

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE D'ALFORT

ANNEE 2003

**ETUDE EXPERIMENTALE DE LA FONDATION EN
NID ARTIFICIEL D'*ODONTOMACHUS BAURI*
(FORMICIDAE, PONERINAE)**

THESE

pour le

DOCTORAT VETERINAIRE

présentée et soutenue publiquement

devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le

.....

par

Christine, Marie, Pauline VIARIS de LESEGNO

Née le 19 octobre 1977 à Neuilly sur Seine (92)

JURY

Président :

Professeur à la faculté de médecine de Créteil

Membres

Directeur : M. Jacques GUILLOT

Professeur à l'E.N.V.A

Assesseur : M. Alain FONTBONNE

Maître de conférences à l'E.N.V.A

Invité : M. Dominique FRESNEAU

Professeur à faculté de sciences Paris 13

**ETUDE EXPERIMENTALE DE LA FONDATION EN
NID ARTIFICIEL D'*ODONTOMACHUS BAURI*
(FORMICIDAE, PONERINAE)**

THESE

pour le

DOCTORAT VETERINAIRE

présentée et soutenue publiquement

devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le

.....

par

Christine, Marie, Pauline VIARIS de LESEGNO

Née le 19 octobre 1977 à Neuilly sur Seine (92)

JURY

Président :

Professeur à la faculté de médecine de Créteil

Membres

Directeur : M. Jacques GUILLOT

Professeur à l'E.N.V.A

Assesseur : M. Alain FONTBONNE

Maître de conférences à l'E.N.V.A

Invité : M. Dominique FRESNEAU

Professeur à faculté de sciences Paris 13

Remerciements :

A Monsieur le Professeur
De la faculté de médecine de Créteil

Qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse

Hommage respectueux

A Monsieur le Docteur Jacques Guillot
De l'école Nationale Vétérinaire d'Alfort

Qui m'a fait l'honneur d'être mon directeur de thèse,
Pour son accueil bienveillant,

Sincères remerciements

A Monsieur le docteur Alain Fontbonne
De l'école Nationale Vétérinaire d'Alfort

Qui m'a fait l'honneur de participer à ce jury de thèse,
Pour sa gentillesse et son intérêt pour ce travail,

Sincères remerciements

Au Professeur Dominique Fresneau
De l'université Paris-nord

Qui nous a fait l'honneur de participer à ce jury de thèse,
Qui a encadré toute la réalisation de ce travail
Allant jusqu'à l'autre bout de la terre récolter nos fourmis
Pour sa grande disponibilité et son attention quotidienne,
Pour ses conseils précieux et sa grande patience

Je lui témoigne toute ma reconnaissance
Et lui adresse de très sincères remerciements

Merci aussi à tous ceux qui m'ont aidée dans chacune des étapes de cette thèse :

Au Professeur Pierre Jaisson pour m'avoir accueillie dans son laboratoire.

A toute l'équipe du L.E.E.C. de Villeteuse, pour leurs bons conseils, leur aide pratique et leur bonne humeur quotidienne : Riviane, Antoine, Gilles, Fabien, Jérôme, Rum, Alain, et tous les autres.

Aux techniciens du L.E.E.C. qui m'ont beaucoup aidée dans la réalisation pratique de mes expériences : Marie-Claire, Yvonnick, Patrick et Fabrice.

A mes parents pour leur présence constante et leur soutien tout au long de mes études.

A ma fratrie : Sophie pour ses idées farfelues et Bruno pour son immense aide informatique et statistique.

A Mam et Grand-père, j'espère que vous trouverez ici tout ce que vous avez toujours voulu savoir sur *Odontomachus bauri* sans jamais avoir osé le demander.

A Mutty qui me manque tant.

TABLE DES MATIERES

	INTRODUCTION	12
	Chapitre I : Présentation d' <i>Odontomachus bauri</i>	16
I.A.	Place d' <i>Odontomachus bauri</i> dans la classification	16
I.A.1.	Une <i>Formicidæ</i> primitive	16
I.A.2.	Une <i>Ponerinæ</i>	17
I.A.3.	Une <i>Odontomachini</i>	18
I.A.4.	Une <i>Odontomachus</i>	18
I.A.5.	<i>Odontomachus bauri</i>	18
I.B.	Distribution géographique	20
I.C.	Eléments d'anatomie spécifiques à <i>Odontomachus bauri</i>	22
I.D.	Structure des sociétés d' <i>Odontomachus bauri</i>	24
I.D.1.	Organisation de la colonie	24
I.D.2.	Structure du nid	25
I.E.	Régime alimentaire	26
I.F.	Conclusion partielle	26
	Chapitre II : Données connues sur la sociogénèse d' <i>Odontomachus</i>	28
II.A.	La reproduction	28
II.A.1.	L'essaimage*	28
II.A.2.	L'accouplement	29
II.A.3.	La fécondation à l'intérieur du nid	29
II.B.	La fondation* par des femelles essaimantes en milieu naturel :	30
II.B.1.	Recherche d'un lieu propice pour la fondation*	30
II.B.2.	Perte des ailes et début de la ponte	30
II.B.3.	Éclosion des premières larves	31
II.B.4.	Tissage des premiers cocons et émergence des premières ouvrières*	32
II.B.5.	conclusion :	33
II.C.	La fondation* par greffe en milieu naturel	33
II.C.1.	Principe de la fondation* par greffe	33
II.C.2.	Avantages et inconvénients de la fondation* par greffe	34
II.D.	Données biométriques et chronologiques concernant le couvain*	34
II.D.1.	Taille des œufs	34
II.D.2.	Taille des larves	35
II.D.3.	Taille des cocons :	36
II.D.4.	Durée des différents stades de développement du couvain* :	36
II.E.	Évolution démographique de la colonie	37
II.E.1.	Première phase, la fondation*	37
II.E.2.	Deuxième phase, le stade exponentiel	37
II.E.3.	Troisième phase, le stade reproductif	37
II.F.	Régulation de la polygynie* et déterminisme de la caste femelle	38
II.F.1.	Déterminisme du sexe de l'œuf :	38
II.F.2.	Déterminisme de la caste des larves	38
II.F.3.	Conclusion	39
II.G.	Déterminisme de la ponte ouvrière*	40
II.G.1.	Mise en évidence d'une phéromone inhibitrice	40
II.G.2.	Autres stimuli entrant en cause	40
II.H.	Élevage artificiel du couvain*	40
II.H.1.	Élevage artificiel des œufs	40

II.H.2.	Elevage artificiel des larves	41
II.I.	Conclusion partielle.....	42
Chapitre III : Etude expérimentale de la maturation du couvain* d' <i>Odontomachus bauri</i> en nid artificiel		
III.A.	But de l'expérience	44
III.B.	Durée de l'incubation.....	44
III.B.1.	Matériel et méthode	44
III.B.2.	Résultats.....	48
III.C.	Durée du développement larvaire	49
III.C.1.	Matériel et méthode	49
III.C.2.	Résultats.....	51
III.D.	Durée de la nymphose	52
III.D.1.	Matériel et méthode	52
III.D.2.	Résultats.....	52
III.E.	Conclusion et discussion.....	53
Chapitre IV : Rendement de l'élevage en milieu artificiel d' <i>Odontomachus bauri</i> 56		
IV.A.	But de l'expérience.....	56
IV.B.	Matériel et méthode.....	56
IV.C.	Résultats :	56
IV.C.1.	Estimation du rythme de ponte des fondatrices*	56
IV.C.2.	Courbes d'évolution du couvain* d' <i>Odontomachus bauri</i>	57
IV.C.2.a)	Courbes d'évolution parfaite du couvain*	57
IV.C.3.	Courbes d'évolution du couvain* confié à des ouvrières* orphelinées*	58
IV.C.4.	Courbes d'évolution du couvain* de fondatrices*	63
IV.D.	Notion de rendements de la fondation*	65
IV.D.1.	obtention des données	65
IV.D.1.a)	Colonne des naissances d'ouvrières*	66
IV.D.1.b)	Colonne des tissages de cocons	66
IV.D.1.c)	Colonne des éclosions de larves.....	68
IV.D.1.d)	Colonne des pontes d'œufs:	69
IV.D.2.	Calcul des différents rendement	71
IV.D.2.a)	Rythme de ponte.....	71
IV.D.2.b)	Rendement de la phase embryonnaire	71
IV.D.2.c)	Rendement de la phase larvaire.....	72
IV.D.2.d)	Rendement de la phase nymphale.....	73
IV.D.2.e)	Comparaison de la productivité des cinq fondations*	74
Conclusion	78	
Annexe I Classification des familles de <i>Formicidae</i>		
Annexe II	Phylogénie des sous-familles de <i>Formicidae</i> d'après Hölldobler et Wilson (1990)	81
Annexe III	Déterminisme du sexe de l'œuf chez les fourmis	82
Annexe IV	Comparaison du degrés de parenté entre ouvrières* sœurs et entre ouvrière* et mâle frère et sœur chez les fourmis	83
Annexe V	fabrication des nids artificiels	84
Annexe VI	modèle des tableaux de comptage du couvain* :	85
Glossaire :	87	
BIBLIOGRAPHIE		88

Les définitions des mots suivis d'un astérisque pourront être trouvées dans le glossaire.

Introduction

Les fourmis font depuis une cinquantaine d'années le sujet d'études de plus en plus nombreuses. Elles ne jouent ainsi plus seulement un rôle dans des fables ou des films catastrophes : la myrmécologie a trouvé une véritable place dans la recherche scientifique. Leur nombre gigantesque (estimé à plus de dix millions de milliards, Hölldobler et Wilson, 1996), leur distribution géographique extrêmement vaste, leur persistance depuis le Crétacé (les plus vieux fossiles retrouvés dans de l'ambre ont été daté de 92 millions d'années), leur grande biodiversité (plus de 9000 espèces différentes recensées) en font une famille majeure au sein de l'écosystème qui ne peut pas être ignorée. Leurs rôles sont très variés : aération du sous-sol, détritivores, prédatrices de nombreux insectes et acariens nuisibles ou non (termites, pucerons,...), véritable symbiose avec d'autres espèces, mais aussi véritable fléau pour les cultures.

Les fourmis intéressent donc de nombreuses branches scientifiques :

- des écologistes, dans l'étude de l'équilibre des écosystèmes
- des biologistes, dans l'étude de cet insecte présentant une grande diversité représentant autant de stades de leur évolution
- des ethologues, dans l'étude de l'organisation des sociétés myrmécéennes
- des informaticiens, dans l'étude et la modélisation des différentes techniques de chasse, d'attaque ou d'exploration de groupe (intérêt dans la robotique et le développement de l'intelligence artificielle de groupe).

La connaissance des fourmis commence même à avoir un intérêt commercial puisqu'on commence à trouver à la vente des "fermes à fourmis", pour les petits et les grands. Qui sait si dans quelques années les vétérinaires ne retrouveront pas alors dans leur salle d'attente une colonie de fourmis ?

Parmi tous les sujets d'étude intéressants sur les fourmis, la connaissance de la fondation*, création d'une colonie par une jeune reine*, est une base essentielle. Cette phase débute à l'installation d'une jeune reine* tout juste fécondée dans son premier nid, et se termine lorsqu'elle est entourée d'un nombre suffisant d'ouvrières* pour pouvoir se concentrer uniquement sur son rôle de pondreuse. La fondation* est une phase très sensible car

la reine* doit s'occuper de tout et toute seule : il n'y a pas encore suffisamment d'ouvrières* pour s'occuper du couvain*, chercher de la nourriture, défendre le nid contre des agresseurs,... Il y a donc beaucoup de pertes à ce stade et de nombreuses fondations* n'arrivent pas à l'âge adulte. La fondation* en milieu artificiel est très importante à maîtriser pour l'étude des fourmis. Des observations uniquement sur le terrain sont insuffisantes. L'étude en laboratoire permet des observations beaucoup plus faciles et la possibilité de faire de nombreux tests.

Pour obtenir une colonie adulte en laboratoire, il y a deux méthodes. La première consiste à repérer un nid adulte et à le récolter entièrement, ce qui n'est pas évident lorsque la fourmilière est très profonde et étendue. De plus la reine* se trouve souvent profondément dans le nid et aura tendance à s'enfuir en sentant l'attaque. La capture d'une colonie sans reine* n'a aucun intérêt puisqu'elle va mourir faute de cohésion liée à l'absence de la reine* et faute de ponte de nouveaux œufs fécondés (les ouvrières* peuvent alors pondre, mais uniquement des œufs qui donneront des mâles car non fécondés, voir l'Annexe III). La deuxième méthode consiste à récolter dans la nature des femelles ailées* fécondées, cherchant un lieu pour établir sa fondation*. Le facteur limitant pour obtenir une colonie adulte est alors la maîtrise de la fondation* en milieu artificiel.

L'objectif de ce travail est de mieux connaître la fondation* dans des conditions de laboratoire d'une fourmi brésilienne, *Odontomachus bauri*. Notre étude a été menée sur cinq mois pendant l'année 2000 au Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (Université Paris 13). Le L.E.E.C. comporte deux groupes de travail, l'un travaillant sur les comportements adaptatifs sociaux des mammifères et l'autre, qui m'a accueilli pour ce travail, sur l'éthologie des hyménoptères* sociaux, travaillent essentiellement sur les fourmis.

Odontomachus bauri fait partie de la sous-famille des Ponérines*, laquelle regroupe des fourmis considérées comme primitives* dans leur fonctionnement social : les colonies adultes sont généralement peu peuplées, les individus sont de taille assez importante, il y a un faible dimorphisme entre reine* et ouvrière*, ... Tout cela fait des Ponérines un bon modèle d'étude puisqu'elles sont plus faciles à observer et que leur caractère primitif permet d'obtenir un modèle servant de base pour les espèces évoluées* ayant un fonctionnement beaucoup plus complexe. *Odontomachus bauri* se prête donc très bien à cette étude en tant que fourmi primitive un peu plus évoluée que les autres. De plus on retrouve dans la littérature d'autres études sur la fondation* chez une espèce cousine, *Odontomachus*

haematodes, (Colombel 1971, 1972 et 1974) permettant d'avoir une idée de ce que l'on peut chercher chez *Odontomachus bauri*.

Les expériences conduites pour cette étude visent à obtenir, pour des fondatrices* d'*Odontomachus bauri*, des données chiffrées sur les durées des différents temps de maturation du couvain*, l'évolution démographique du couvain* au cours du temps et sur le rendement de la fondation*.

