

IV. Étude biologique des fondations de *Lasius niger*

A la fin du printemps les sexués ailés parviennent à maturité et commencent à sortir du nid. Le vol nuptial correspond à l'abandon par les sexués de leur colonie d'origine. L'accouplement a lieu, dans le cas de *L. niger* uniquement pendant le vol. Une reine peut être fécondée par plusieurs mâles (Forel, 1921, I, p. 37; Wilson et Hunt, 1966 pour *L. neoniger*, espèce voisine d'Amérique). Les mâles vont périr rapidement. Les femelles, une fois revenues à terre se débarrassent de leurs ailes, à l'aide de leurs pattes et même des mandibules. La femelle désailée cherche un trou où elle va s'isoler, éventuellement l'agrandir un peu et le clore pour fonder une nouvelle colonie en solitaire (Haplomérose). Plusieurs reines peuvent se trouver associées (Pléomérose). Haplomérose et Pléomérose sont des termes créés par Wasmann (1910). La reine pond, et soigne les larves. Elle peut utiliser la nourriture qui se trouve à sa portée (par exemple d'autres reines mortes, Janet, 1907, p. 11), mais en général elle vit sur ses réserves augmentées par l'histolyse des muscles alaires, étudiée par Janet (1907), puis au microscope électronique chez *Solenopsis* par Jones (1978). Chez cette Fourmi la perte de poids peut être de 50 % (Markin et coll., 1972). La claustration est la règle générale chez les Fourmis à fondation indépendante. Seules les reines de quelques espèces primitives (*Myrmecia* : Haskins et Haskins, 1950) ou plus évoluées (*Manica* : Le Masne et Bonavita, 1969, *Acromyrmex* in Hölldobler et Wilson, 1977) sortent de leur cellule à la recherche de nourriture. Elles sont alors la cible des prédateurs : la claustration est un avantage sélectif important (Hölldobler et Wilson, 1977). A l'automne la fondatrice est entourée de quelques ouvrières de petite taille qui élèvent le couvain et creusent une galerie qui permettra l'hibernation. Au printemps la reine recommence à pondre, les petites larves qui ont passé l'hiver achèvent leur développement et la colonie peut s'accroître considérablement. Il semble que dans les pays plus septentrionaux les premières ouvrières apparaissent seulement au printemps suivant (Sudd, 1967, p. 136). Pour les espèces adaptées au climat froid comme *M. laevinodis* il n'y a pas de ponte avant le premier printemps (l'essaimage a lieu en automne) et les premières ouvrières apparaissent durant la deuxième année (Brian, 1951).

1. Le vol nuptial

La date du vol nuptial varie selon les latitudes et pour une même latitude selon les années. Elle semble liée à la température printanière dont dépend la reprise de l'activité biologique après l'hibernation, mais aussi aux

conditions climatiques lors de la période du vol nuptial. Celui-ci se produit le plus souvent en fin de journée, vers 18 h, mais parfois à partir de midi. Le vol nuptial s'est produit à Tours, le 21 juillet en 1972, le 10 juillet en 1975 et même le 1^{er} juillet en 1976, année particulièrement sèche et chaude, le 31 juillet en 1977 où le printemps a été très froid. Dans le nord de la France l'essaimage est plus tardif : 5 août 1902 à Beauvais (Janet, 1907, p. 11). En Suisse, pour Forel, 1874, p. 406, il a lieu de mi-juillet à mi-août. En Angleterre c'est du 8 août au 15 septembre (Donisthorpe, 1927, p. 236).

Il semble que le vol nuptial ait lieu simultanément pour toutes les colonies de même espèce dans un même biotope. Ce phénomène est important car il permet des fécondations croisées, entre sexués de colonies différentes.

2. Influence du nombre de reines sur la fondation

L'association de plusieurs reines est nettement favorable pour la formation de la colonie. Dans la nature les femelles se regroupent dans les trous disponibles car elles sont très nombreuses sur le sol le jour du vol nuptial. Ce regroupement a d'ailleurs été observé chez *Lasius niger* et *L. flavus* par de nombreux auteurs (voir Donisthorpe, 1927, p. 240 et 260, Waloff, 1957) et chez *Myrmecocystus mimicus* par Hölldobler et Bry (*in* Hölldobler et Wilson, 1977). C'est un effet de groupe au sens de Grassé (1946).

