéterminé
0	est dominé

2) Développement ovarien et indice hiérarchique

L'indice de développement ovarien et l'indice hiérarchique sont linéairement corrélés dans les six groupes (tableau 3).

Tableau 3 : corrélation entre développement ovarien et indice hiérarchique

groupe	N	ind.corr. de Pearson	interv. confiance M.-Carlo	p moy.
A	32	0.5839	0.0010 - 0.0034	0.0022
B	31	0.6331	0.0000 - 0.0005	0.0000
C	36	0.6676	0.0000 - 0.0005	0.0000
D	29	0.6673	0.0000 - 0.0006	0.0002
E	33	0.6745	0.0000 - 0.0005	0.0000
F	25	0.8941	0.0000 - 0.0011	0.0005

Le graphique 1 montre, pour un groupe, l'indice hiérarchique et l'indice de développement ovarien en vis-à-vis. Le rang est d'autant plus proche de 1 que l'individu est de type dominant.

3) Pontes, indice hiérarchique et développement ovarien

Les pontes sont détruites (déposées sur des larves) soit par la pondeuse (N = 6) soit par un congénère qui « vole » l'œuf (N = 2). Aucune destruction d'œuf posé sur une pile d'œufs (N = 45) n'a été observée.

L'indice hiérarchique moyen des individus ayant perdu au moins une ponte, est significativement différent de l'indice hiérarchique moyen des individus ayant conservé au moins une ponte (tableau 4).

Tableau 4 : devenir des pontes en fonction de l'indice hiérarchique

		Indice hiérarchique
pontes perdues (N = 8)	moyenne	2
	écart-type	23,42
pontes conservées (N = 45)	moyenne	61,07
	écart-type	96,84
test Mann & Withney		p = 0,0145

D'autre part, le développement ovarien et le nombre d'œufs pondus sur la durée des observations sont linéairement corrélés (tableau 5, graphique 2).

Tableau 5 : corrélation linéaire entre développement ovarien et nombre d'œufs pondus

N	ind. corr. Pearson	interv. conf. M.-C.	p moyen
186	0.5766	0.0000 - 0.0005	0.0000

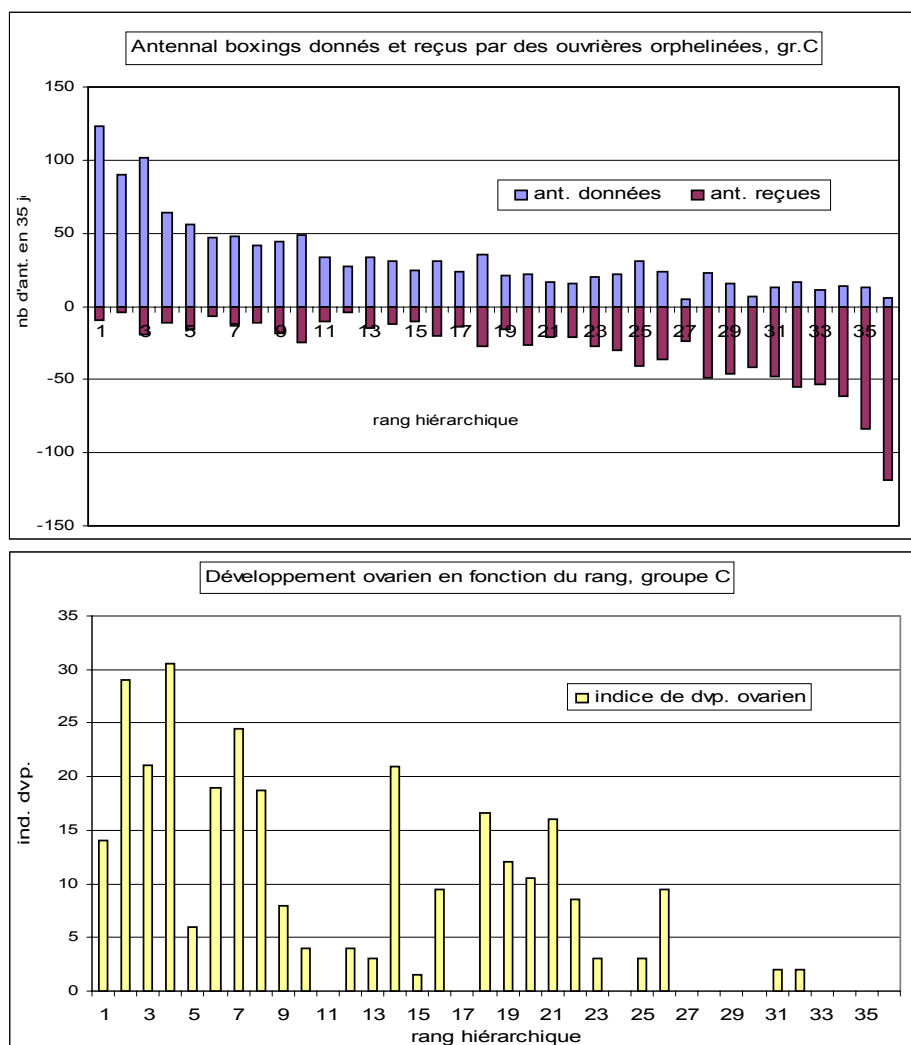
4) Profils chromatographiques cuticulaires