Nous présenterons ainsi tout d'abord les données connues de la biologie d'*Odontomachus bauri*, puis plus spécialement sur sa sociogenèse. Nous exposerons ensuite nos résultats expérimentaux obtenus pour l'étude de la maturation du couvain* et dans un deuxième temps pour l'étude du rendement de la ponte et de l'élevage du couvain*.

Chapitre I : Présentation d'*Odontomachus bauri*

Les fourmis se sont adaptées à la quasi totalité des écosystèmes de la planète. Il y a donc une très grande diversité au sein de cette famille qui comporte plus de 10 000 espèces réparties en 12 sous-familles et 296 genres. Une étude récente, basée sur la divergence de séquences d'ADN mitochondriaux, estime leur apparition au jurassique (Crozier *et al.*, 1997). Le plus vieux fossile connu a été estimé à 100 millions d'années (Hölldobler et Wilson, 1994). En tant qu'insecte social, la fourmi fait partie des arthropodes les plus évolués. La figure 1 montre la place de la fourmi et de l'homme dans l'arbre phylogénétique des espèces.

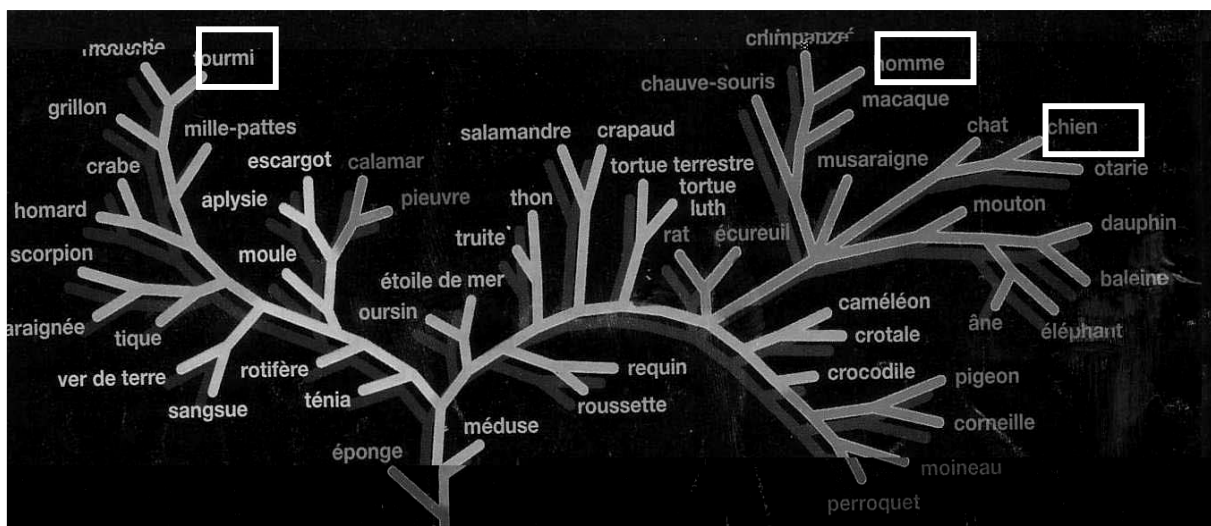


figure 1 Place des fourmis dans l'arbre phylogénétique des espèces. (d'après Hergueta 1999)

I.A. Place d'*Odontomachus bauri* dans la classification

I.A.1. Une *Formicidæ* primitive

Trois sous-familles parmi les douze existantes sont considérées comme "primitives", c'est-à-dire morphologiquement très proches de l'ancêtre commun aux *Formicidæ*. Ces trois sous-familles primitives sont les *Nothomyrmeciinae*, les *Myrmiciinae* et celle qui nous intéresse particulièrement dans cette étude, les *Ponerinae* (voir la classification des familles de fourmis en Annexe I). Ces trois sous-espèces se distinguent des fourmis dites "évoluées" par leur morphologie, assez proche des guêpes, et par un très faible dimorphisme existant entre les reines* et les ouvrières*.

Chez les espèces évoluées, les reines* sont beaucoup plus grandes que les ouvrières*. Lors de la fondation*, la reine* peut utiliser ses réserves importantes (muscles alaires désormais inutiles et graisse) et n'a pas besoin de sortir pour chasser ; la reine* ne sort pas avant la naissance des premières ouvrières*. On parle alors de fondation* claustrale. Chez les fourmis primitives, comme le montre la figure 2, le faible dimorphisme entre la reine* et les ouvrières* rend insuffisantes les réserves de la reine* : pour « fabriquer » sa première ouvrière* elle doit fournir plus de matière qu'elle n'en dispose en réserve. Elle est donc obligée de sortir fourrager et doit sacrifier des œufs pour nourrir ses premières larves et leur permettre d'arriver à l'âge adulte.

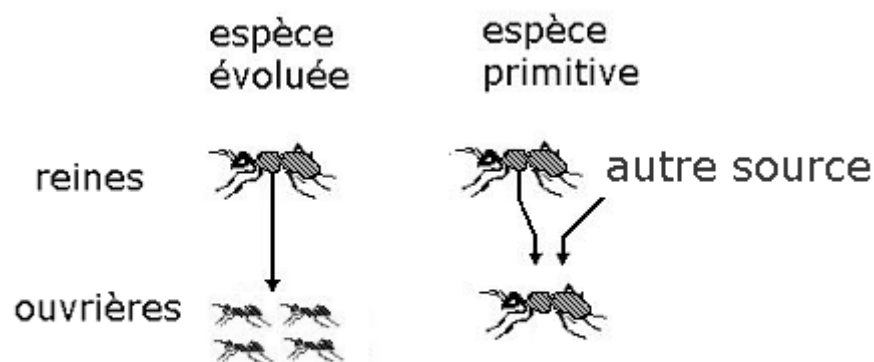


figure 2 Utilisation comparée, entre espèces primitive et évoluée, des réserves nécessaires à la fondatrice* pour donner naissance aux premières ouvrières* : chez les espèces primitives les réserves de la fondatrices* sont insuffisantes pour obtenir une ouvrière* entière (ponte et alimentation de la larve), elle doit sortir de son nid pour trouver de la nourriture pour compléter ses réserves. Chez les espèces évoluées, la disproportion reine*/ouvrière* permet à la fondatrice* de donner naissance à ses premières ouvrières* sans avoir à sortir chasser.

Cette phase de la fondation* est très risquée pour la survie d'une reine* primitive (c'est le cas pour *Odontomachus bauri*) et donc de la future colonie. Obligée de sortir hors du nid pour chasser, elle s'expose à de nombreux dangers.

Les reines* primitives sont peu prolifiques, et par conséquent les colonies sont peu peuplées. Il n'existe pas d'échange de nourriture de type trophalactique (régurgitation de nourriture d'une fourmi à une autre) ni de stratégie de groupe pour la capture des proies.

I.A.2. Une Ponerinae

Parmi ces sous-familles primitives, les Ponérines représentent le groupe le plus important et le plus diversifié. On trouve ainsi :

- Chez les *Ponerinae* : 42 genres et 1300 espèces
- Chez les *Nothomyrmeiinae* : 1 genre et 1 espèce
- Chez les *Myrmeciinae* : 1 genre et 90 espèces

On reconnaît morphologiquement les Ponérines à leur pétiole*, pièce articulant l'abdomen au thorax, formé d'un seul nœud et à une constriction nette entre les deux segments de l'abdomen. Un arbre phylogénétique des sous-familles de Formicidæ avec leurs principales caractéristiques se trouve en Annexe II.

I.A.3. Une Odontomachini

La tribu des *Odontomachini* est très facile à distinguer des autres par la forme et l'implantation très spéciale des mandibules. Comme on peut le constater sur la figure 3, elles sont longues, étroites et articulées sur le bord antérieur de la tête.

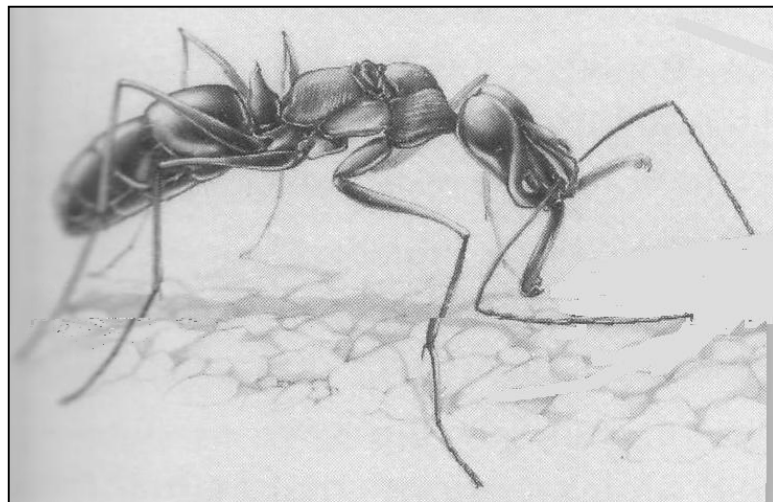


figure 3 *Odontomachus chelifer*, noter l'aspect et l'implantation, des mandibules, typique aux *Odontomachini*, et l'ondulation oblique sur la joue (dessin Katherine Brown-Wing).

I.A.4. Une Odontomachus

On reconnaît le genre *Odontomachus* à la présence, sur chaque joue, d'une ondulation oblique, partant de l'œil et bordant la fossette antennaire. Ces ondulations sont confluentes dans une dépression frontale, derrière les arêtes frontales. La taille des *Odontomachus* avoisine le centimètre.

I.A.5. *Odontomachus bauri*

Son nom officiel est *Odontomachus bauri* (Emery 1892).

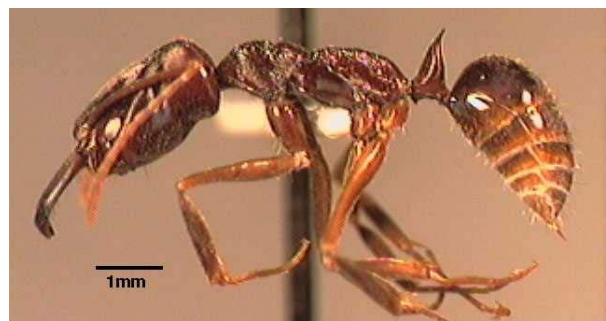
Les critères permettant de la reconnaître sont les suivants

- Présence de stries sur le vertex (partie supérieure du crâne)
- Longueur de tête comprise entre 2,09 et 3,12 mm (Brown, 1976)
- Couleur : brun foncé
- Le premier segment de l'abdomen est lisse et brillant

On reconnaît bien les différents critères d'identification des *Odontomachus* sur les faces latérales des quatre ouvrières* d'espèces différentes de la figure 4.



Odontomachus bauri



Odontomachus brunneus



Odontomachus ruginodis



Odontomachus minutus

figure 4 Profils de quatre différentes espèces d'*Odontomachus* (d'après J.T. Longino 1999)

Le pétiole*, pièce faisant la jonction entre le thorax et l'abdomen, a une forme de dôme, avec deux lignes convexes bien visibles, le surmontant pour former une épine apicale

- Toutes les faces du pétiole* sont rugueuses
- Les soies présentes sur le premier segment de l'abdomen, rend ses contours flous et uniformes.

Les détails du pétiole* d'*Odontomachus bauri* sont illustrés par la figure 5.

Les fourmis de notre étude ont été identifiées comme *Odontomachus bauri* d'après quelques ouvrières* conservées dans l'alcool envoyées au professeur Jacques DELABIE du

laboratoire de myrmécologie de la C.E.P.L.A.C. (Comissão Executiva do Plano de Lavoura Cacaueira), à Bahia au Brésil.

Brown (1976) a défini *Odontomachus bauri* de manière assez vague, regroupant entre autres sous cette dénomination :

- *Odontomachus haematodes* var. *microcephalus* Emery 1890 (Costa Rica, La Caya)
- *Odontomachus haematodes* var. *rugisquama* Forel 1908 (Costa Rica, La Caya)
- *Formica unispinosa* Fabricius 1793 (Guadeloupe)
- *Odontomachus haematodes* var. *pubescens* Roger 1861 (Vénézuéla, La Guaria)

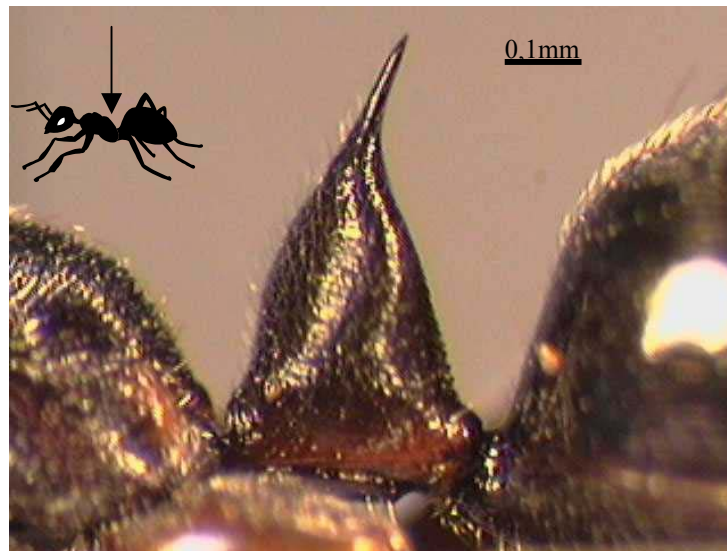


figure 5 Détail du pétiole* d'*Odontomachus bauri*, vue de profil (d'après J.T. Longino 1999)

La nomenclature *Odontomachus bauri* reste donc encore sujette à modification et un peu floue.

I.B. Distribution géographique

On retrouve *Odontomachus bauri* depuis le sud du Costa Rica, d'un bout à l'autre de l'Amérique du sud tropicale, aux îles Galápagos et aux Antilles anglaises. (voir figure 6)

Odontomachus bauri semble être plus résistante à la sécheresse que les autres espèces du même genre. Ses territoires s'étendent beaucoup plus loin dans les zones semi-arides ou à la saison sèche.

Les nids observés par John T. Longino (1999) au Costa Rica étaient presque tous sous des épiphytes et dans la canopée.

Sur la côte pacifique du Costa Rica, *Odontomachus bauri* se localise essentiellement dans des galeries souterraines.