Pour étudier l'influence du nombre de reines sur la fondation des nouvelles colonies on a réalisé trois séries de nids comprenant une, deux ou trois femelles essaimantes. Chaque série comportait 10 nids. Le taux de survie des fondations à l'entrée en hibernation a été de 0 % pour les femelles isolées, de 47 % pour les femelles groupées par deux et de 72 % pour les femelles groupées par trois. Parmi ces fondations environ 30 % ont encore deux ou trois reines. Certaines de ces reines surnuméraires mourront durant l'hibernation artificielle au laboratoire, et les autres au printemps. Il faut signaler que cette expérience a été réalisée en 1976 où le printemps a été particulièrement sec. Habituellement les résultats sont nettement meilleurs et on a obtenu en 1972, 90 % de réussite pour les nids comportant trois femelles (sur 17 nids).

D'autres critères permettent de caractériser la réussite des fondations, c'est : le nombre maximal de larves et le nombre d'ouvrières au bout de 2 mois et demi (tableau 1).

Le groupement des reines a donc un effet favorable sur la ponte, le développement des larves et le nombre d'ouvrières qui éclosent. C'est un avantage sélectif très important par rapport à la fondation isolée. Ce

TABLEAU 1

Composition des fondations en fonction du nombre de reines lors de la mise en élevage

Nb de reines (départ)	Nb d'œufs par reines au bout de 8j.		Nb maximum de larves		Nb d'♂ au bout de 2,5 mois	
		n		n		n
1	12,2 ± 11,36	10	12,5 ± 6,69	6	0	1
2	16 ± 8,75	10	33,9 ± 19,96	9	18,2 ± 11,43	6
3	17,4 ± 8,18	10	43,9 ± 24,34	9	28,7 ± 16,03	18

n : nombre de nids

phénomène a été observé au laboratoire par Waloff (1957) chez *L. niger* et *L. flavus*, et Stumper (1962) chez *Camponotus vagus* (avec six femelles seulement), et Wilson (1966, p. 90) chez *Solenopsis invicta*. Dans tous les cas le taux de survie des fondations est amélioré par le groupement et les premières ouvrières apparaissent plus tôt. Chez *Solenopsis* le nombre optimal de reines est de deux à quatre (Wilson, 1966). Chez les Guêpes *Polistes metricus*, Metcalf et Whitt (1977 b) ont montré que le succès des fondations était amélioré 2,25 fois si les femelles sont groupées par deux. Ce serait donc un phénomène assez général. La seule exception connue à ce jour est celle de *Leptothorax nylanderi* où le groupement des reines est défavorable (Plateaux, 1970, p. 447).

3. La ponte des femelles

La ponte des femelles cesse en fin de saison, dans nos conditions d'élevage au bout de 11-12 semaines (voir fig. 2). Cette figure montre par ailleurs que la capacité des femelles à pondre et donc à fonder une nouvelle colonie est très variable. Certaines sont incapables de pondre des œufs en quantité suffisante.

La réussite d'une fondation pourrait être liée à des caractéristiques génétiques : elle serait plus facile chez les hétérozygotes (Winter, in Buschinger, 1978 b).

4. Les larves

De très petite taille, les premières larves sont nourries essentiellement d'œufs trophiques venant de la reine qui peut aussi les alimenter par régurgitation. Janet (1907, p. 11) a d'ailleurs observé que des fondatrices sont capables de régurgiter de la nourriture aux mâles ailés placés expérimentalement avec elles.

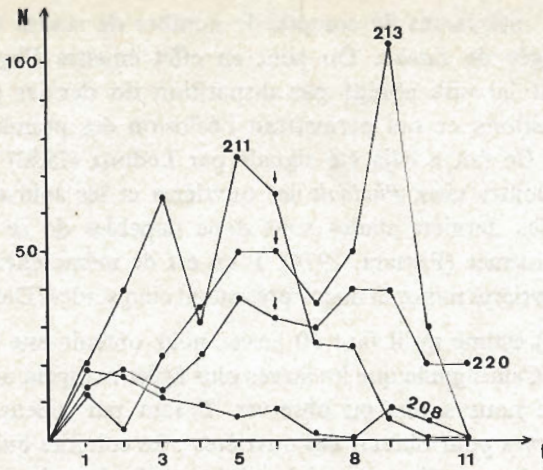


Fig. 2. — Évolution du nombre d'œufs pour quelques fondations en fonction du temps. *t*, semaines; *N*, nombre d'œufs; ↓, éclosion des premières ouvrières. Colonie 208 : jamais ouvrières.

