

PROBLÈMES POSÉS PAR *FORMICA PARALUGUBRIS* UNE NOUVELLE ESPÈCE DE FOURMIS DES BOIS

Arnaud MAEDER¹ & Daniel CHERIX^{1,2}

¹ Institut d'Écologie, Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie, 1015 Lausanne, Suisse
arnaud.maeder@ie-zea.unil.ch

² Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse
daniel.cherix@SERAC.vd.ch

Résumé: Les nombreux travaux liés à la découverte d'une super-colonie de fourmis des bois dans le Jura suisse à partir des années 70 ont abouti à la description d'une nouvelle espèce : *Formica paralugubris* Seifert. Cette dernière est une espèce jumelle sympatrique de *Formica lugubris* en Suisse. Les auteurs résument les connaissances actuelles, notamment les aspects relatifs à la distribution et aux stratégies de reproduction de ces deux espèces jusqu'alors confondues en Europe.

Mots-clés: *Formica lugubris*, sympatrie, espèce jumelle, polygynie, polycalie.

Abstract: Problems arising from *Formica paralugubris* a new red wood ant species.

Since the seventies many papers related to the discovery of a red wood ant super-colony in the Swiss Jura led to the description of a new species: *Formica paralugubris* Seifert. The latter is a sympatric sibling species of *Formica lugubris* in Switzerland. The authors summarize current knowledges, in particular the aspects related to the distribution and the reproductive strategies of these two species hitherto confused in Europe.

Key words: *Formica lugubris*, sympatry, sibling species, polygyny, polydomy.

1. DEUX ESPÈCES JUMELLES SYMPATRIQUES DANS LE JURA SUISSE ?

Les fourmis des bois du groupe *Formica rufa* font l'objet de nombreuses études depuis des décennies que ce soit dans les domaines de l'écologie appliquée ou dans ceux de la recherche fondamentale en biologie évolutive (voir Gösswald, 1989 ; Bourke et Franks, 1995). La découverte de systèmes hautement polygynes et polycaliques chez *Formica lugubris* Zetterstedt (Gris et Cherix, 1977) a stimulé de nombreuses recherches. L'un de ces systèmes étudié en détail par G. Gris et D. Cherix (Jura vaudois-Suisse) est caractérisé par une structure comprenant 1200 fourmilières reliées entre elles par plus de 100 km de pistes sur une surface de 70 hectares (Cherix, 1980, 1981). L'une des techniques utilisées pour la mise en évidence des limites de la super-colonie est basée sur les tests d'agressivité et le relevé des réseaux de pistes (Cherix et Gris, 1978). De plus les colonies périphériques sont fréquemment l'objet d'attaques par les ouvrières de la super-colonie. Il s'avère que les ouvrières de la super-colonie et

les ouvrières des colonies périphériques se distinguent par leurs phéromones d'alarme (Cherix, 1983). A cette époque dans un travail plus général sur la taxonomie du groupe *rufa* Rosengren et Cherix (1981) montrent que des ouvrières de *F. lugubris* de Suisse et d'Italie sont capables de distinguer leurs cocons de ceux de *F. lugubris* de Finlande.

Les fourmis des bois du groupe *Formica rufa* comprennent sans doute un ensemble de plusieurs espèces jumelles pouvant s'hybrider (Collingwood, 1987). Certains auteurs décrivent mêmes différents phénotypes ou écotypes au sein de ce groupe complexe (Seifert, 1991 ; Höfener et coll., 1996). C'est en essayant de clarifier ces différences que Pamilo et coll. (1992) ont pu établir deux types génétiques (A et B) sur la base d'allozymes au sein de *F. lugubris* du Jura suisse. Cette distinction est confirmée plus tard par de nouveaux tests comportementaux de transports de cocons. Selon les résultats obtenus chaque type de *F. lugubris* est capable de discriminer son propre type, indépendamment de sa provenance (Rosengren et coll., 1994).

Génétiquement les fourmis de la super-colonie, appartiennent aux type B de *F. lugubris* et sont plus proches de *F. aquilonia* que du type A (Pamilo et coll., 1992). De plus on note une polygynie et une polycalie élevées chez *F. lugubris* type B comme chez *F. aquilonia* alors que *F. lugubris* type A présente des colonies de plus petites tailles (Cherix et Maeder, non publié) ainsi qu'une polygynie faible (B. Seifert, com. pers.). Il est intéressant de relever qu'en 1967 Kutter avait déjà décrit deux types chez *F. lugubris* basés sur une analyse des sexués.