Sur la côte Atlantique, *Odontomachus bauri* semble beaucoup plus rare. On n'y rencontre qu'exceptionnellement un individu au niveau du sol. On les retrouve en effet seulement dans la canopée.



figure 6 Aire de répartition géographique d'*Odontomachus bauri* en Amérique (trait gras)

Quand Brown (1976) a révisé le genre, il n'a répertorié qu'une reine* ailée, récoltée dans les terres basses de la côte Atlantique, près de Guapiles au Costa Rica. Longino (1999) pense que l'étude de Brown (1976) aurait été biaisée par cette localisation un peu spéciale d'*Odontomachus* dans la canopée.

Les nombreuses études réalisées sur *Odontomachus* ont montré un lien étroit entre le choix du site de nidification et la présence d'une termitière à proximité : les termites sont en effet leurs proies favorites et de nombreuses galeries du nid débouchent sur celles de la termitière. Les colonies ayant eu la chance de s'implanter dans de telles conditions sont toujours plus grandes et plus prospères que les autres.

I.C. Eléments d'anatomie spécifiques à *Odontomachus bauri*

Les *Odontomachus* sont très faciles à reconnaître grâce à leurs longues et fines mandibules portées en général grandes ouvertes, formant entre elles un angle de 180° (voir figure 7).

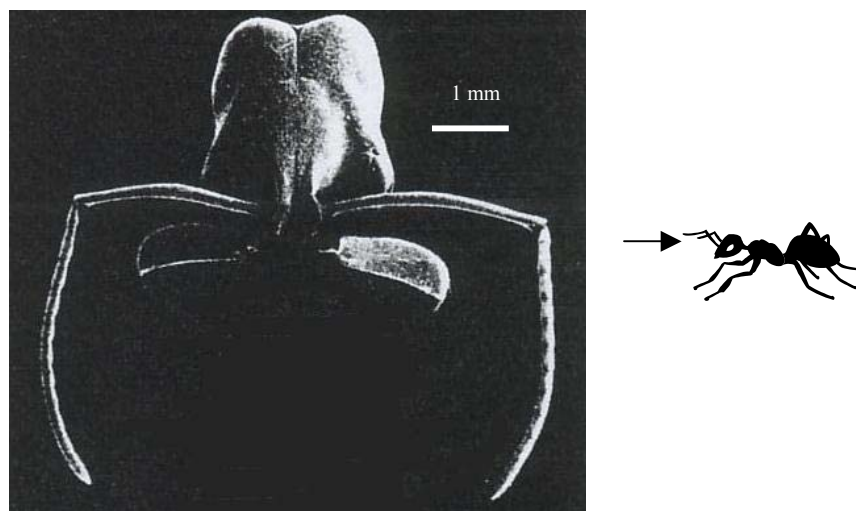


figure 7 Tête d'ouvrière* d'*Odontomachus bauri* vue de face (d'après Groenenberg, 1993)

Des cils sensitifs sont implantés sur chaque mandibule, près de sa base. Les axones des neurones innervant ces cils mesurent 15 à 20 μm de diamètre. Ils font donc partie des neurones sensitifs les plus larges chez les invertébrés et chez les vertébrés. Cela permet une conduite de l'influx nerveux extrêmement rapide. Les mandibules d'*Odontomachus* peuvent en effet se fermer entre 0,33 ms et 1 ms après le stimulus (Gronenberg *et al.*, 1993) . La

séquence de fermeture des mandibules d'*Odontomachus* est illustré par la figure 8. Ce mouvement est le plus rapide jamais mesuré sur un animal (Gronenberg *et al.*, 1993).

Remarque : Les records précédents de vitesse de réaction étaient détenus par la frappe de la patte antérieure d'une mante religieuse (42 ms), la réaction de fuite de la blatte (40 ms), le saut du collembole (4ms) et le saut d'une puce (0,7 à 1,2 ms).

La légèreté des mandibules, creuses et remplies d'air, participe à cette rapidité. On soupçonne aussi la résiline (protéine élastique très importante dans le monde des insectes) de participer à ce record. Les propriétés de stockage d'énergie mécanique de cette protéine seraient très bien adaptées à ce type de mouvement (elle a un rôle important dans le mécanisme des sauts de la puce). La présence de résiline au niveau de l'articulation des mâchoires d'*Odontomachus* reste cependant à prouver.

La vitesse atteinte par l'extrémité de la mandibule est de 8,5 mètres par seconde (Gronenberg *et al.*, 1993), soit une trentaine de kilomètres par heure. Cette vitesse n'est cependant pas constante : elle ralentit nettement vers la fin du mouvement, évitant ainsi aux mandibules de s'entrechoquer trop violemment et de se briser si elles se refermaient à côté de la cible.

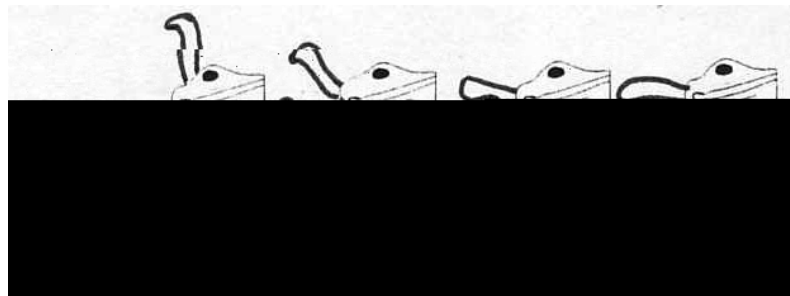


figure 8 Séquence de fermeture des mandibules d'*Odontomachus*. La stimulation des deux longs poils situés à la base de chaque mandibule entraîne leur fermeture ultra-rapide. (d'après Gronenberg *et al.*, 1993)

De plus, comme les mandibules d'*Odontomachus* sont longues (1,8 mm), cela lui permet d'attraper des proies situées à plus d'un millimètre d'elle. De puissants muscles adducteurs maintiennent les mâchoires grandes ouvertes pendant la chasse. Lorsque les antennes détectent l'odeur d'une proie, la fourmi se jette tête la première. Les mâchoires se contractent dès le contact des soies sensibles avec la proie.

La frappe mandibulaire ultra-rapide d'*Odontomachus* a un autre rôle très intéressant : en se refermant violemment sur une surface dure (le sol par exemple), la fourmi se retrouve projetée dans les airs, d'une vingtaine de centimètres en arrière. Bert Hölldobler l'a constaté la première fois qu'il s'est approché d'un nid d'*Odontomachus* : dès qu'il a touché le nid, une vingtaine d'ouvrières* se sont retrouvées sur lui après avoir claqué des mandibules contre le sol et ont commencé à le piquer. Ces mâchoires sont donc un très bon outil de protection du nid (Hölldobler et Wilson, 1994).

I.D. Structure des sociétés d'*Odontomachus bauri*

I.D.1. Organisation de la colonie

On rencontre dans la nature des colonies de différentes tailles (Colombel, 1970) :

- Des colonies de moins de 100 ouvrières*, avec une ou deux reines* et en général un couvain* assez jeune (quelques œufs et larves, un ou deux cocons). Ces colonies, assez rares, sont considérées comme des colonies naissantes.
- Des colonies de 100 à 300 ouvrières*, avec un nombre de reines* faible. On y trouve parfois des cocons qui donneront naissance à des sexués, c'est à dire des mâles et des futures reines*. Elles sont un peu plus fréquentes que les colonies naissantes.
- Des colonies de plus de 300 ouvrières*, avec une reine* pour 80 à 90 ouvrières*. On trouve un couvain* nombreux, à tous les stades de développement ainsi que des cocons de femelles et de mâles. Ces colonies sont les plus fréquemment rencontrées (plus de 80% des colonies)

C'est pendant la saison des pluies (de juin à novembre) que la densité des nids et les populations sont les plus importantes. Les ouvrières* sont alors plus grandes et les essaimages* beaucoup plus fréquents que pendant le reste de l'année.

En laboratoire, on peut mesurer le nombre social : c'est le plus petit groupement d'ouvrières* orphelinées*, c'est à dire séparée de la reine*, permettant la survie du groupe et dans au moins 50% des cas la ponte et l'élevage de couvain*. Ledoux (1952) et Colombel (1972) ont obtenu pour *Odontomachus* une valeur du nombre social de cinq, avec une survie du groupe assez longue et parfois même l'apparition de mâles résultant du développement des

œufs pondus par les ouvrières* (œuf d'ouvrière* = œuf sans fécondation ni méioses = œuf haploïde = mâle, cf. Annexe III).

Ce résultat est très intéressant si on le compare à des valeurs obtenues dans les mêmes conditions chez d'autres espèces. Le nombre social pour *Odontomachus* est exceptionnellement bas : il est de 30 ouvrières* pour *Dolichoderus quadripunctatus* (Torrossian, 1967), de 75 à 100 pour *Aphænogaster subterranea* (Bruniquel, 1970) et de 100 pour *Camponotus vagus* (Benois, 1969). De plus pour ces trois dernières espèces, des groupes de cinq ouvrières* orphelinées* ont une survie très brève. *Odontomachus* présente donc ici un caractère adaptatif intéressant : elle peut compenser le risque de perte de la reine*. Si la reine* meurt, les ouvrières* restantes peuvent pondre œufs qui donneront des mâles. Ces mâles pourront donc disséminer les gènes de la colonie pendant un vol nuptial.

I.D.2. Structure du nid

On rencontre habituellement *Odontomachus bauri* dans les vieilles souches ou des troncs d'arbres abattus en décomposition et à proximité d'une termitière. Les nids sont diffus, sans architecture précise, composés de galeries et de logettes creusées dans le bois et jusque 15 centimètres sous terre (voir figure 9)

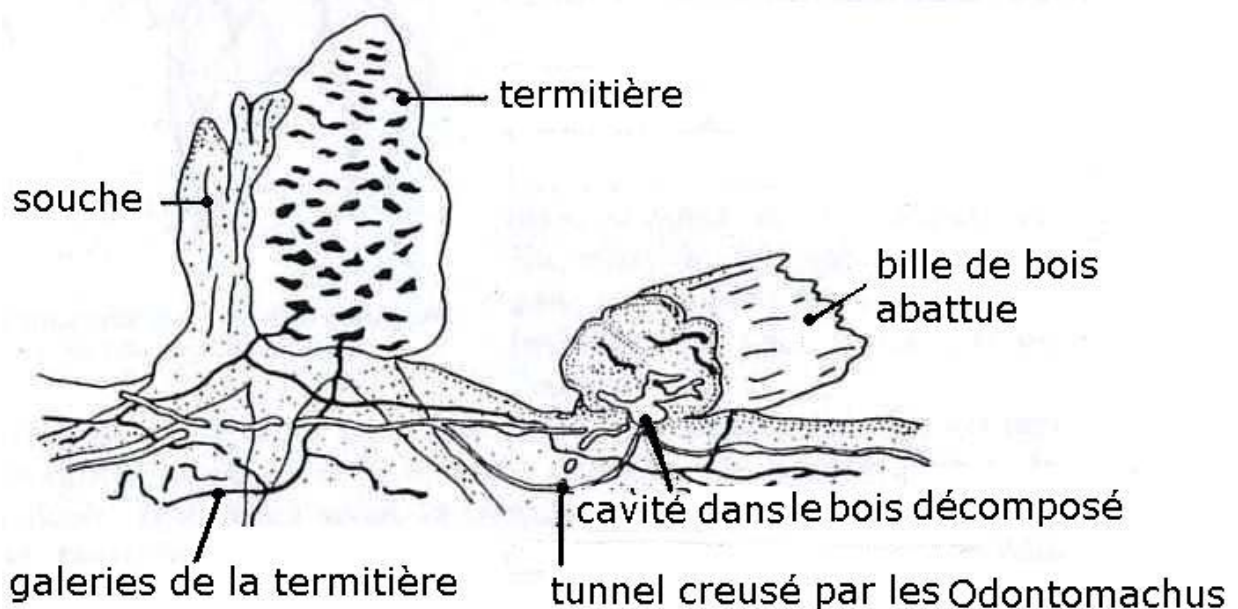


figure 9 Exemple de structure d'un nid adulte d'*Odontomachus* relié aux tunnels d'une termitière préalablement installée (d'après Ledoux, 1952)

Les logettes sont généralement dans le bois ou juste en dessous dans le sol. Les galeries peuvent s'étendre sur deux ou trois mètres et croisent les galeries des termitières.

Odontomachus n'est pas très douée pour le forage de logettes. Ces dernières sont donc la plupart du temps préexistantes. Les ouvrières* se limiteront à les agrandir et à creuser des galeries dans le bois et dans le sol.

I.E. Régime alimentaire

Les *Odontomachus* ont un régime strictement entomophage. Leur nourriture est essentiellement composée de termites ne dépassant pas 8 à 10 mm de long. Seules les proies vivantes et en mouvement attirent les ouvrières*.

La séquence de chasse est toujours la même : la fourmi attrape le thorax de sa proie entre ses mandibules, replie son abdomen et injecte son venin. Elle ramène alors la proie paralysée dans le nid. Les ouvrières* chassent toujours seules, il n'y a pas d'entraide, même si elles se retrouvent par hasard sur la même zone.

Chez *Odontomachus*, il n'y a pas de trophallaxie entre les individus adultes* Les mâles, ne quittant jamais le nid, ne sont ainsi jamais nourris, même par les proies ramenées au nid, et ont par conséquent une durée de vie relativement brève. Les reines* se nourrissent d'œufs trophiques*, pondus par elle même ou par les ouvrières*, et d'aliments destinés aux larves.

Les larves sont couchées sur le dos et les ouvrières* déposent sur leur ventre des aliments. Après stimulation par l'ouvrière*, la larve replie le tête pour déguster son repas. Si l'aliment tombe, la larve est incapable de le ramasser. Donc sans ouvrières*, les larves mourraient de faim.

Les observations de Ledoux (1952) ont montré que les larves seraient nourries uniquement avec des proies vivantes entières paralysées. Les très jeunes larves seraient nourries avec des petites boulettes préalablement mâchées par les ouvrières*.

I.F. Conclusion partielle

Nous disposons de données relativement nombreuses sur la biologie générale d'*Odontomachus bauri*, ce qui va nous permettre d'adapter le mieux possible nos conditions d'élevage : température, degré hygrométrique, alimentation, structure du nid,... Nous allons

donc maintenant nous concentrer plus particulièrement sur les données connues sur la sociogénèse dans le genre *Odontomachus*. La connaissance de ces données est importante pour mettre en place nos expériences, exploiter nos résultats et les comparer avec celles des espèces voisines.