La quantité d'un certain composé relativement lourd, non encore identifié, est linéairement corrélée au développement ovarien (tableau 6, graphique 3), et de façon moindre à l'indice hiérarchique.

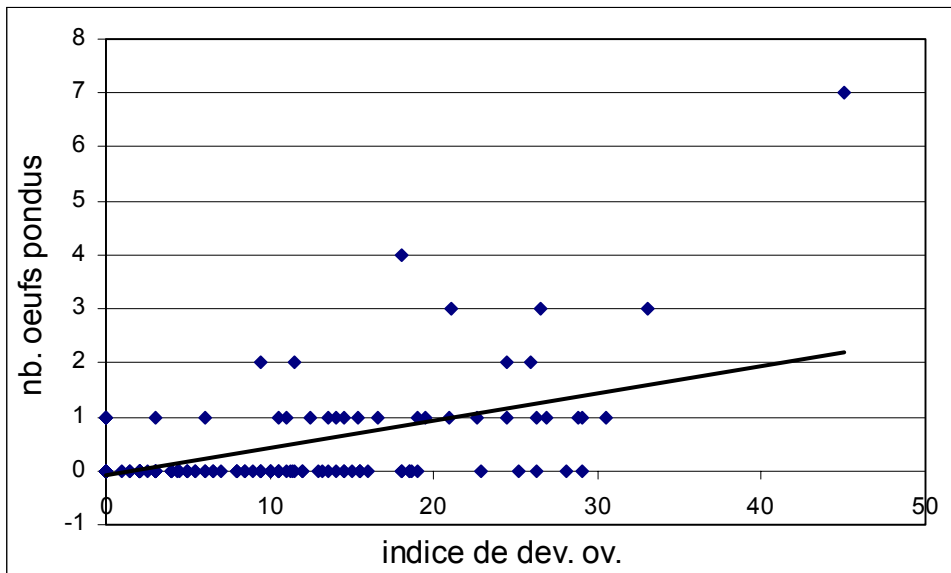
Tableau 6 : corrélation linéaire entre « composé 111 » et développement ovarien