La figure 3 représente l'histogramme des largeurs maximales des larves (la longueur est trop variable) et montre trois pics, ce qui semble correspondre à trois stades larvaires. La mesure d'éléments sclérifiés (mandibules et surtout stigmates) permet une estimation plus précise du nombre de stades larvaires; il faudrait vérifier nos données en utilisant cette technique.

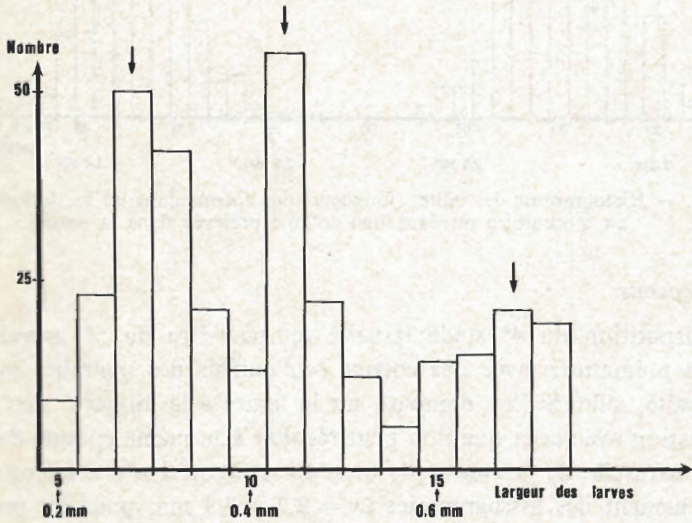


Fig. 3. — Histogramme de tailles (largeur) des larves dans les fondations.

Il serait aussi intéressant de compter le nombre de stades larvaires dans une société âgée de *Lasius*. On peut en effet émettre l'hypothèse d'un développement larvaire abrégé par disparition du dernier stade larvaire dans les fondations, ce qui permettrait l'éclosion des premières ouvrières avant l'hiver. Ce fait a déjà été signalé par Ledoux (1952) chez *Odontomachus*. Par contre chez *Pheidole* les ouvrières et les soldats ont chacun trois stades, les derniers stades sont donc capables de se gonfler pour assurer la croissance (Passera, 1974). Il en est de même chez *Camponotus aethiops* où ouvrières minor et major présentent cinq stades (Dartigues, 1978).

Poldi (1963) estime qu'il faut 50 larves pour obtenir une ouvrière chez *Tetramorium*. Cela signifie que les larves plus âgées mangent aussi les jeunes larves, ce que nous avons pu observer. Il faut par ailleurs un nombre minimal de larves pour obtenir des ouvrières : les colonies qui n'ont jamais eu plus de 20 larves ont toutes échoué (exemple, la colonie 208, fig. 2). C'est un autre aspect de l'effet de groupe (Grassé, 1946).

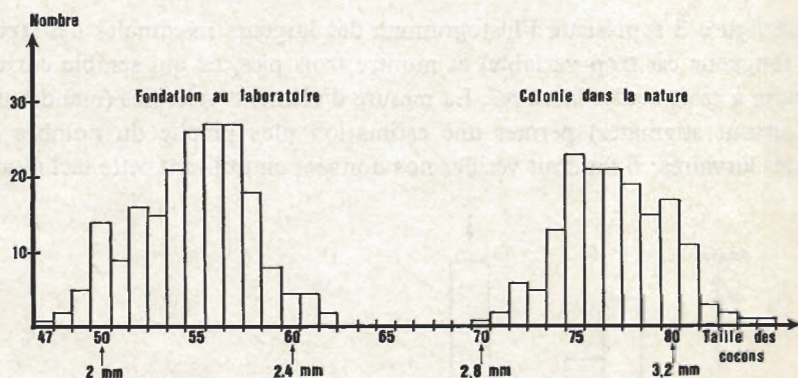


Fig. 4. — Histogramme des tailles (longueur) des cocons dans les fondations au laboratoire ou dans une colonie prélevée dans la nature.