Chapitre II : Données connues sur la sociogénèse d'*Odontomachus*

Odontomachus bauri n'a pas beaucoup été étudiée jusqu'à maintenant, mais les quelques chercheurs qui se sont intéressés à elle, se sont essentiellement attachés à sa sociogénèse. Cette période est en effet particulièrement intéressante, tant pour les embryologistes que pour les éthologues. On voit ainsi apparaître les différentes étapes de la mise en place de l'organisation complexe de la colonie. De plus, le couvain* étant la base de la cohésion des individus de la colonie (en son absence, il y a déstructuration des liens sociaux qui soudent la colonie), sa connaissance est un point fondamental pour comprendre le fonctionnement d'une société. Nous rappellerons donc dans ce chapitre les connaissances actuelles sur la sociogénèse d'*Odontomachus*, considérant que c'est un groupe relativement homogène.

II.A. La reproduction

L'accouplement est un phénomène très difficile à reproduire en laboratoire et n'est pas encore maîtrisé : il fait l'objet de quelques essais peu concluants jusqu'à présent. Les données récoltées proviennent donc uniquement d'observations sur le terrain.

II.A.1. L'essaimage*

Des observations de Colombel (1971) sur la souche africaine d'*Odontomachus haematodes* ont montré qu'il n'y avait pas de véritables vols d'essaimage* communs, mais une sortie régulière de mâles et de femelles, tout au long de l'année. Ces sorties sont plus fréquentes à la saison des pluies. L'ouverture de tels nids permet en effet de trouver des sexués quelque soit la période de l'année, du moment que la colonie est suffisamment populeuse..

A la sortie du nid, les mâles s'envolent verticalement dès qu'ils aperçoivent de la lumière. Les femelles quant à elles ne pensent qu'à fuir la lumière et à s'abriter sous les débris du nid. La formation d'un couple semble donc assez peu probable. Durant ses observations, Colombel n'en a vu qu'une seule fécondation. Cependant, ce phénomène aurait un grand intérêt car il empêcherait une fécondation intracoloniaire et favoriserait donc une fécondation

croisée entre différentes colonies, et limiterait la consanguinité. Nous ne disposons hélas pas d'autres données sur l'essaimage* d'*Odontomachus* puisque les sorties nuptiales n'impliquent pas un nombre important d'individus, ils sont difficiles à observer et demandent beaucoup de chance et de temps.

II.A.2. L'accouplement

Le mâle poursuit la femelle et cherche à la monter. La femelle le rejette s'il y a trop de lumière. Par contre, si la lumière n'est pas trop forte elle accepte les avances du mâle passivement. L'accouplement dure trente à quarante secondes. Il pourrait y avoir accouplement avec plusieurs mâles à la suite, puis la femelle fécondée part à la recherche d'un site de nidification approprié.

II.A.3. La fécondation à l'intérieur du nid

Les accouplements à l'intérieur du nid sont très fréquents chez *Odontomachus haematodes* (Colombel, 1972). Des dissections ont montré la présence de spermatozoïdes dans les voies génitales des femelles juste après l'accouplement. L'accouplement est donc efficace. De plus, on obtient le même taux de réussite de fondation* (75%) pour des femelles ailées* récoltées dans la nature que pour des femelles prélevées dans le nid.

Colombel suppose que la fécondation à l'intérieur du nid est de règle. Ledoux (1952) arrive à la même conclusion pour *Odontomachus assiniensis*. Haskins (1941) quand à lui affirme l'existence de véritables vols nuptiaux chez *Odontomachus hæmatodes*. Cependant, Haskins a travaillé sur la souche américaine d'*Odontomachus hæmatodes* alors que Colombel sur la souche africaine, ce qui pourrait expliquer leur divergence d'opinion.

De toute façon, une fécondation intracoloniaire n'est théoriquement pas suffisante pour la prospérité d'une espèce. En effet, sans apport de nouveaux gènes, des problèmes de consanguinité se posent. Nous manquons malheureusement de données sur le sujet, et ne pouvons donc que supposer que les deux types de fécondation coexistent car elles sont des intérêts complémentaires. La fécondation intracoloniaire augmente la taille de la colonie en fournissant de nouvelles pondueuses à la colonie, et augmente son rayon d'action en donnant naissance à un nid secondaire à proximité (voir II.C.1 *Principe de la fondation* par greffe*). La fécondation intercoloniaire permet quand à elle un brassage des gènes et des caractères, permettant une meilleure stabilité de l'espèce, et une bonne occupation du terrain par installation de nouveaux nids à distance.

II.B. La fondation* par des femelles essaimantes en milieu naturel :

Juste après l'accouplement, la femelle ailée* doit se dépêcher de trouver un endroit où s'installer pour fonder sa propre colonie. En effet, la période de recherche du site de nidification est très dangereuse, la femelle étant seule, à l'extérieur, entourée de prédateurs et de nombreux dangers. Cette phase engendre des pertes très importantes. Le choix du site de nidification est tout aussi primordial pour le devenir de la colonie (voir paragraphe I.B).

II.B.1. Recherche d'un lieu propice pour la fondation*

La femelle peut soit s'installer à proximité directe du nid où elle est née (fondation* par greffe) soit s'éloigner pour établir sa propre zone de contrôle. Pour s'éloigner, la femelle ailée* commence par s'envoler, mais le vol est très peu efficace chez les *Odontomachus*. Il ne permet pas à la femelle de s'éloigner de plus de 10 ou 20 mètres. Elle effectue le reste du chemin en marchant jusqu'à trouver un endroit approprié. Comme il est mentionné plus haut, l'humidification, l'ensoleillement, l'existence de galeries préalablement creusées par des insectes et la présence d'une termitière à proximité sont très importants dans le choix du site de nidification.

II.B.2. Perte des ailes et début de la ponte

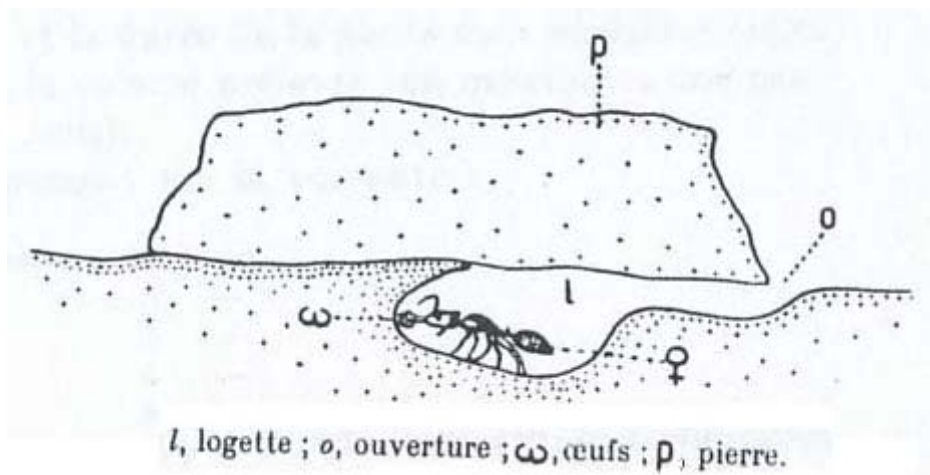


figure 10 Logette creusée sous une pierre par une femelle fondatrice* *Odontomachus*.
(d'après Ledoux, 1952)

La jeune fondatrice* creuse une logette de petite taille ou s'installe dans une galerie déjà creusée (voir figure 10). Trois à cinq jours plus tard, elle perd une par une ses deux paires d'ailes, qu'elle recycle en les dévorant juste après. Il faut environ 20 minutes pour cela. L'activité de la fondatrice* diminue alors nettement. Elle referme l'entrée de sa logette à

l'aide de matériaux humides. La fondatrice* ne peut plus sortir, mais les éventuels prédateurs ne peuvent pas s'en prendre à elle non plus, ce qui est capital car le début de la ponte est le moment où la reine* est la plus vulnérable.

Le premier œuf est pondu entre le cinquième et le huitième jour. Le rythme de ponte est alors de un œuf toutes les 24 heures. Au dixième jour, la sortie est dégagée, et elle le restera dorénavant toujours. La fondatrice* ne s'éloigne pas de la logette, mais si elle trouve à proximité des petits insectes (de moins de 3 ou 4 mm), elle peut les tuer et les ramener dans la logette pour les manger. Grâce aux proies capturées, la ponte devient plus efficace. La reine* reste encore assez timide et ne prend pas de risque lors de ses sorties, car si elle venait à mourir, tous ses efforts seraient anéantis. Le rôle de la fondatrice* est alors de pondre et de nettoyer ses œufs. La photographie de la figure 11 montre une *Odontomachus bauri* attrapant un amas d'œufs entre ses mandibules pour les transporter ailleurs ou les nettoyer.



figure 11 Amas d'œufs d'*Odontomachus bauri* entre les mandibules d'une ouvrière*.
(photographie D. Fresneau)

II.B.3. Eclosion des premières larves

Les premières larves apparaissent vers la fin du premier mois. Pourtant il ne faut que huit jours pour la ponte du premier œuf et une dizaine de jours d'incubation, soit une vingtaine de jours en tout. Cette différence s'explique par un rendement très faible de la ponte. La reine* est en effet seule à s'en occuper et le taux d'oophagie étant assez important puisque l'alimentation de la reine* n'est pas optimale. La photo de la figure 12 montre une femelle ailée*, qui ne s'est pas encore envolée pour quitter le nid, nettoyant des larves.



figure 12 Larves d'*Odontomachus bauri* à différents stades dans un nid artificiel. Une femelle ailée* est en train de déposer de la nourriture sur le ventre de l'une d'entre elles. (photographie D. Fresneau)

Dès l'éclosion de la première larve, les sorties de la reine* s'arrêtent, et donc l'apport de proies aussi. La ponte en pâtit beaucoup : la reine* est moins bien nourrie, elle pond moins et l'oophagie augmente d'autant. Des œufs disparaissent aussi pour nourrir les larves affamées. Les sorties reprennent au bout de quelques jours. Le rythme de ponte augmente à nouveau, mais ne dépassera alors pas un œuf toutes les 30 heures.

On notera aussi qu'il n'y a pas d'éclosion de larves tous les jours. Cela peut sembler illogique puisque la ponte fournit environ un œuf par jour, mais cela s'explique par l'oophagie* : au lieu d'éclore plus tard, ils sont dévorés par la reine* ou donnés aux larves.

Une oophagie trop importante remet donc en question le succès de la fondation*.

II.B.4. Tissage des premiers cocons et émergence des premières ouvrières*

Le premier cocon est tissé vers un mois et demi. La reine* dépose des débris divers sur la larve qui s'en servira de trame pour coller les fils qu'elle sécrète et donner une forme au cocon. Le cocon est d'abord beige clair puis prend en séchant une teinte marron foncé. Un des deux bouts se colore plus tard d'une tache ronde et noire (voir figure 13). On reconnaît là de manière précise le moment de la mue imaginale*. Le tube digestif des larves est en effet bouché, l'ampoule rectale s'ouvre sur l'extérieur lors de la mue imaginale*. L'expulsion du méconium laisse une trace noire au pôle arrière du cocon.

L'ouverture du premier cocon, vers deux mois et demi ou trois mois, laisse apparaître une ouvrière* de taille inférieure à la moyenne (par rapport à une ouvrière* née dans une colonie adulte* et de coloration claire. Assez timorée, elle ne s'éloigne pas trop du couvain* et est nourrie par la reine*. Elle prendra sa couleur noire définitive au bout de quelques jours. Après l'apparition de la quatrième ou cinquième ouvrière*, elles deviennent moins timorées, assurent le fourragement* et le soin du couvain* avec une efficacité réelle. La vie de la fondatrice* change alors du tout au tout. Ses ouvrières* l'aident beaucoup et elle peut se consacrer uniquement à la ponte. Le rendement de la ponte et du développement du couvain* augmente alors nettement.

Au sixième mois, la colonie compte une dizaine d'ouvrières*.



figure 13 Cocons de fourmis. On distingue nettement la trace noire laissée à l'arrière des cocons par le méconium. (American Museum of Natural History, 2003)

II.B.5. conclusion :

Le mode de fondation* observé chez *Odontomachus* est dit de type indépendant. Il est intéressant de constater qu'il regroupe des caractères considérés comme primitifs et d'autres comme évolués.

II.C. La fondation* par greffe en milieu naturel

II.C.1. Principe de la fondation* par greffe

Par analogie au terme botanique, on parle de greffe pour une fondation* lorsqu'une femelle fécondée part, avec un groupe d'ouvrières* plus ou moins important, pour démarrer une nouvelle colonie. D'après des observation de Colombel (1972 c), seules les gynes

(sexuées femelles) peuvent décider de s'éloigner de la colonie mère (des ouvrières* seules ne le peuvent pas). La fondatrice* s'installe alors généralement à proximité immédiate de la colonie.

La colonie mère et la fondation* restent en contact et échangent des individus et du couvain*. On parle de système polycalique* : plusieurs nids pour une seule supercolonie.

II.C.2. Avantages et inconvénients de la fondation* par greffe

La fondation* par greffe est beaucoup plus efficace que la fondation* par essaimage* puisque la jeune fondatrice* a déjà des ouvrières* expérimentées pour l'aider. Le rendement de la ponte est donc très bon dès le départ. Ce mode de fondation* permet d'augmenter la zone de contrôle de la colonie, ainsi que sa zone de chasse. La colonie répartissant ses individus dans plusieurs nids autonomes ne « met pas tous ses œufs dans le même panier » : si une des colonies disparaît, cela n'a pas beaucoup d'importance.

Par contre, une fondation* par greffe ne permet pas une dissémination de ses gènes au sein de l'espèce, ce qui devrait être la motivation de toute reproduction sexuée. La fondation* par greffe n'est donc pas suffisante pour avoir une bonne survie de l'espèce, mais c'est un grand avantage pour la conquête de terrain.

II.D. Données biométriques et chronologiques concernant le couvain*

La connaissance des données biométriques sur le couvain* permet entre autre de différencier les œufs pondus par la reine* de ceux pondus par les ouvrières*, légèrement plus petits. Ils permettent aussi d'avoir une idée sur l'âge approximatif des larves et leur stade de développement. On pourra aussi déterminer, à partir d'un certain stade, si la larve va donner naissance à une ouvrière* ou à une sexuée.

II.D.1. Taille des œufs

Colombel (1971) a mesuré des lots d'œufs d'*Odontomachus haematodes* obtenus à partir d'une reine* isolée d'une part, et à partir d'ouvrières* orphelinées* d'autre part. Les résultats obtenus par Colombel sont synthétisés dans le tableau I.