N	ind. corr. Pearson	int. Conf. M.-C.	p moyen
32	0.6283	0.0001 - 0.0017	0.0009

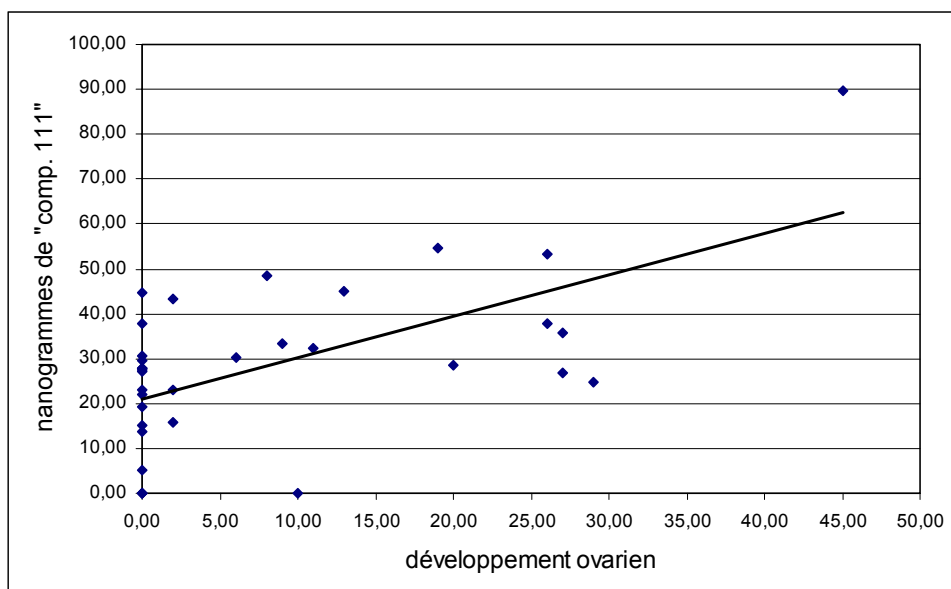
Graph. 1 : rang hiérarchique et développement ovarien



Graphique 2 : relation ponte / développement ovarien



Graphique 3 : quantité de « composé 111 » en fonction de l'indice de DO



Discussion

1) Comportements de dominance et reproduction chez *P. goeldii*

Des comportements considérés comme agonistiques, décrits chez d'autres espèces de Ponérines (Van Walsum, Gobin et al. 1998, Oliveira et Hölldobler 1990, 1991, Ito 1993, Gobin, Billen et al. 2001), sont observés chez *P. goeldii* : morsures, immobilisations, antennal-boxings, « vols » d'œufs, postures de soumissions. Ils correspondent à des hiérarchies comportementales, où les comportements de type « donne » sont négativement corrélés aux comportements de type « reçoit ». En posant l'hypothèse qu'il s'agit d'actions coercitives, les hiérarchies comportementales impliquent des relations de dominance. Il est primordial de vérifier que la hiérarchie comportementale correspond à une hiérarchie d'accès aux ressources (reproductrices, nutritives, etc.) chez *P. goeldii*, si celles-ci font l'objet d'une compétition.

Situation queenright

Chez *P. goeldii*, les ouvrières des colonies possédant une reine réalisent peu d'antennal-boxings, de « combats » (morsures, piqûres, immobilisations). Il semble que les ouvrières pondent peu dans les calies avec reine. Si ces comportements correspondent à une compétition pour la reproduction et à une hiérarchisation de l'accès à la reproduction, celles-ci semblent être faibles chez les ouvrières en présence de la reine (Damien Denis, en préparation). Cette situation semble comparable à celle de colonies 'queenright' d'autres espèces de ponérines (Heinze, Trunzer et al. 1996, Van Walsum, Gobin et al. 1998).

Y a-t-il modification des motifs de dominance à la perte de la reine ?

Au retrait de la reine, on observe des combats entre ouvrières du deuxième au cinquième jour après l'orphelinisation : il semble, comme chez d'autres ponérines 'dequeenened' y avoir établissement d'une hiérarchie (Van Walsum, Gobin et al. 1998, Heinze, Stengl et al. 2002). La diminution de la quantité de combats au cours du temps correspond à une augmentation de la fréquence des antennal-boxings et des postures de soumissions : il semble y avoir maintien de cette hiérarchie via des conflits ritualisés. Des comportements d'immobilisation, parfois suivis de la mort de l'individu immobilisé, sont également notés ; mais il n'est pas prouvé qu'ils soient directement délétères ni liés aux conflits reproducteurs. Parallèlement, des pontes d'ouvrières sont observées. Il est possible que l'activité ovarienne de certaines ouvrières augmente à l'orphelinisation (Damien Denis, en préparation). L'ensemble des comportements agonistiques observés à partir de la perte de la reine, correspond à une hiérarchie comportementale quasi-linéaire. Or, une hiérarchie d'accès aux ressources est également, par essence, généralement linéaire.

2) Existe-t-il une relation binaire (bijective* ?) entre hiérarchie comportementale et hiérarchie reproductrice chez *P. goeldii* ?