Ces différents travaux laissent clairement supposer l'existence de deux espèces jumelles et sympatriques dans le Jura suisse. Il faut attendre 1996 pour que Seifert décrive *F. lugubris* type B comme une nouvelle espèce : *Formica paralugubris*. Les deux espèces se distinguent par des critères de pilosité chez les ouvrières et chez les reines (Seifert, 1996). De plus, Chapuisat (1996) caractérise les loci microsattellites chez les *F. lugubris* type B de la super colonie apportant cette fois-ci un complément génétique à l'existence de *F. paralugubris* et *F. lugubris*.

Dès lors il est important de reconsidérer tous les travaux publiés sur *F. lugubris* avant 1996 (mais aussi après, peu de chercheurs ayant fait l'effort de vérifier leur détermination !) avec précaution car ils peuvent se rapporter à l'une ou l'autre des espèces. Par exemple Fortelius (1994) compare des populations monocaliques finlandaises de *F. lugubris* à la super-colonie du Jura suisse (devenue *F. paralugubris*) en pensant étudier une variation intra-spécifique !

2. DONNÉES SUR LA RÉPARTITION

a. Avant 1996 : *F. lugubris* et *F. paralugubris* confondues

Formica lugubris est une espèce boréo-alpine présente de 600 à plus de 2200 m d'altitude (Gösswald et coll., 1965 ; Gösswald, 1989) avec une dominance à partir de 800 m dans le Jura vaudois (Cherix et Rosengren, 1979). La représentation cartographique de Ronchetti (1980), à partir de données bibliographiques disponibles, indique la présence de *F. lugubris* dans les Pyrénées,

le Jura, les Alpes, la Pologne, la Roumanie, la Bulgarie, la Russie, la Finlande, la Norvège, la Suède et le Royaume Uni. En Suisse, cette espèce est présente dans le Jura, les Préalpes et l'ensemble des Alpes suisses du Valais aux Grisons (Kutter, 1975, 1977). Dans les forêts du Jorat au nord-est de Lausanne (Suisse) la moitié des nids inventoriés en 1988 appartiennent à l'espèce supposée *F. lugubris* (Cherix et Maddalena Feller, 1988).

b. Après 1996 : *F. lugubris* et *F. paralugubris* distinguées

F. paralugubris a été découverte en Autriche, dans le Jura suisse et français, dans les Alpes suisses (Seifert, 1996) mais aussi dans les Alpes françaises et les Pyrénées (Maeder, non publié),

Dans les Alpes suisses (Parc national suisse, canton des Grisons) *F. lugubris* domine (Devenoges, 1999) alors que dans les forêts du Jorat et le Jura vaudois c'est *F. paralugubris* qui domine (Gleyre, 1999 ; E. Vermeille, com. pers.). L'Europe du Nord, et la Russie restent des zones à étudier.

3. DONNÉES SUR LES STRATÉGIES DE REPRODUCTION

Plusieurs hypothèses ont été émises afin d'expliquer la polygynie chez les fourmis des bois. L'une d'entre elles fait appel à la compétition existant entre espèces ou entre populations, une autre étant basée sur l'existence d'un polymorphisme dans la dispersion (Rosengren et Pamilo, 1983). Chez *F. paralugubris*, espèce fortement polygyne, la dispersion peut être inexistante ou s'effectue à courte ou à moyenne distance (Chapuisat, 1998). En effet les sexués femelles perdent facilement leurs ailes comparés à d'autres espèces oligogynes ou monogynes comme *Formica rufa* ou *Formica pratensis*, même avant l'accouplement (Fortelius, 1987 ; Rosengren et coll., 1993). Notons que ce polymorphisme de dispersion peut aussi s'observer entre des populations monogynes et polygynes de la même espèce (Gösswald et Schmidt, 1960).