	Taille des œufs pondus par	
	les ouvrières*	par la reine*
moyenne	1,13 mm	1,26 mm
variance	0,018	0,006
coefficient de variation	1,2 %	6 %

tableau I Comparaison de la taille des œufs pondus par des reines* et des ouvrières* *Odontomachus bauri* (d'après P. Colombel, 1971)

Les mesures de Colombel nous montrent donc qu'il existe une différence non négligeable entre la taille des œufs d'ouvrières* et ceux de la reine*. On pourrait ainsi d'après Colombel identifier l'origine d'un œuf par une simple mesure.

II.D.2. Taille des larves

Nous nous limiterons ici aux larves destinées à donner des ouvrières*. On distingue quatre stades larvaires chez *Odontomachus*.

La larve du premier stade, mesure entre 0,76 et 1,08 mm à la sortie de l'œuf. Nourrie, léchée et nettoyée constamment par les ouvrières*, elle grossit rapidement et régulièrement. La première mue a lieu pour une taille moyenne de 1,40 mm. Lors du premier stade, la larve voit sa taille augmenter de 52 % environ.

La deuxième mue a lieu à une taille moyenne de 1,96 mm. Lors du deuxième stade, la longueur de la larve augmente d'environ 40 %.

La troisième mue a lieu pour une taille moyenne de 3 mm, ce qui correspond à une augmentation de 53 % de la taille.

La larve de stade quatre atteint une taille comprise entre 4,64 et 4,92 mm. Au moment de la nymphose, sa taille a augmenté de 59 % depuis la dernière mue.

Les larves du quatrième stade ont une hétérogénéité beaucoup plus importante. Ce serait la conséquence de l'accentuation des différences individuelles entre les larves.

Colombel (1974) a réalisé ces mesures sur des larves nées d'œufs pondus par des reines* *Odontomachus haematodes* dans des colonies prospères et sur des larves élevées sans l'aide d'ouvrières*, par élevage artificiel (voir II.H), nourries d'œufs écrasés et de fragments de termites. Les résultats sont analogues et se confirment donc l'un l'autre. La technique

utilisant l'élevage artificiel du couvain* est plus intéressante car elle permet d'associer un âge précis aux tailles et aux stades des larves.

II.D.3. Taille des cocons :

La larve tisse son cocon à une taille comprise entre 4,64 et 4,92 mm, dès que les ouvrières* commencent à déposer sur elle des minuscules débris de bois, de terre, de sable,... La larve s'aide de ces débris pour tisser la trame de son cocon, puis les ouvrières* les retirent. Après une vingtaine d'heures, la larve est enfermée dans un cocon beige clair translucide. Il prends sa teinte définitive marron foncé après deux jours.

Du fait des mouvements de la larve pendant le tissage, le cocon est bien plus grand que la larve : il mesure de 6,3 à 7,8 mm de longueur.

On peut voir sur les cocons âgés un cercle noir sur l'une des extrémités. Cela correspond à l'excrétion du méconium, premiers déchets de la nymphe, séché contre la paroi du cocon. Cette tache permet donc de repérer le côté où se trouve l'abdomen de la nymphe.

II.D.4. Durée des différents stades de développement du couvain* :

L'incubation de l'œuf d'*Odontomachus haematodes* dure 9 à 10 jours d'après Colombel (1971), mais cette valeur serait très sensible aux variations microclimatiques. Quelques heures avant l'éclosion, on peut voir à la loupe binoculaire la larve bouger à l'intérieur de l'œuf. Dès que les pièces buccales de la larve effleurent la surface, les ouvrières* viennent lécher l'ouverture créée et l'agrandir. La membrane de l'œuf est déchirée puis dévoré par les ouvrières*.

Sans la présence d'ouvrière*, une larve seule ne peut pas s'extraire de l'œuf et s'y dessèche.

Chez *Odontomachus haematodes* :

- Le premier stade larvaire dure entre 5 à 6 jours,
- Le second stade larvaire dure 3 jours et demi,
- Le troisième stade larvaire dure 5 jours,
- Le quatrième stade larvaire dure un peu plus de 5 jours, c'est le stade le plus variable.

La durée totale moyenne de la vie larvaire est de 20 jours.

Le développement nymphal dure 21 jours. L'émergence de l'ouvrière* néonate prend une heure ou deux. Les extrémités acérées de ses mandibules percent la paroi du cocon au

tiers de sa hauteur, le trou s'agrandit puis laisse paraître les pattes prothoraciques. La jeune ouvrière* s'extrait ensuite délicatement. Elle reçoit ici aussi l'aide des ouvrières*, mais peut cependant se débrouiller toute seule. A la sortie du cocon, la fourmi est de couleur très claire et est relativement inactive. Sa teinte foncée définitive apparaît après quelques jours et l'ouvrière* commence à s'affairer auprès du couvain*.

La durée de vie moyenne d'une ouvrière* *Odontomachus* est de 12 à 13 mois.

II.E. Evolution démographique de la colonie

II.E.1. Première phase, la fondation*

La fondatrice* reste seule jusqu'à l'émergence de sa première fille, au bout d'environ deux mois et demi ou trois mois. Après cinq ou six mois, la colonie compte une dizaine d'ouvrières*.

Les premières ouvrières* sont plutôt petites et de caractère timide. A première vue, cela peut sembler être un point faible, mais c'est tout le contraire. La biomasse produite par la reine* seule est très limitée car elle doit réaliser toute seule tous les travaux dans la fourmilière : chasser, pondre, s'occuper du couvain*,... Elle a donc intérêt à avoir une aide nombreuse le plus rapidement possible. En économisant sur la taille des ouvrières*, leur nombre augmente donc logiquement plus vite. De plus, le fait que les ouvrières* ne soit pas téméraires permet aussi une économie au niveau des pertes : mieux vaut qu'elle ne prennent pas trop de risques lors de la chasse tant que la fondation* est encore à un stade très fragile.

II.E.2. Deuxième phase, le stade exponentiel

En un an, la colonie arrive laborieusement à quinze ou vingt ouvrières*. Quand la colonie atteint l'âge de deux ans et demi, 200 ouvrières* vivent dans le nid, mais il n'y a toujours qu'une seule reine*. Le rendement de la ponte de la reine* est beaucoup plus efficace grâce aux nombreuses ouvrières* qui donnent de bon soins au couvain*, ramènent une nourriture abondante et défendent efficacement le nid contre d'éventuels prédateurs.

II.E.3. Troisième phase, le stade reproductif

A partir de la troisième année, il y a une explosion démographique due à la naissance d'une ou deux reines* supplémentaires. La population passe alors de 300 à 900 ouvrières* en une seule année et la colonie possède alors six ou sept reines*

La fécondation des jeunes femelles a lieu à l'intérieur même de la colonie, avec ses propres mâles. Les reines* sont donc fécondées par leurs frères, cousins, oncles,... Il se pose donc un problème de consanguinité.

La croissance de la colonie s'équilibre et la population ne dépasse pas 1300 ouvrières*. On suppose qu'au dessus de ce nombre, il y a fragmentation de la colonie (voir II.C.1).

Des jeunes sexués s'envolent régulièrement de la colonie, pour fonder une nouvelle colonie après un vol nuptial. Le cycle recommence alors.

II.F. Régulation de la polygynie* et déterminisme de la caste femelle

II.F.1. Déterminisme du sexe de l'œuf :

La reine* choisit de donner naissance à des œufs mâles ou femelles (cf. Annexe III). Les œufs mâles sont haploïdes : ils résultent d'un ovule non fécondé et n'ont donc qu'un simple jeu de chromosomes. Les œufs femelles sont diploïdes : ils résultent d'un ovule fécondé par un spermatozoïde et possède donc un double jeu de chromosomes. C'est au moment du passage de l'ovule au niveau du réceptacle séminal que la reine* décide, en fermant ou en laissant ouvertes des valvules, si des spermatozoïdes peuvent descendre de la spermathèque ou non. Ainsi elle décide de la proportion d'œufs mâles pondus, ou « sex-ratio primaire »

Les ouvrières* nourrices peuvent corriger cette sex-ratio en laissant mourir certains œufs, décidant ainsi de la sex-ratio secondaire.

II.F.2. Déterminisme de la caste des larves

Les œufs des femelles sexuées et des ouvrières* sont strictement identiques : ils ont la même taille, la même couleur, le même génome. Le déterminisme de la caste d'un œuf femelle (sexuée ou ouvrière*) est uniquement de nature environnementale. Parmi les facteurs déterminants les plus importants, on retrouve l'alimentation des larves, tant au niveau qualitatif que quantitatif, la température du nid et l'état de santé de la reine*. Une reine* en bonne santé émet en continu des phéromones inhibitrices limitant la transformation de larves en futures reines*.

En définitive, le nombre de reines* installées dans le nid s'équilibre à une pour 80 à 90 ouvrières* dans une colonie adulte d'*Odontomachus bauri*. Le nombre de reines* dans la

colonie dépend donc à la fois des ouvrières* (alimentation données aux larves) et de la reine* (phéromones inhibitrices).

II.F.3. Conclusion

La reine* a deux moyens de transmettre son capital génétique : en donnant naissance à des ouvrières* pour la survie de la colonie et en donnant naissance à des sexués qui quitteront le nid pour, au cour d'un essaimage*, sauvegarder les gènes de la colonie au sein de l'espèce.

Le raisonnement du point de vue des ouvrières* est différent. Comme le montre l'Annexe IV une ouvrière* a 75 % de gènes en commun avec chacune de ses sœurs. Elle n'en aurait que 50 % en commun avec l'une de ses filles (si elle pouvait se reproduire). Donc, pour assurer la pérennité de ses gènes, elle a plus d'intérêts à aider sa mère dans sa fonction de reproductrice qu'à devenir elle-même reproductrice. L'intérêt de la reine* et des ouvrières* pour la survie du couvain* femelle est identique.

Par contre, il n'y a que 25 % de gènes en commun entre une ouvrière* et un de ses frères. Du point de vue de l'intérêt des ouvrières*, les mâles sont un poids lourd pour la colonie : ils coûtent plus cher à produire qu'une ouvrière* et ne font pas leur part de travail dans le nid. Ils ne sont donc pas bien traités, ne sont pas nourris par les ouvrières* et ont une durée de vie très courte. Ils fécondent les femelles sexuées du nid et s'envolent au dehors vers un site d'essaimage*, accomplir leur destin : exporter le patrimoine génétique de la colonie puis mourir. Les intérêts des ouvrières* et de la reine* divergent donc au sujet des mâles.

Remarque : le raisonnement est en pratique plus complexe car lors du vol nuptial la reine* est fécondée par plusieurs mâles à la suite. Toutes les ouvrières* du nid n'ont donc pas le même père. On suppose que cela pourrait jouer un rôle dans les relations entre ouvrières*, créant une plus grande solidarité entre sœurs qu'entre demi-sœurs. La situation se complique encore plus lorsqu'il s'agit de colonies à plusieurs reines*, comme c'est le cas pour *Odontomachus*. Les liens de parentés restent tout de même très serrés puisque toutes les nouvelles reines* sont les filles de la reine* fondatrice*, et seraient fécondées par leurs frères (les mâles ayant une survie très brève dans la colonie, ils ont forcément été pondus sur une même période, et ont donc soit la même mère, soit des mères sœurs, fille et mère, nièce et tante, ...).

II.G. Déterminisme de la ponte ouvrière*

II.G.1. Mise en évidence d'une phéromone inhibitrice

La ponte des ouvrières* est inhibée en présence de la reine*. Colombel (1972 a) a mis en évidence l'existence d'une phéromone royale qui participerait à ce phénomène. Il a constaté d'une part que des ouvrières* orphelinées* se mettaient à pondre quatre jours après le retrait des reines*. D'autre part, si l'odeur de la reine* est amenée par un système de courant d'air, la ponte des ouvrières* ne reprend que dix jours plus tard. On peut retarder la ponte jusqu'au onzième jour en ajoutant à la nourriture standard de morceaux de reines* fraîchement tuées et dilacérées.

II.G.2. Autres stimuli entrant en cause

La présence d'une reine* active et en bonne santé représenterai un stimulus sensoriel bien plus important. Une étude récente menée au L.E.E.C. (Laboratoire d'éthologie Expérimentale et comparée, Université Paris XIII) a montré une reprise de la ponte d'ouvrières* orphelinées* une dizaine de jours après l'apparition de cocons (Denis, 2001).

Le stress jouerait lui aussi un rôle. En effet, un simple déménagement forcé d'ouvrières* orphelinées* depuis longtemps arrête la ponte pendant 1,8 jour (Colombel, 1972 a).

II.H. Elevage artificiel du couvain*

L'élevage artificiel du couvain* consiste à faire évoluer des œufs jusqu'à obtenir des adultes* en absence d'ouvrières* et de reine*. Le grand intérêt de cette technique est la vérification des hypothèses sur les relations existantes entre le couvain* et les adultes*. Il permet aussi de vérifier les différents intervalles de temps entre les stades d'évolution du couvain* de manière très précises.

II.H.1. Elevage artificiel des œufs

Colombel (1974) a prélevé des œufs d'*Odontomachus haematodes*, juste après leur ponte, grâce à une aiguille stérile. L'œuf est déposé dans une goutte de paraffine, au fond d'un verre de montre, et mis à l'étuve à 24-25°C. A l'éclosion, il faut aider la larve à s'extraire de sa gangue, en la sortant très délicatement, sans l'abîmer.

Cette méthode devrait sans doute pouvoir être améliorée puisqu'on a seulement 15 % de succès, ce qui est très peu si on considère que les œufs sont protégés des prédateurs en tout genre (acariens, reines*, larves et ouvrières* affamées, moisissures,...).

La plupart des pertes d'œufs avec la méthode de Colombel sont dues à une mauvaise survie au premier jour. L'observation plus poussée des relations entre les nourrices et les œufs apporterait sans doute des éléments de réponse. Colombel ne tient en effet ici compte ni de l'importance possible du regroupement des œufs en amas, ni de leur déplacement et léchage continuels par les nourrices. Il reste donc encore des choses à élucider dans ce domaine, mais l'expérience de Colombel est déjà assez probante.

II.H.2. Elevage artificiel des larves

Toujours dans la même série d'expériences, Colombel (1974) place des larves dans des galeries de 5 mm de diamètre creusées entre deux planches. L'ensemble est enveloppé dans du coton humide, dans une boîte en plastique percée de trous. L'hygrométrie est maintenue proche de 100 %.