Chez les ouvrières ‘dequeened’ de *P. goeldii*, l’indice hiérarchique d’un individu et le nombre d’œufs pondus conservés par la colonie, c’est-à-dire sa valeur sélective propre, sont linéairement corrélés. Quatre hypothèses de relations causales sont possibles :

- 1) le comportement influe sur la valeur sélective :
 - a. la capacité à accomplir des comportements agonistiques avec succès diminue, d’une manière ou d’une autre, la valeur sélective des individus rencontrés
 - b. et/ou : gagner une rencontre augmente la valeur sélective propre
 - c. ne pas faire de rencontre agonistique (situation neutre) est associé à une augmentation (a) ou une diminution (b) de la valeur sélective (cette hypothèse complémentaire diminue la probabilité d’une saturation théorique du groupe)
- 2) la valeur sélective influe sur le comportement (hypothèse déterministe sur les rencontres agonistiques)
 - a. une valeur sélective faible, amoindrit les capacités agonistiques
 - b. et/ou une valeur sélective forte, renforce les capacités agonistiques
- 3) la valeur sélective et les capacités agonistiques influent réciproquement l’un sur l’autre
- 4) les comportements agonistiques et la valeur sélective ont une cause commune : par exemple, être en bonne santé, et seulement, permet d’être dominant *et* de se reproduire.

Par ailleurs, l’indice hiérarchique est linéairement corrélé au développement ovarien, ce qui n’est pas étonnant pour une Ponérine (Heinze, Stengl et al. 2002, Oliveira, Obermayer et al. 1998, Monnin et Peeters 1997, 1998, Oldroyd, Halling et al. 2001, Cagniant 1984).

De plus, le rang hiérarchique détermine pour une certaine part le devenir des pontes :

- une ouvrière ne peut obtenir une ponte conservée que si son indice hiérarchique est suffisamment haut
- une ouvrière dont l’indice hiérarchique est suffisamment haut obtient, en espérance, au moins une ponte conservée.

3) Une modalité de régulation hiérarchique envisagée : l’emploi d’un signal de capacités reproductrices et/ou agonistiques

Quoique les recherches ne soient pas achevées sur ce sujet, il semble qu’un composé soit un bon candidat pour être un signal du rang hiérarchique et/ou du développement ovarien.

La corrélation établie entre indice hiérarchique et capacités reproductrices rend possible une corrélation artefactuelle entre :

- la quantité d’un composé corrélée au développement ovarien d’une part

- et l'indice hiérarchique d'autre part (ou bien l'inverse).

Cependant, cela n'exclut pas que le composé serve de signal à la fois « d'intimidation » et « de fertilité ». Un tel signal (odeur à diffusion lente) permet d'expliquer, par exemple, les postures de soumission « à distance », ou les esquives manifestes de certaines rencontres notées lors des observations (postures et esquives observées principalement vis-à-vis de l'individu de rang 1).

4) Effet ultime des conflits reproducteurs sur la hiérarchie des valeurs sélectives personnelles et mécanismes possibles de sa mise en place

Proposons ce modèle de relation causale : avoir de bonnes capacités agonistiques, et les exprimer au cours des rencontres avec les membres, permet d'avoir un bon rang dans la hiérarchie reproductrice, et ce : en permettant de développer ses ovaires d'une part, en permettant aux pontes d'être conservées d'autre part, c'est-à-dire en échappant aux actions coercitives des autres membres. Une hiérarchie se met en place entre ouvrières en 'dequeené', qui est relativement peu remise en cause au cours du temps (diminution de la violence des interactions), peut-être grâce à un signal de dominance.

A terme, les colonies dequeené de *P. goeldii* comptent un ou quelques individus à caractère nettement « dominants », qui assurent l'essentiel de l'apport de couvain.

C'est une situation attendue dans le cas d'un conflit reproducteur impliquant des individus qui ne sont pas tous aussi compétitifs les uns que les autres, ou si les membres ne sont pas réellement tous totipotents au départ.

5) Perspectives de recherche

Plusieurs zones d'ombre demeurent quant à l'organisation sociogénétique (et sa plasticité) des colonies chez *P. goeldii*.