5. Les cocons

La disparition du 4^e stade larvaire (et peut-être du 5^e) entraîne une nyphose prématurée avec des cocons (ou parfois des nymphes nues) de toute petite taille. Si l'on compare sur la figure 4 la longueur des cocons de fondation avec ceux que l'on peut récolter à la même époque dans une colonie naturelle de grande taille on s'aperçoit qu'il n'y a même pas de chevauchement des histogrammes ($\bar{x} = 2,2$ à $2,3$ mm pour les premiers, $\bar{x} = 3$ à $3,1$ mm pour les seconds). Les ouvrières qui naissent de tels cocons

sont minuscules et ont une longévité réduite, certaines d'entre elles ne vivent que quelques semaines (Goetsch, 1959, p. 144 pour *Pheidole*). La petite taille de ces ouvrières semble liée uniquement à leur mauvaise alimentation larvaire, Goetsch pensait *op. cit.* à un facteur blastogénétique mais Passera (1977) a démontré que les œufs de fondatrice (*Pheidole*) avaient les mêmes potentialités que ceux de reine entourée d'ouvrières.

6. La monogynie

Chez *L. niger* quand plusieurs reines sont associées elles cohabitent sans problème jusqu'à l'apparition des premières ouvrières; mais ensuite soit qu'elles se battent, soit que les ouvrières tuent les reines en surnombre, on aboutit toujours à une reine unique à l'automne, ou au plus tard à la sortie de l'hibernation. La colonie adulte de *Lasius niger* est toujours strictement monogyne. Pisarski et Czechowski (1978) signalent cependant des colonies de *L. niger* polygynes et polycaliques à Varsovie.

Le terme de *Monogynie* a été créé par Reuter en 1913 pour les sociétés de Guêpes où l'on trouve une seule femelle pondreuse indépendamment du mode de fondation de la société. Il ne faut pas confondre Monogynie et Haplomérose. La Monogynie peut être soit primaire : fondation indépendante par une femelle isolée (Haplomérose) ou par essaimage d'une reine avec des ouvrières (Sociotomie), soit secondaire après une association momentanée de plusieurs femelles (Pléomérose). On pourra se reporter à l'article de Baroni-Urbani (1968 *b*) sur la monogynie chez les Fourmis.

D'anciennes observations de Crawley (*in* Donisthorpe, 1927, p. 240) signalent la mise en place de la monogynie chez *L. niger* par deux mécanismes : les reines s'entretuent ou sont tuées par les ouvrières.

Raigner (1952, p. 28) a observé dans un élevage artificiel un nid composé de 27 femelles lors de l'éclosion des premières ouvrières. En 22 jours la colonie atteint environ 200 ouvrières, et celles-ci éliminent toutes les reines excédentaires. Avec cinq reines et huit ouvrières, il faut 2 mois pour aboutir à la monogynie (Gaspar, 1965). Waloff (1959) ne signale aucune animosité entre reines de *L. flavus*, mais à l'apparition des premiers cocons elles ont tendance à se scinder en petits groupes; par contre chez *L. niger* les reines se battent. Waloff a aussi disséqué les reines et montré que toutes ont des ovaires fonctionnels, et contribuent à la production et à l'élevage du premier couvain. Ce n'est pas le cas pour *Leptothorax gredleri* (Buschinger, 1967) et *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger et Winter, 1976) dont les sociétés polygynes n'ont qu'une seule femelle aux ovaires développés.

Ce mécanisme de *monogynie fonctionnelle* est fréquent chez les Bourdons où la femelle dominante a les ovaires les plus développés (Free, 1955 b). Chez les Guêpes *Polistes* la femelle dominante reconnaît ses propres œufs et mange ceux de ses rivales (Gervet, 1964; West-Eberhard, 1969). L'oophagie différentielle existe aussi chez les Fourmis *Leptothorax curvispinosus* (Wilson, 1974) et a été retrouvée chez des Abeilles *Lasio-glossum* (Brothers et Michener, 1974). Chez *Myrmecina graminicola* Baroni Urbani (1968 a) a décrit aussi un cas de dominance éthologique entre deux femelles (basé sur l'observation de deux individus seulement).