Georges Le Masne (1953) avait déjà réussi l'élevage artificiel du couvain* sur d'autres espèces de fourmis appartenant principalement aux espèces *Myrmica* et *Aphaenogaster*. Ses observations des relations larves/adultes* lui avaient permis de montrer l'existence d'une séquence de comportement au cours de laquelle la nourrice sollicite la larve :

- Si la larve effectue des mouvements de têtes et saisit l'aliment entre ses pièces buccales, la nourrice le dépose sur le ventre de la larve qui se met à table.
- Si la larve ne répond pas aux sollicitations de la nourrice, cette dernière part pour s'occuper des autres larves.
- Il arrive que la nourrice dépose tout de même de la nourriture sur une larve n'ayant pas répondu à ses sollicitations. La larve ne s'intéresse alors pas à la nourriture.

Pour imiter ce comportement de sollicitation, Le Masne (1953) chatouille la tête de la larve avec un pinceau. La larve réagit alors positivement la plupart du temps, et elle accepte la nourriture (sauf en période de jeun correspondant à la veille d'une mue).

Avec cette méthode, Le Masne a obtenu d'assez bons résultats.

Colombel, quant à lui, a obtenu un taux de réussite de 50 à 60 % avec des larves d'*Odontomachus haematodes*. On peut supposer que des résultats similaires seraient obtenus avec *Odontomachus bauri*.

Le succès de Colombel est en partie dû à la protection des larves contre les acariens. En effet, sans nourrices pour les nettoyer régulièrement, les larves dépérissent. Elles les débarrassent de leurs excréta qui s'accumuleraient sinon rapidement et seraient à l'origine de développement de moisissures. Colombel remédie à ce problème en changeant les larves de nid tous les jours et en stérilisant ces derniers au bec bunsen.

Ces résultats sont intéressants pour déterminer quels sont les soins apportés au couvain* par les nourrices. Ils peuvent aussi avoir un débouché dans le maintien des colonies en laboratoire. Une colonie peut en effet être décimée très rapidement en laboratoire si les conditions de milieu ne sont pas respectées (coupure de courant et arrêt de chauffage, panne d'humidificateur,...), à cause d'une attaque massive d'acariens, ou sans raisons apparentes. Il serait donc intéressant d'avoir une méthode pour remonter rapidement les effectifs et ne pas perdre la colonie. Pour cela, il serait aussi intéressant de maîtriser la production de gynes* à partir des œufs ou des jeunes larves.

II.I. Conclusion partielle

La reproduction d'*Odontomachus bauri* suit le plan d'organisation de base des fourmis. De nombreux mécanismes restent cependant inexpliqués. Pour les résoudre, il est bien de faire des comparaisons entre espèces et de chercher à comprendre en quoi tel ou tel phénomène présente un intérêt adaptatif, ce qui expliquerait que cette solution ait été sélectionnée parmi tant d'autres possibles.

Pour *Odontomachus*, la sociogenèse a déjà été étudiée en milieu artificiel. On possède cependant peu de données sur *Odontomachus bauri* précisément. Mieux comprendre la phase de fondation* est capital pour pouvoir élever cette espèce en laboratoire. Cela présente aussi un grand intérêt : nous disposons dans la littérature de données sur *Odontomachus haematodes* et *Odontomachus assiniensi*, la comparaison entre les données de ces trois espèces pourrait être très enrichissante.

Chapitre III : Etude expérimentale de la maturation du couvain* d'*Odontomachus bauri* en nid artificiel

III.A. But de l'expérience

Nous cherchons ici à obtenir des données numériques concernant les durées de maturation du couvain*. André Ledoux (1952) a obtenu de nombreuses données intéressantes pour une espèce voisine, *Odontomachus assiniensi* Latreille, ainsi que Pierre Colombel (1971) pour *Odontomachus haematodes*. Les expériences de cette étude se sont beaucoup inspirées du travail de ces deux chercheurs.

Nous avons séparé la maturation du couvain* en trois phases :

L'incubation : comprise entre la ponte de l'œuf et son éclosion.

La vie larvaire : comprise entre l'éclosion de l'œuf et le tissage du cocon. (Nous n'avons pas différencié les différents stades larvaires pour ne pas compliquer d'avantage l'étude, puisque il faudrait pour cela les mesurer et régulièrement, et que de toute façon la relation taille/stade larvaire n'a pas encore été déterminée chez *Odontomachus bauri*).

La nymphose : débute avec le tissage du cocon, et se termine avec l'éclosion de l'ouvrière* néonate. Il y a remaniement total de la larve dans son cocon qui se métamorphose pour adopter le plan d'organisation d'un adulte*.

III.B. Durée de l'incubation

III.B.1. Matériel et méthode

Le principe de l'expérience est simple : nous confions des œufs « pondus du jour » à un groupe d'ouvrières* orphelinées* et nous les observons régulièrement pour noter les dates d'apparition respective des larves.

Obtention des œufs pondus du jour : Une colonie adulte d'*Odontomachus bauri* présente depuis plusieurs années au laboratoire (provenant de la même région que les fondatrices* utilisées pour toutes les autres expériences de ce travail) nous fournit les œufs (voir figure 14). Son couvain* lui est retiré et est confié à un groupe d'ouvrières*. Pour être sur que la totalité du couvain* est retiré et pour ne pas trop stresser la colonie, nous utilisons

du dioxyde de carbone pour endormir toutes les fourmis de la colonie en quelques minutes. Après 24 heures, les 33 œufs pondus du jour sont prélevés ainsi que 15 ouvrières*. Ils sont installés dans un nid en plâtre : le nid α . Après encore 24h, l'opération est répétée à l'identique pour obtenir le nid β , composé de 15 ouvrières* et 8 œufs. Son couvain* est alors rendu à la colonie mère.

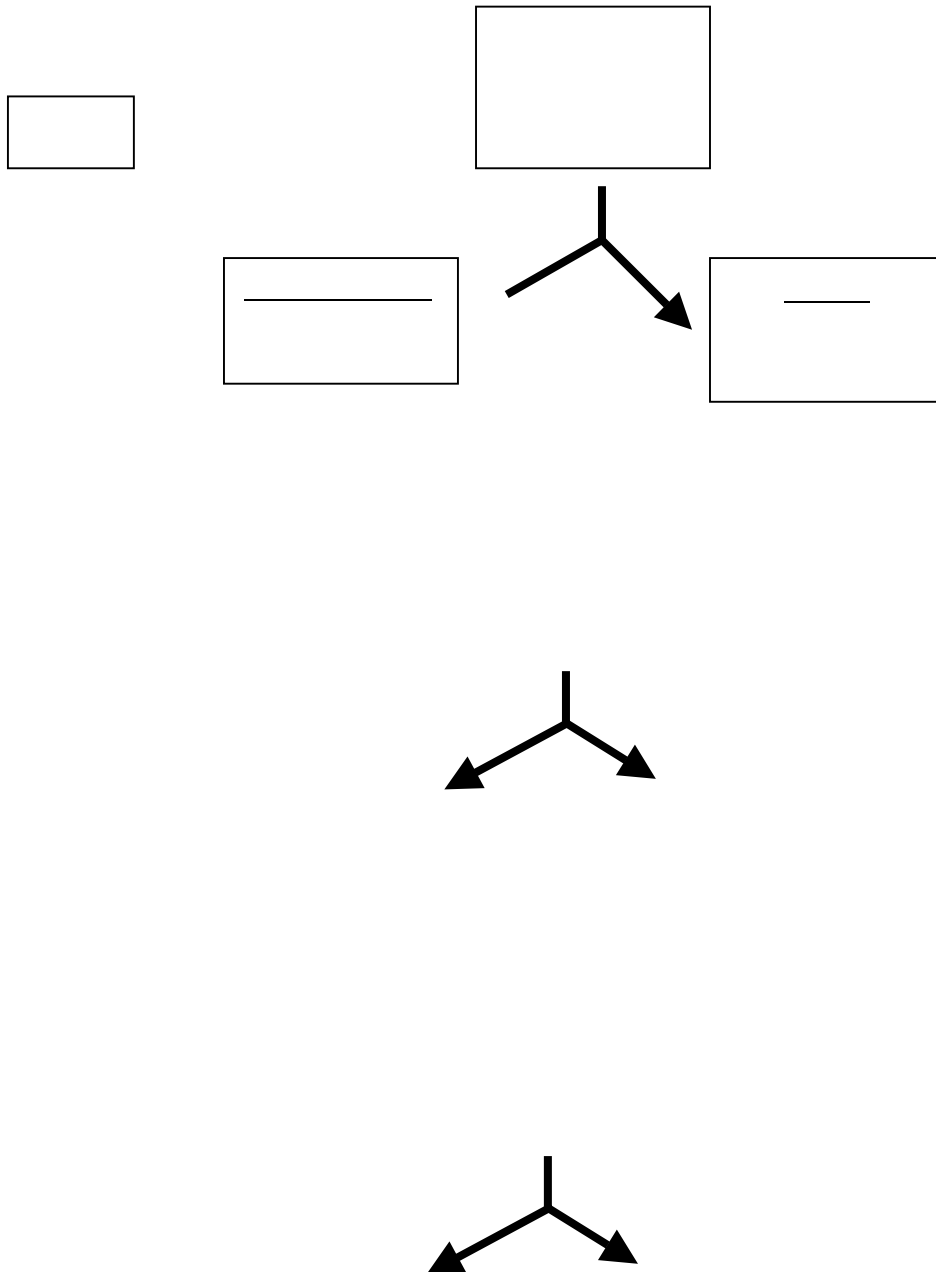


figure 14 Obtention d'œufs pondus à une date connue à partir d'une colonie adulte d'*Odontomachus bauri* pour les confier à deux groupes d'ouvrières* orphelinées*.

Les ouvrières* orphelinées* : elles sont prélevées au hasard dans toute la colonie. Il est important de ne pas avoir de reine* car cette dernière pondrait tous les jours des œufs et ils se mélangeraient aux autres œufs. On sait cependant que des ouvrières* orphelinées* peuvent se mettre à pondre. Ce phénomène étant de toute façon retardé par rapport au moment de la séparation reine*/ouvrière*, il a peu de chance d'interférer avec nos observations. Pour plus de prudence, nous avons décidé de dénombrer les œufs quotidiennement afin de vérifier que leur nombre n'augmente pas.

Nous avons choisi de confier les œufs à des groupes de 15 ouvrières*. En effet, Pierre Colombel (1972) a montré que le nombre social (c'est-à-dire le plus petit groupement d'ouvrières* orphelinées* permettant la vie de groupe ainsi que, dans 50 % des cas l'élevage du couvain* et la ponte) d'*Odontomachus haematodes* était de 5 ouvrières*. Comme les espèces sont très voisines, nous avons considéré que le nombre social d'*Odontomachus bauri* était très proche. Colombel ayant obtenu une survie plus longue et un couvain* de meilleure qualité avec 9 ouvrières*, nous avons décidé de faire des groupes de 15 ouvrières*, étant ainsi sûr que même si quelques unes venaient à mourir, il en resterait plus d'une dizaine.

Les nids en plâtres : Ils sont réalisés sur le même modèle pour toutes nos expériences (voir Annexe V). Ils sont composés de deux parties : le monde extérieur et le nid, tous deux reliés par un tube en plastique transparent. Pour la partie nid on coule du plâtre dans une boîte en plastique. Une fois sec, on creuse trois logettes d'environ trois centimètres de diamètre. Un espace est laissé entre la boîte et le plâtre sur un côté pour pouvoir y laisser une réserve d'eau, laissant en permanence le plâtre saturé en eau. Une vitre est fixée au dessus du plâtre, servant de toit transparent. On pose sur la vitre un filtre en plexiglas orange pour limiter la lumière perçue par les fourmis lorsqu'on soulève le couvercle. Un couvercle en carton amovible recouvre le tout assurant une obscurité suffisante dans le nid tout en permettant un accès rapide pour observer le couvain* et les ouvrières*. Le « monde extérieur » est quant à lui composé d'une simple boîte en plastique avec un couvercle amovible. Un trou de quatre centimètres de diamètre est percé dans le couvercle pour y installer un grillage à maille fine permettant une bonne aération.

Conditions générales d'élevage : *Odontomachus bauri* étant une espèce brésilienne, il est important de bien adapter son environnement climatique. La salle où sont gardées les colonies est maintenue à 80% d'hygrométrie et à une température comprise entre 26 et 28°C. Ces paramètres doivent rester stables et sont vérifiés régulièrement par des appareils de

mesure. L'hygrométrie du nid est maintenue par humidification régulière du plâtre grâce à une réserve d'eau sous le plâtre (voir Annexe V). Dans le "monde extérieur" l'hygrométrie est maintenue grâce à une éponge gorgée d'eau, régulièrement réhumidifiée.

Les colonies sont nourries trois fois par semaine. On met à leur disposition des glucides (petits morceaux de pomme trempés dans du miel) et des protéines (petites ouvrières* termites vivantes). Une alimentation variée permet une meilleure prolificité des

panique. Le comptage devient aussi plus difficile à ce stade où la ponte est très efficace, car les œufs sont collés entre eux en gros amas et l'appréciation de leur nombre devient assez approximatif.

Le dénombrement des larves et des cocons est par contre très précis car ils sont plus gros et généralement dispersés dans le nid donc facilement individualisables.

Nous avons décidé de réaliser des comptages quotidiens car cela semble être un bon compromis pour obtenir un stress acceptable de la colonie et des résultats interprétables. Nous avons fait dans la mesure du possible les comptages à horaire fixe, entre 10 et 11 heures, pour garder un intervalle constant de 24 heures entre chaque comptage. A noter qu'il reste une imprécision puisqu'un œuf pondu juste après l'observation du nid sera considéré comme pondu le lendemain.

III.B.2. Résultats

Les résultats obtenus sont regroupés dans des tableaux informatisés, dont un modèle se trouve en Annexe VI.

Nous obtenons des éclosions entre le 9^{ème} et 22^{ème} jours pour 31 valeurs (24 éclosions pour la colonie α et 7 pour la colonie β). La durée moyenne de l'incubation est de 19,4 jours avec un écart-type 2,64. Comme les œufs de l'étude ont été pondus sur une période de 24 h, on peut estimer que la durée d'incubation est en fait comprise entre 19 et 20 jours. L'histogramme de répartition des valeurs (voir figure 15) montre un pic net des durées d'incubation autour 20 jours.