Relations causales impliquées dans les conflits reproducteurs (approfondissement de cette étude)

(1) En premier lieu, il faut affiner la définition des comportements observés, en particulier des antennal-boxings, car il n'est pas exclu que certains antennal-boxings ne soient pas des comportements agonistiques.

(2) Quelle est l'évolution de développement ovarien moyen à la mort de la reine ?

Le plus fort développement ovarien rencontré en 'queenright' est-il significativement inférieur au plus fort développement ovarien rencontré en 'dequeené' ? Sera-t-il possible de suivre le développement ovarien d'un individu au cours du temps, par des méthodes non destructives ? (En utilisant une extraction par frottis d'un HCC corrélé au développement, par exemple.)

Y a-t-il une relation causale entre développement ovarien et caractère de dominance ? Par exemple, la présence d'individus dominants inhibe-t-elle le développement ovarien des individus

dominés ? Les ouvrières dominées réfrènent elles leur reproduction, « à cause » du taux d'apparement aux ouvrières dominantes et de la fécondité de celles-ci ? L'étude ultérieure de l'éventuelle mise en place d'une hiérarchie comportementale et d'un éventuel développement des ovaires chez des ouvrières « privées » d'individus dominants, sera un bon complément à cette étude. Y a-t-il, comme chez d'autres Ponérines, une « signature » chimique de l'indice hiérarchique d'une ouvrière sur les œufs qu'elle pond, et qui peut influencer sur le devenir de l'œuf même posé dans la pile ? Les larves issues d'individus dominés ont-elles une moindre espérance de vie (différence d'origine intrinsèque ou sociale) ?

(3) Si le lien statistique entre la quantité du composé et les relations de dominance est confirmé, qui influence qui ?

A défaut de pouvoir facilement faire varier artificiellement le rang des individus, ou de pouvoir empêcher l'émission de cet HCC, il reste possible d'apposer cet éventuel « signal de dominance » sur un individu dominé et d'observer les réorganisations potentielles des hiérarchies comportementales et/ou reproductrice. Cela sous-entend la connaissance de la molécule et sa synthèse ; ou la purification d'extraits cuticulaires, ce qui n'est certes pas simple.

Par ailleurs, il peut être intéressant de savoir si une reine présente ce composé en grande quantité parmi ses HCC.

(4) L'âge (jeune ?) est-il impliqué dans les relations de dominance et la fécondité, comme chez bon nombre d'autres Ponérines (Higashi, Ito et al, 1994) ? Si oui, l'éventuel signal de dominance est-il en fait un signal d'âge ?

(5) Si les ouvrières sont sensibles au potentiel reproducteur, et/ou au potentiel coercitif, quels sont les degrés de fiabilité des signaux employés, et le coût (en terme de progéniture) des erreurs de communication ?

Conflits reproducteurs et plasticité sociogénétique (études à venir)

(1) Si, en situation dequeené, quelques ouvrières sont capables de régénérer le couvain mâle, dans quelle mesure les ouvrières participent-elles au couvain mâle (quelle est leur valeur sélective habituelle) dans les colonies polycaliques, dans les calies avec reine(s) et les calies sans reine ? Une étude de terrain sur la taille des œufs devrait apporter des éléments de réponse intéressants (Damien Denis, en préparation). Dans les colonies polycaliques, y a-t-il une hiérarchie de la reproduction entre ouvrières ?

(2) D'une manière générale, quelle est la plasticité de l'organisation sociogénétique, intracoloniaire ou intraspécifique, dans le temps et/ou dans l'espace chez *P. goeldii* ? Quels sont les effets des conflits reproducteurs sur cette plasticité ?

6) Discussion du point de vue envisagé

Le modèle présenté ici fait intervenir des conflits. Un autre modèle est possible, basé sur la coopération : les ouvrières sont potentiellement apparentées entre elles. Ce que nous interprétons comme des interactions agonistiques permet peut-être seulement déterminer quel est le meilleur reproducteur, à la fois du point de vue du reproducteur lui-même, mais également, via l'apparement, du point de vue des « dominés ».