Les arguments avancés par Rosengren et coll. (1993) pour expliquer la sélection de la polygynie sont d'une part, un risque dans la dispersion et d'autre part, une faible probabilité de réussite de la fondation par parasitisme social temporaire. Ces conditions peuvent découler d'un milieu très pauvre et très rude comme celui de la super-colonie de *F. paralugubris* dans le Jura suisse. Chez cette espèce on a mis en évidence différentes stratégies de dispersion (Cherix et coll., 1993) : notamment l'existence de places d'accouplements sur lesquelles les femelles vierges émettent une phéromone sexuelle pour attirer les mâles (Walter et coll., 1993). Cette stratégie correspond à une dispersion à moyenne distance. Cependant la croissance de la colonie peut aussi se faire par bouturages suite à des accouplements intra-nidaux. Cette option est probablement la plus répandue dans la super colonie (Cherix et coll., 1991 ; Chapuisat, 1998 ; Chapuisat et Keller, 1999). A ce jour nous ne disposons guère d'informations sur les stratégies de reproduction de *F. lugubris*. Aucun hybride n'ayant été découvert, la recherche de barrières pré- ou post-zygotiques est en cours. Plusieurs éléments nous indiquent déjà un décalage temporel dans les vols nuptiaux ainsi qu'un taux différent de perte des ailes illustrant des stratégies de reproduction et de dispersion différentes.

D'un point de vue général les espèces de fourmis des bois mono(-oligo)-gynes ont un taux d'extinction mais aussi un taux de recolonisation plus élevé que les espèces polygynes. De plus elles sont moins vulnérables à la fragmentation de l'habitat pour autant que les habitats fragmentés soient de bonne qualité (Mabelis, 1994). Ces deux points pourraient être des éléments permettant d'expliquer la présence simultanée de *F. lugubris* et *F. paralugubris*. Ainsi *F. lugubris* serait une espèce à fort pouvoir de recolonisation capable de s'adapter à des milieux divers à condition que la compétition avec *F. paralugubris* ne soit pas trop importante. Ainsi lorsque les deux espèces vivent en sympatrie il est fort probable qu'elles développent des stratégies différentes permettant leur coexistence. Nos recherches portent sur les comportements reproducteurs mais aussi les modes de dispersion et de fondation de ces deux espèces jumelles de fourmis des bois.

RÉFÉRENCES

- Bourke, A.F.G. and N.R. Franks, 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press.
- Chapuisat, M., 1996. Characterization of microsatellite loci in *Formica lugubris* B and their variability in other ant species. *Mol. Ecol.* 5: 599-601.
- Chapuisat, M., 1998. Mating frequency of ant queens with alternative dispersal strategies, as revealed by microsatellite analysis of sperm. *Mol. Ecol.* 7: 1097-1105.
- Chapuisat, M. and L. Keller, 1999. Extended family structure in the ant *Formica paralugubris*: the role of the breeding system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 405-412.
- Cherix, D., 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Insectes soc.* 27: 226-236.
- Cherix, D., 1981. *Contribution à la biologie et à l'écologie de Formica lugubris Zett. (Hymenoptera, Formicidae). Le problème des super-colonies*. Thèse (non publiée), Univ. Lausanne.
- Cherix, D., 1983. Intraspecific variations of alarm pheromones between two populations of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 56: 57 - 65.
- Cherix, D., D. Chautems, D.J.C. Fletcher, W. Fortelius, G. Gris, L. Keller, L. Passera, R. Rosengren, E.L. Vargo and F. Walter, 1991. Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. *Ethol. Ecol. Evol., Special Issue 1*: 61-66.
- Cherix, D., D.J.C. Fletcher, D. Chautems, W. Fortelius, G. Gris, L. Keller, R. Rosengren, E.L. Vargo and F. Walter, 1993. Attraction of the sexes in *Formica lugubris* Zett (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc.* 40: 319-324.
- Cherix, D. and G. Gris, 1978. Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura (Hymenoptera, Formicidae). In: *Competition in Social Insects (Proceedings of the Eighth Meeting)* (B. Pisarski and E. Krzyzanowska, Eds), Pulawy: Social Insects Section of the Polish Entomological Society. pp. 7-12.
- Cherix, D. and C. Maddalena Feller, 1988. De la fourmi domestique à la fourmi des bois. *Les cahiers de la forêt lausannoise* 3: 1-42.
- Cherix, D. and R. Rosengren, 1979. Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura suisse par la méthode de coloration au spray. *C.R. UIEIS Sect. française, Lausanne*: 61-69.
- Collingwood, C.A., 1987. Taxonomy and zoogeography of the *Formica rufa* L. species group. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder and H. Rembold, Eds), München: Verlag J. Peperny. pp. 65-67.
- Devenoges, A., 1999. *Distribution des fourmis des bois (groupe rufa) au Parc national suisse, PNS. Applications à l'aide d'un système d'information géographique, SIG*. Diplôme de biologie, Univ. de Neuchâtel.