Trois valeurs sur trente et une s'éloignent sensiblement de la moyenne : un œuf à éclôt au bout de 9 jours et deux au bout de 14 jours. Deux hypothèses sont possibles pour expliquer ce phénomène : soit il s'agit effectivement d'œufs pondus à J_0 de l'expérience, soit je n'avais pas vu ces trois œufs lorsque j'ai retiré l'ensemble du couvain* la première fois (par exemple : groupe de trois œufs caché dans une anfractuosité du nid, tenu par une ouvrière* endormie au CO_2 entre ses mandibules,...). Si on exclut ces trois valeurs sur les trente et une, nous obtenons une incubation moyenne de **20,1 jours**, avec un écart-type de 1,01 jour, les valeurs étant comprises entre **17 et 22 jours**.

Cette hypothèse étant fort probable, nous retiendrons que l'incubation chez *Odontomachus bauri* en milieu artificiel dans nos conditions d'élevage dure entre **19 et 21 jours**.

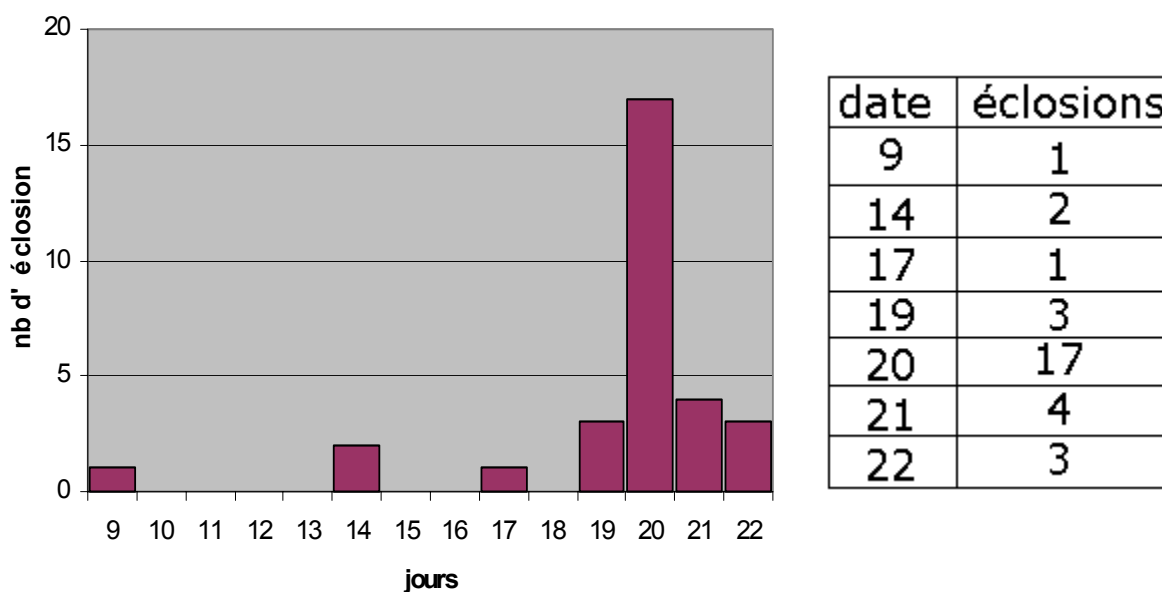


figure 15 Durée d'incubation d'œufs d'*Odontomachus bauri* pondus à J_0 et confiés à deux groupes de 15 ouvrières* orphelinées* de la même colonie.

III.C. Durée du développement larvaire

III.C.1. Matériel et méthode

Récolte des fondatrices* dans la nature : Les sept fondatrices* de cette étude ont été récoltées par le Professeur Dominique Fresneau, qui a dirigé mon travail au Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée de l'université Paris 13. Il les a récoltées dans le campus et dans des bâtiments de l'Universidade Estadual Paulista, (U.N.E.S.P., Rio Claro, état de Sao Paulo, Brésil) juste avant le début des observations, c'est-à-dire en janvier 2002.

La capture se fait soit grâce à de petits aspirateurs buccaux, soit à l'aide de pinces fines et souples. Il faut être très prudent en manipulant les fondatrices* de ne pas les blesser ni de trop les stresser. L'aspirateur est donc à préférer.

Le stockage des fourmis jusqu'au retour en France se fait dans des tubes à essai humidifiés. Les tubes doivent être transportés avec précaution pour éviter le stress des fondatrices*, cause importante de perte.

Afin de déterminer avec précision l'espèce de nos fondatrices*, des ouvrières* ont été prélevées en fin d'expérience, dans chacune des sept fondations*. Elles ont été envoyées au Professeur Jacques Delabie (Laboratorio de Mirmecologia, CEPLAC, Brésil) qui les a identifiées comme « *Odontomachus bauri* ».

Installation des fondatrices* dans des nids artificiels : le nid doit être hermétique, avec une logette de petite taille, humide et à l'abri de la lumière et des courants d'air. La fondatrice* doit aussi avoir accès à un parcours extérieur, à la lumière, à une température et un degré hygrométrique adapté, dans lequel il y a de la nourriture et de l'eau à disposition.

Voir Annexe V pour le détail de la construction des nids.

Les fondatrices* sont donc installées dans leur nid respectif. La ponte ayant déjà commencé entre le moment de la capture et l'installation dans les nids, le couvain* de chaque fondatrice* a été déposé dans le nid, à savoir :

- Colonie A : 2 larves (disparues avant le 20^{ème} jour de l'expérience)
- Colonie B : 6 œufs et 1 larve (disparue avant le 15^{ème} jour)
- Colonie C : 3 œufs (disparus le lendemain de l'installation), 2 larves (disparues avant le 15^{ème} jour), 1 cocon (qui a donné naissance à une ouvrière* le 8^{ème} jour de l'expérience) et une ouvrière* (toujours vivante à la fin de l'expérience le 100^{ème} jour)
- Colonie D : 9 œufs (dont 3 ont évolué en larves), 4 larves (dont une a tissé son cocon) et une ouvrière* (morte le 40^{ème} jour)
- Colonie E : 15 œufs (dont une partie a évolué en larves), 2 larves (qui ont tissés leur cocon) et une ouvrière* (qui a survécue jusqu'à la fin de l'expérience au 100^{ème} jour)

Deux autres fondatrices* faisaient partie de l'étude. Pour la colonie F, la fondatrice* a été installée avec 2 œufs et une larve. La larve a disparu le 13^{ème} jour, morte ou mangée par la fondatrice* et le nombre total d'œufs présents n'a jamais dépassé le nombre de deux. La fondatrice* F est retrouvée morte dans l'aire de chasse le 22^{ème} jour. La fondatrice* G n'a jamais pondu. Elle est morte le 37^{ème} jour de l'expérience. Ces deux fondatrices* n'ont donc pas été retenues pour l'étude. On ne sait pas si la fondatrice* G était réellement fécondée ou non. La fondatrice* F n'a sans doute pas survécue au stress du voyage et de l'installation en nid artificiel, ce qui est normal puisqu'on a toujours malheureusement ce genre de pertes.

Remarque : les fondatrices* semblent se désintéresser de leur ancien couvain*. Les cocons, qui sont ceux qui nécessitent le moins de soins (juste un peu de nettoyage) évoluent bien. Comme l'indique la littérature, le stress du déménagement stoppe quelques jours la ponte. Ce stress pourrait être la cause du désintérêt des fondatrices* pour leur l'ancien couvain*. On notera que le couvain* déjà présent s'en sort bien mieux pour les fondatrices*

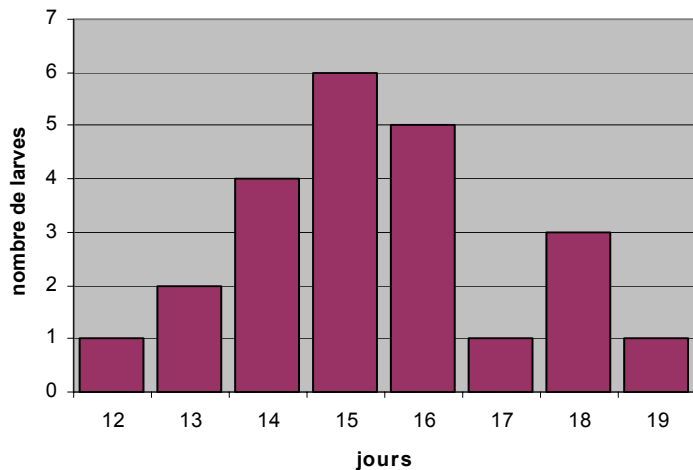
ayant déjà des ouvrières* : aucune survie du couvain* de A et B contre un meilleur rendement pour C, D et E.

Utilisation de couvain* confié à des ouvrières* orphelinées* : il s'agit des colonies α et β vue au paragraphe III.B.1. Après avoir suivi des œufs tous pondus le même jours, nous avons aussi suivi l'évolution des larves obtenues.

Obtention des durées de vie larvaire : voir III.B.1, ne sont conservées comme données que les cas où il n'existe aucun doute sur la correspondance entre la date d'éclosion de la larve et la date où est tissé le cocon correspondant. Pour cela, noter la taille des larves observées est d'un grand secours : même si le nombre total de larves ne varie pas, on peut avoir un jour une moyenne larve et une petite, et le lendemain deux petites. Cela signifie que la moyenne larve a disparu et ne s'est pas transformée en cocon.

III.C.2. Résultats

Nous obtenons 23 cas où nous pouvons relier avec certitude la date d'éclosion et la date de tissage du cocon d'une larve. Les valeurs vont de 12 jours à 19 jours. La figure 16 montre la répartition des valeurs obtenues. La durée moyenne de la vie larvaire obtenue à



date	nb larves
12	1
13	2
14	4
15	6
16	5
17	1
18	3
19	1

partir de ces 24 valeurs est de **15,4 jours** avec un écart type de 1,7 jours. Donc en pratique nous obtenons une durée du développement larvaire, en milieu artificiel et dans nos conditions d'élevage, comprise entre **13,7 et 17,1 jours**.

figure 16 Durée du développement larvaire d'*Odontomachus bauri* provenant d'œufs pondus le même jour et confiés à deux groupes d'ouvrières* orphelinées*

III.D. Durée de la nymphe

III.D.1. Matériel et méthode

Nous utilisons exactement les mêmes techniques que pour la détermination de la durée de la vie larvaire (voir III.C.1). Nous posons comme hypothèse que le premier cocon éclôt en premier. Cela ne semble pas biaiser les résultats puisque comme il y a beaucoup de pertes lors du stade larvaire, l'apparition d'un nouveau cocon n'est pas très fréquent. L'intervalle séparant l'apparition de deux cocons successifs est largement supérieur la plupart du temps aux variations de la durée de la nymphe. Nous ne pouvons pas nous passer de cette hypothèse puisque les cocons ne sont pas différenciables les uns des autres. Pour limiter les erreurs, nous n'avons pris en compte, que les cas où il ne pouvait y avoir aucune confusion possible pour attribuer aux cocons une date de tissage et une date d'éclosion.

III.D.2. Résultats

Nous obtenons 17 données interprétables. La durée de la nymphe obtenue est comprise entre 17 et 23 jours, la durée moyenne étant de 21,2 jours avec un écart-type de 1,5 jours, soit en pratique, en milieu artificiel et dans nos conditions d'élevage, des valeurs comprises entre 19,7 et 22,7 jours

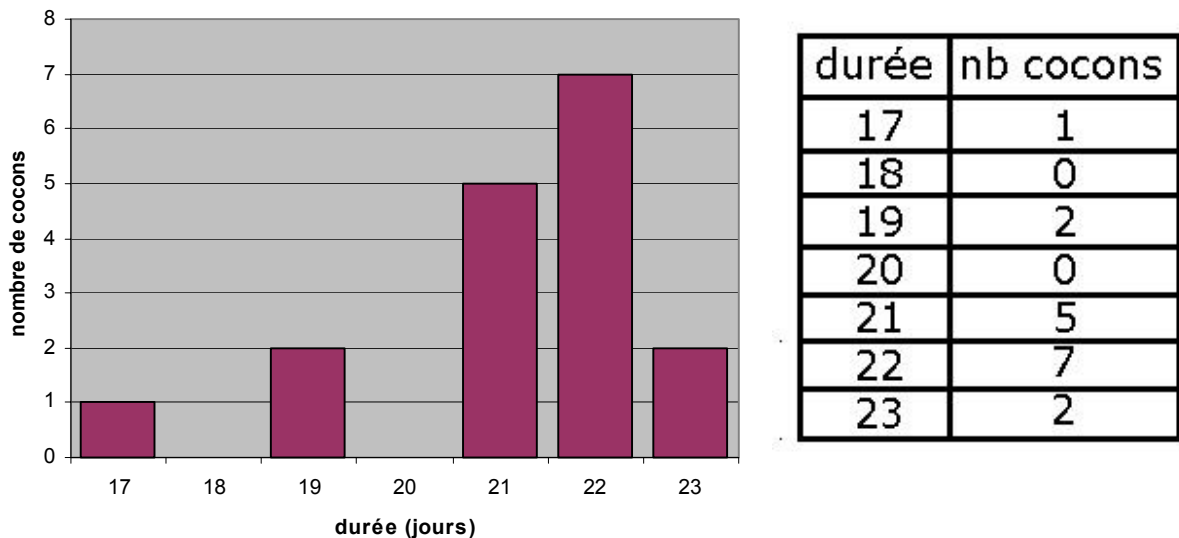


figure 17 durée de la nymphe d'*Odontomachus bauri* provenant d'œufs pondus le même jour et confiés à deux groupes d'ouvrières* orphelinées*

III.E. Conclusion et discussion

L'incubation : Les durées d'incubation de Ledoux (1952), 10 jours pour *Odontomachus assiniensi* Latreille, et de Colombel (1971), 9-10 jours pour *Odontomachus haematodes*, sont bien éloignées des nôtres (19-21 jours). Nous nous attendions à des valeurs plus proches. Cette différence n'est cependant pas inquiétante. L'incubation est la phase de développement du couvain* qui a la durée la plus variable en fonction des conditions microclimatiques. Ledoux et Colombel ne précisant pas leurs conditions d'élevage, nous ne pouvons pas comparer les résultats entre eux.

Nous pouvons juste conclure que dans nos conditions de travail (au Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée de Villeteuse, à 28°C, 80% d'humidité, avec des œufs confiés à 15 ouvrières* orphelinées* en début d'expérience) l'incubation pour *Odontomachus bauri* dure **20 +/- 1 jours**.

Cette expérience nous permet d'obtenir des résultats exploitables, bien qu'il serait intéressant de la répéter pour avoir plus de données et donc des valeurs plus sûres. Notons aussi que le rendement de l'incubation est tout à fait satisfaisant : sur 33 œufs, 31 ont donné des larves. Cela confirme les choix des conditions de l'étude.