D'autre part, il existe des groupes d'apparement fort parmi les ouvrières (certaines sont demi-soeurs, certaines sont pleines-soeurs). Il n'est pas exclu que des ouvrières aient d'autant moins tendance à partager des interactions agonistiques avec des congénères, que ceux-ci leurs sont apparementés. Cependant, un tel modèle implique une reconnaissance de l'apparement vis-à-vis de chaque congénère, qui paraît peu probable dans le cadre d'une théorie sociale chimio-sensorielle, où l'odeur coloniale est un mélange des odeurs personnelles.

Quoi qu'il en soit, ne sont discutés ici que des modèles de stratégies évolutivement stables. Il n'est pas prouvé que les stratégies reproductrices chez *P. goeldii* soient stables (ni, évidemment, qu'elles soient conservées dans les conditions du laboratoire).

D'autre part, ces modèles impliquent une limitation des ressources. Dans cette étude, les fourmis sont nourries *ad libitum*, mais le nombre d'individus pouvant soigner le couvain peut être un facteur limitant. Il est possible qu'une limitation des ressources influence, à plus ou moins long terme, les motifs reproducteurs chez *P. goeldii*.

7) Conclusion

L'étude d'éventuels conflits reproducteurs chez les ouvrières orphelines de la Ponérine *P. goeldii* laisse penser que des relations de dominance se mettent en place entre membres d'un même nid, qui influent directement sur la valeur sélective propre des individus. Quelques individus « dominants » ont une valeur sélective propre nettement supérieure à celle de leurs congénères. Il est possible qu'au moins un signal chimique d'origine cuticulaire soit impliqué. Les éventuelles relations de causalité entre les différents aspects étudiés de la vie sociale, restent toutefois à établir.

Bibliographie

- Appleby, M. C. (1983). "The probability of linearity in hierarchies." Anim. Behav. **31**: 600-608.
- Cagniant, H. (1984). "Influence de la reine sur l'apparition des sexués ailés et sur la ponte des ouvrières chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Fonscolombe) (Hyménoptères Formicidae)." Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse **120**: 99-102.
- Corbara, B., A. Dejean, et al. (1999). "Ant gardens, a unique epiphyte-ant association." Ann. Biol. **38**: 73-89.
- Cuvillier-Hot, V., M. Cobb, et al. (2001). "Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant." J. Insect Physiol. **47**(4-5): 485-493.
- Dietemann, V. and C. Peeters (2000). "Queen influence on the shift from trophic to reproductive eggs laid by workers of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*." Insectes Sociaux **47**: 223-228.
- Fresneau, D. (1984). "Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym. Formicidae, Ponerinae)." Insect. Soc. **31**: 387-402.
- Gobin, B., J. Billen, et al. (1999). "Policing behaviour toward virgin egg layers in a polygynous ponerine ant." Anim. Behav. **58**: 1117-1122.
- Gobin, B., J. Billen, et al. (2001). "Dominance interaction regulate worker mating in the polygynous ponerine ant *Gnamptogenys menadensis*." Ethology **107**: 495-508.
- Hagler, J. R. and C. G. Jackson (2001). "Methods for marking insects: Current techniques and future prospects." Annu. Rev. Entomol. **46**: 511-543.
- Heinze, J., W. Puchinger, et al. (1997). "Worker reproduction and social hierarchies in *Leptothorax* ants." Anim. Behav. **54**: 849-864.
- Heinze, J., B. Stengl, et al. (2002). "Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*." Behav. Ecol. Sociobiol. **52**: 59-65.
- Heinze, J., B. Trunzer, et al. (1996). "Regulation of reproduction in the neotropical ponerine ant, *Pachycondyla villosa*." J. Insect Behav. **9**(3): 441-450.
- Higashi, S., F. Ito, et al. (1994). "Worker's age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless ponerine ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera: Formicidae)." Anim. Behav. **47**: 179-184.
- Ito, F. (1993). "Functional monogyny and dominance hierarchy in the queenless ponerine ant *Pachycondyla* (= *Bothroponera*) sp. in West Java, Indonesia (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)." Ethology **95**(2): 126-140.
- Liebig, J., C. Peeters, et al. (1999). "Worker policing limits the number of reproductives in a ponerine ant." Proc. Roy. Soc. London Biol. Sci. **266**: 1865-1870.
- Liebig, J., C. Peeters, et al. (2000). "Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*?" Proc. Natl. Acad. Sci. USA **97**(8): 4124-4131.
- Medeiros, F. N. S., L. E. Lopes, et al. (1992). "Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)." Ethology **91**(2): 134-146.