La monogynie peut être beaucoup plus stricte : c'est le cas de *Messor ebeninus* (Tohmé, 1972, p. 180) où la femelle qui pond la première massacre les autres.

Wilson (1966, p. 91) a montré que des colonies orphelines de *Solenopsis* acceptent, après refroidissement, de nouvelles reines, mais éliminent rapidement les reines supplémentaires pour n'en garder qu'une. Passera (1963) a essayé d'introduire une reine dans des colonies orphelinées de *Plagiolepis* (sans les refroidir) mais il n'obtient que 20 % de succès.

En regroupant plusieurs fondations ou fragments de colonies on aboutit à une société unique qui peut comporter une ou plusieurs reines selon les espèces. Pour *Crematogaster scutellaris* (Baroni-Urbani et Soulié, 1962) et *Leptothorax exilis* (Baroni-Urbani, 1966) la monogynie est très stricte et une seule reine subsiste. Chez *Plagiolepis pygmaea* les deux reines sont acceptées dans les nids à compartiment unique, par contre dans les nids à promenoir une des deux reines est toujours éliminée (Passera, 1963).

Pour notre part nous n'avons pas effectué d'observation systématique des femelles fondatrices d'un même nid. Chez *L. niger* l'établissement de la monogynie semble assez régulière. A l'automne, lors de l'arrêt de la ponte on observe les résultats suivants (tableau 2) :

TABLEAU 2
*Évolution de la monogynie
dans les fondations comportant plusieurs reines*

Nombre de ♀ au début	% de nids monogynes à l'automne	Nombre de nids
2	71,4 %	7
3	66,7 %	18

Il n'y a donc pas de différence sensible entre les fondations comportant deux ou trois reines lors de la mise en élevage.

CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES DE LA MONOGYNIE

D'après Hölldobler et Wilson (1977) la monogynie stricte telle qu'on la trouve chez *L. niger* est associée à une individualité très marquée de chaque colonie : les nids sont séparés et entrent en compétition, les ouvrières sont agressives envers les congénères des autres nids, mais l'agressivité interspécifique est faible. La discrimination serait fondée sur l'odeur.

Conclusions du chapitre I

La fondation par les femelles isolées est possible mais très difficile, le regroupement améliore le taux de survie des fondations, et les premières ouvrières apparaissent beaucoup plus tôt.

On a montré que le développement larvaire était très rapide, limité probablement à trois stades, ce qui donne naissance à des ouvrières minuscules. La monogynie, en laboratoire, ne se réalise que lentement puisqu'à l'entrée en hibernation 30 à 40 % des nids ont encore deux ou plusieurs reines, mais la colonie devient toujours tôt ou tard strictement monogyne. Enfin on a observé que la capacité des femelles à fonder une colonie est très variable.

CHAPITRE II : LES COMPORTEMENTS OBSERVÉS

I. Le catalogue comportemental

Il s'agit d'une énumération d'actes reconnaissables facilement, autrement dit d'unités comportementales. Ces unités doivent être exclusives et il n'existe pas de méthode miracle pour les déterminer. Le chercheur doit se fier à son intuition. Fagen et Goldman (1977) ont essayé d'estimer le répertoire complet de diverses espèces (Fourmi, Rhésus et Enfant humain) à l'aide des principales lois statistiques. Chez les Fourmis, le répertoire est peu important (30 à 40 unités différentes), et un échantillon de 2 000 actes est suffisant pour avoir une estimation correcte des possibilités de l'espèce. Par contre lorsque le répertoire est plus complexe, et c'est le cas des Mammifères, il faudrait au moins 50 000 actes pour inclure les comportements rares.

Un répertoire comportemental de Fourmis a été établi par Wallis (1962 *a*) mais c'est Wilson qui a quantifié pour la première fois des observations avec plusieurs espèces de Myrmicines (Wilson et Fagen, 1974; Wilson, 1976 *a, b*).