- Fortelius, W., 1987. Different patterns of female behaviour in mono and polydomous *Formica* populations. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder and H. Rembold, Eds), München: Verlag J. Peperny. pp. 293-294.
- Fortelius, W., 1994. Mating and phototaxis in the wood ant, *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Mem. Zool.* 48: 69-80.
- Gleyre, M., 1999. *Bilan du programme Jorlog : état des connaissances faunistiques dans les forêts de la Ville de Lausanne (Jorat). Approche globale de la biodiversité : application d'un SIG. Evolution dans le temps : exemple du groupe Formica rufa.* Diplôme d'études supérieures en sciences naturelles de l'environnement. Mémoire n°38. Univ. Genève & Univ. Lausanne.
- Gösswald, K., 1989. Die Waldameise : Biologie, Oekologie und forstliche Nutzung. Wiesbaden: Aula.
- Gösswald, K., G. Kneitz and G. Schirmer, 1965. Die geographische Verbreitung der hügelbauenden *Formica*-Arten (Hymenoptera: Formicidae) in Europa. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere* 92: 369-404.
- Gösswald, K. and G.H. Schmidt, 1960. Neue Wege zur Unterscheidung der Waldameisenformen (Hymenoptera, Formicidae). *Entomophaga* 5: 13-31.
- Gris, G. and D. Cherix, 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Mitt. Schweiz Entomol. Ges.* 50: 249-250.
- Höfener, C., B. Seifert and T. Krüger, 1996. A genetic model for disruptive selection on colony social organisation, reproduction, and ecotype distribution in wood ants inhabiting different woodland habitats. *Insectes soc.* 43: 359-373.
- Kutter, H., 1975. Über die Waldameisenfauna der Türkei. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 48: 159-163.
- Kutter, H., 1977. Hymenoptera, Formicidae. *Insecta Helv. Fauna* 6: 1-298.
- Mabelis, A.A., 1994. Flying as a survival strategy for wood ants in a fragmented landscape (Hymenoptera, Formicidae). *Mem. Zool.* 48: 147-170.
- Pamilo, P., D. Chautems and D. Cherix, 1992. Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe. *Insectes soc.* 39: 15-29.
- Ronchetti, G., 1980. Distribution des fourmis du groupe *Formica rufa* en Europe (5 cartes). Deuxième édition. Pavia: Institut d'entomologie de l'université de Pavie (Italie).
- Rosengren, R., D. Chautems, D. Cherix, W. Fortelius and L. Keller, 1994. Separation of two sympatric sibling species of *Formica* L. ants by a behavioural choice test based on brood discrimination. *Mem. Zool.* 48: 237-249.
- Rosengren, R. and D. Cherix, 1981. The pupa-carrying test as a taxonomic tool in the *Formica rufa* group. In: *Biosystematics of Social Insects. Systematics Association Special Volume No. 19* (P.E. Howse and J.L. Clément, Eds), London: Academic Press. pp. 263-281.
- Rosengren, R. and P. Pamilo, 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fenn.* 42: 65-77.
- Rosengren, R., L. Sundström and W. Fortelius, 1993. Monogyny and polygyny in *Formica* ants: the results of alternative dispersal tactics. In: *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller, Ed.), Oxford: Oxford University Press. pp. 308-333.
- Seifert, B., 1991. The phenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* 65: 1-27.
- Seifert, B., 1996. *Formica paralugubris* nov. spec. - a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). *Reichenbachia Mus. Tierkd. Dresden* 31: 193-201.
- Walter, F., D.J.C. Fletcher, D. Chautems, D. Cherix, L. Keller, W. Francke, W. Fortelius, R. Rosengren and E.L. Vargo, 1993. Identification of the sex pheromone of an ant *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Naturwissenschaften* 80: 30-34.