- Monnin, T. and C. Peeters (1997). "Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriciceps*." Naturwissenschaften **84**(11): 499-502.
- Monnin, T. and C. Peeters (1998). "Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriciceps*." Anim. Behav. **55**: 299-306.
- Monnin, T. and F. L. W. Ratniek (2001). "Policing in queenless ponerine ants." Behav. Ecol. Sociobiol. **50**: 97-108.
- Nonacs, P. and N. F. Carlin (1990). "When can ants discriminate the sex of brood? A new aspect of queen-worker conflict." Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. **87**: 9670-9673.
- Oldroyd, B. P., L. A. Halling, et al. (2001). "Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*." Behav. Ecol. Sociobiol. **50**(4): 371-377.
- Oliveira, P. S. and B. Hölldobler (1990). "Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae)." Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 385-393.
- Oliveira, P. S. and B. Hölldobler (1991). "Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae)." Psyche **98**: 215-225.
- Oliveira, P. S., M. Obermayer, et al. (1998). "Division of labor in the neotropical ant, *Pachycondyla stigma* (Ponerinae), with special reference to mutual antennal rubbing between nestmates (Hymenoptera)." Sociobiology **31**: 9-24.
- Orivel, J., C. Errard, et al. (1996). "La parabiose dans les jardins de fourmis." Actes Coll. Insect. Soc. **10**: 11 -20.
- Passera, L. and S. Aron (1996). "La reconnaissance du sexe larvaire chez les fourmis : la fourmi d'Argentine et les larves mâles." Actes Coll. Insect. Soc **10**: 39-45.
- Sledge, M. F., C. Peeters, et al. (2001). "Reproductive division of labour without dominance interactions in the queenless ponerine ant *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi*." Insectes soc. **48**: 67-73.
- Tsuji, K., K. Egashira, et al. (1999). "Regulation of worker reproduction by direct physical contact in the ant *Diacamma* sp." Anim. Behav. **58**: 1329-1329.
- van Walsum, E., B. Gobin, et al. (1998). "Worker reproduction in the ponerine ant *Odontomachus simillimus* (Hymenoptera: Formicidae)." Sociobiology **32**: 427-440.
- Wilson, E. O. (1971). The insect societies. Cambridge, Mass., Harvard University Press.
- Wilson, E. O. (1975). Sociobiology. The new synthesis. Cambridge, Mass., Harvard University Press.

Glossaire

Apparentement. (ou Coefficient de parentèle)

Probabilité que l'un de ses gènes soit chez un tiers donné.

Bijection.

Relation binaire à la fois doublement surjective, injective et univoque : chaque élément de l'ensemble de départ a au moins une, et une seule, image dans l'ensemble d'arrivée ; chaque élément de l'ensemble d'arrivée a au moins un, et un seul, antécédent dans l'ensemble de départ. Etablir une bijection entre hiérarchie comportementale et hiérarchie de valeurs sélectives implique que ces deux ensembles possèdent le même nombre d'éléments, c'est-à-dire, d'ex-aequo.

Compétition.

Nuisance à un tiers impliquée lors d'un accès à des ressources.

Condition limitante.

Condition telle que la croissance de la population ne peut être indéfiniment exponentielle.

Dominance.

Qualité relative d'un individu qui mène une action coercitive avec succès à l'égard d'un autre individu.

Hiérarchie.

Structure au sein d'un système. Généralement, la hiérarchie implique des relations d'ordres (hiérarchie linéaire : pyramidale). Une hiérarchie composée de relations linéaires peut être globalement ou partiellement circulaire.

Stratégie évolutivement stable.

Stratégie telle que toute stratégie mutante est désavantagée à son égard.

Structuration.

Propriété d'un système où au moins deux éléments ne sont pas équivalents.

Valeur sélective.

Propre : nombre de descendants d'un individu.

De parentèle : nombre de descendants d'un tiers, multiplié par l'apparentement à ce tiers.