Le développement larvaire : Ledoux (1952) obtient une durée de 21 jours pour *Odontomachus assiniensi* Latreille, et de Colombel (1971), 20 jours pour *Odontomachus haematodes*. Nous avons obtenu une durée plus courte : **15,4 +/- 1,7 jours**. Cette différence est soit liée à une réelle différence entre les espèces, soit à une différence entre les conditions d'élevage. Il se peut que la croissance des larves soit accélérée avec une alimentation et un environnement optimal.

La nymphose : Ledoux (1952) obtient une durée de 25 jours pour *Odontomachus assiniensi* Latreille, et de Colombel (1971), 21 jours pour *Odontomachus haematodes*. Nous obtenons ici des valeurs très proches : **21,2 +/- 1,5 jours**. La nymphose est en effet le stade qui présente le moins de variations puisque la nymphe est protégée à l'intérieur de son cocon et que le rôle des ouvrières* se limite à un simple nettoyage et qu'il n'y a pas de nutrition.

Il est intéressant de constater que si on considère la durée totale de maturation du couvain* (somme de la durée du développement embryonnaire, larvaire et de la nymphose), les trois études se recoupent bien : nous obtenons **56 jours** pour *Odontomachus bauri*,

Ledoux (1952) obtient 56-57 jours pour *Odontomachus assiniensi* Latreille et Colombel (1971) obtient 60-61 j pour *Odontomachus haematodes*.

Il faut cependant considérer que nous n'avons qu'un faible nombre de données et qu'il faudrait répéter ces observations pour obtenir des résultats plus précis. Nous obtenons ici essentiellement un ordre d'idée de ces durées dans nos conditions d'élevage et d'observation. La standardisation des méthodes d'élevage et d'observations permettrait la comparaison des résultats chez d'autres espèces. Colombel (1974) a pour cela trouvé une méthode très intéressante pour maîtriser une très grande majorité des paramètres : l'élevage artificiel du couvain*. Il s'occupe seul des œufs, larves et cocons sans l'aide d'aucune ouvrière*. Mais cette méthode n'est pas encore tout à fait au point et de plus on s'éloigne beaucoup des conditions réelles d'élevage. Une solution serait de pouvoir identifier chaque œuf, chaque larve et chaque cocon grâce à de petites étiquettes collées ou des marques de couleur peintes. Le travail est plus lourd et demande beaucoup de manipulations, notamment d'endormir quotidiennement la fondation* pour faire les identifications et les observations. Ainsi, ces solutions permettent d'apporter des résultats plus précis mais les conditions d'élevage s'éloignent de plus en plus de la réalité et on peut alors se questionner sur leur signification et leur intérêt.

Chapitre IV : Rendement de l'élevage en milieu artificiel d'*Odontomachus bauri*

IV.A. But de l'expérience

Maintenant que nous disposons des durées des trois phases de maturation du couvain*, nous allons pouvoir déduire de nos observations des données sur le rendement de la fondation*. Nous allons pouvoir calculer le rythme de ponte des fondatrices*, l'évolution démographique du couvain* au cours du temps et les rendements des transformations des œufs en larves, des larves en cocons et des cocons en ouvrières*.

IV.B. Matériel et méthode

A partir du suivi quotidien des fondations* A à E et des colonies α et β (Cf.III.C.1), nous pouvons tracer des courbes correspondant à l'évolution par rapport au temps du nombre d'œufs, de larves, de cocons et d'ouvrières*. La comparaison des courbes obtenues permet d'avoir une idée de l'efficacité de la ponte et de l'élevage du couvain*.

IV.C. Résultats :

IV.C.1. Estimation du rythme de ponte des fondatrices*

Sur les cinq fondations* observées, nous avons compté au maximum 25 œufs présents au même moment (avec en moyenne une dizaine d'œufs présents en même temps). Considérons qu'une fondatrice* *Odontomachus bauri* pond ω œufs par jour. Nous obtenons alors (en supposant qu'il n'y ait pas de pertes) :

- A J_0 , il y a ω œufs pondus ce jour.
- A J_1 , il y a ω œufs déjà présents (pondus à J_0) et ω œufs pondus ce jour, soit 2ω œufs présents.
- A J_2 , il y a 2ω œufs déjà présents (pondus de J_0 à J_1) et ω œufs pondus ce jour, soit 3ω œufs présents.
- ...
- A J_{19} , il y a 19ω œufs déjà présents (pondus de J_0 à J_{18}) et ω œufs pondus ce jour, soit 20ω œufs présents.

- A J_{20} , il y a 20ω œufs déjà présents (pondus de J_0 à J_{19}), ω œufs pondus ce jour et les ω œufs pondus il y a 20 jours (à J_0) éclosent et libèrent ω larves ; soit en tout $(20\omega + \omega - \omega) = 20\omega$ œufs présents.
- A J_{21} , il y a 20ω œufs déjà présents (pondus de J_1 à J_{20}), ω œufs pondus ce jour et les ω œufs pondus il y a 20 jours (à J_1) éclosent et libèrent ω larves ; soit en tout $(20\omega + \omega - \omega) = 20\omega$ présents
- Et ainsi de suite.

Donc si une fondatrice* pond ω œufs par jours, le nombre maximal d'œufs présents en même temps est de $[\omega \times (\text{durée de l'incubation})]$, soit pour *Odontomachus bauri* $20 \times \omega$.

Par conséquent, comme nous obtenons un nombre maximal d'œufs de 25 au cours de nos observations, nous pouvons en déduire que, approximativement :

$$\Rightarrow \text{si } 20 \times \omega = 25 ; \omega = 25/20 = 1,25 \text{ œuf.}$$

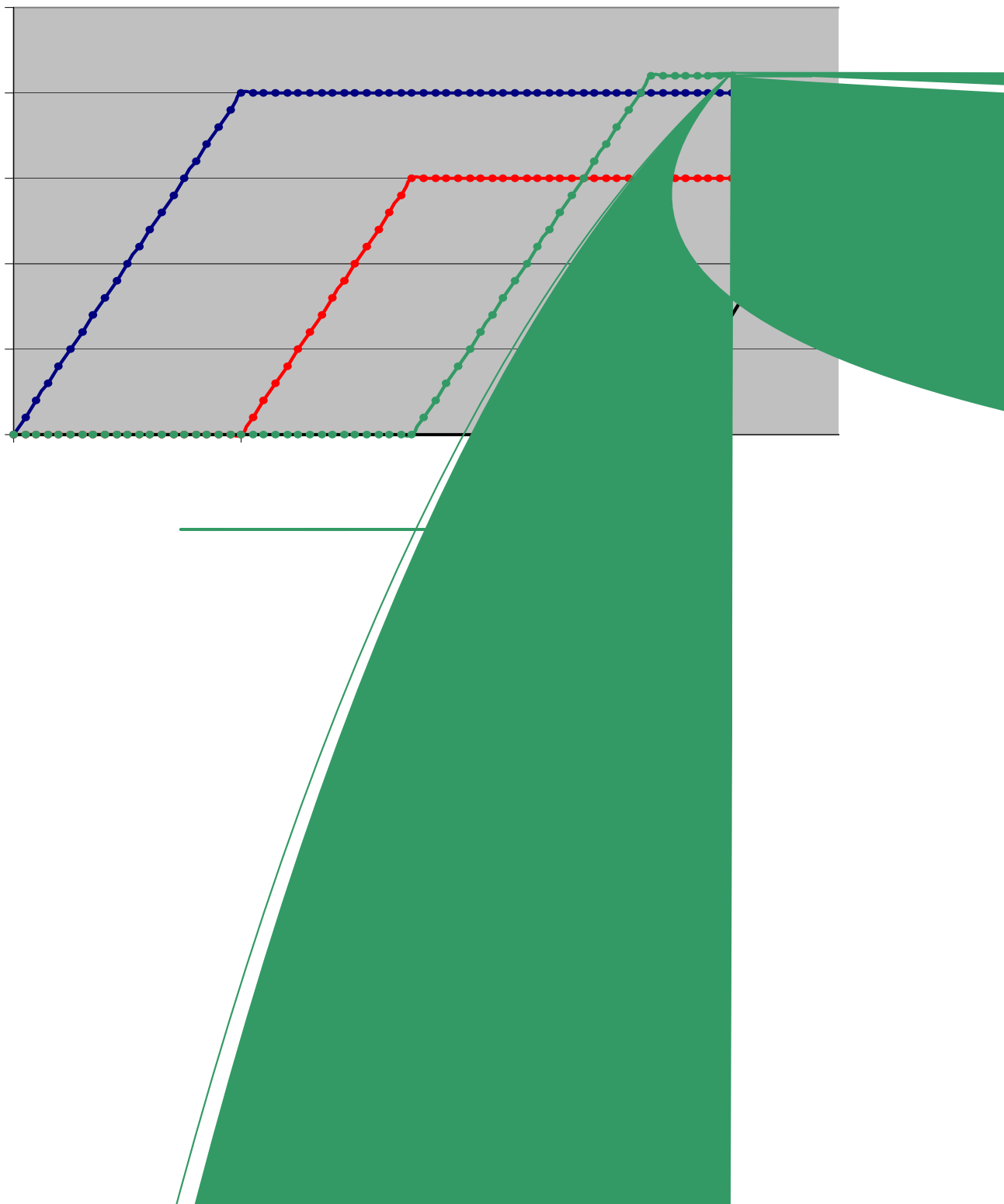
Nous en concluons que nos fondatrices* pondent au minimum 1,25 œuf par jour. Cette valeur est sans doute sous-estimée puisque, lorsque la fondatrice* n'a pas d'ouvrière* pour l'aider, elle se sert d'une partie des œufs pondus pour sa propre alimentation et pour celle des larves.

IV.C.2. Courbes d'évolution du couvain* d'*Odontomachus bauri*

IV.C.2.a) Courbes d'évolution parfaite du couvain*

Nous pouvons tracer la courbe théorique d'évolution du couvain* au cours du temps grâce aux durées des différents stades obtenus dans le chapitre III. Nous considérons que les fondatrices* pondent un œuf par jour (pour simplifier le calcul théorique), que chaque œuf donne naiath9 >> BDCBT14940 12 486.2726 3036nm des

L'évolution démographique du couvain* devrait donc en théorie après une période d'augmentation atteindre des valeurs stables. Les nombres d'œufs, de larves et de cocons ne se stabilisent pas aux mêmes valeurs car ils n'ont pas la même durée de maturation. La démonstration du paragraphe IV.C.1 nous montre en effet qu'il y a, à partir du 20^{ème} jour, [20 x rythme de ponte] œufs présents en même temps. En suivant le même raisonnement, on déduit qu'il y a en théorie [15 x rythme de ponte] larves et [21 x rythme de ponte] cocons présents en même temps. Tout cela bien sûr en supposant qu'il n'y ai pas de pertes et un rendement de 100%.



Colonie α : Le graphique de la colonie α est particulièrement intéressant. On voit bien les pics successifs d'apparition des larves avec disparition des œufs (du 9^{ème} au 37^{ème} jour), puis disparition des larves au profit des cocons (du 27^{ème} au 60^{ème} jour), et enfin apparition des ouvrières* néonates (à partir du 55^{ème} jour). On ne s'éloigne pas trop du schéma théorique avec une évolution en plateau, en notant quelques diminutions (rendement non parfait), et un étalement dans le temps important assez des transformations du couvain* : l'éclosion des œufs s'étale sur 13 jours, le tissage des cocons sur 8 jours et l'émergence des ouvrières* néonates sur 6 jours. Cependant, il subsiste un doute sur la date de ponte des trois premiers œufs à éclore. Il se pourrait qu'ils aient été pondus plus tôt (voir chapitre III paragraphe B.2.). Les éclosions des œufs s'étaleraient alors, pour les 30 autres œufs, sur 4 jours seulement. Si on considère que les deux larves qui tissent leur cocon le 28^{ème} jour sont les mêmes larves qui ont éclôt plus tôt que les autres, et qu'on ne les prend pas en compte non plus, le tissage de cocon s'étalent eux aussi sur 4 jours. Les trois œufs posant problème n'en poseraient plus en ce qui concerne l'émergence des néonates puisque les deux cocons suspects ont en fait disparu le 33^{ème} jour.

Le graphique de la colonie α montre un autre phénomène curieux : la reprise de la ponte des ouvrières* orphelinées*. Les œufs pondus par les ouvrières* sont haploïdes donc donneront des mâles (voir Annexe III). Elle est visible à partir du 47^{ème} jour, soit 9 jours après la disparition de la dernière larve (passage au stade de la nymphose). Les expériences menées par Colombel (1972 a) sur la ponte des ouvrières* orphelinées* montre que la ponte est décelable dès le 4^{ème} jour d'isolation des ouvrières*. Après une augmentation massive de la ponte le 5^{ème} jour, le nombre d'œufs se stabilise le 6^{ème} jour. Colombel observe alors que le quotient reproducteur moyen (quotient reproducteur = nombre d'ouvrières* / nombre d'œufs) reste proche de 1. Dans le cas de notre colonie α , la ponte semble se stabiliser à 15 œufs alors qu'il reste 13 ouvrières* (sur les 15 d'origine). Nous obtenons donc le même ordre de grandeur. Colombel suppose que la ponte des ouvrières* est inhibée par une phéromone de la reine*. L'odeur de la reine* (apportée par un courant d'air) suffit à retarder la ponte ouvrière* de 6 jours, et lorsque Colombel ajoute à la nourriture des ouvrières* orphelinées* des morceaux de reines* dilacérées, la ponte est retardée de 11 jours. Notre cas est un peu différent puisque nos 15 ouvrières* orphelinées* sont en présence du couvain* de la reine*. Comme elles passent leur temps à lécher les œufs et les larves pour les nettoyer, on peut alors se demander si la présence de couvain* peut aussi retarder la ponte. Le couvain* serait-il alors responsable du retard de la ponte ouvrière* constatée ? Cela reste à prouver. Nous retrouvons

ici le même phénomène de retour à la ponte ouvrière* liée à la disparition des larves, avec un même décalage d'une dizaine de jours, que dans une étude plus récente (Denis, 2001) menée au L.E.E.C. (Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Université Paris XIII)

On aurait aussi pu penser que la ponte ai repris depuis plus longtemps et que les œufs des ouvrières* ai servi à nourrir les larves. Cette hypothèse est peu probable puisque la ponte aurait alors du être visible dès la disparition de la dernière larve.

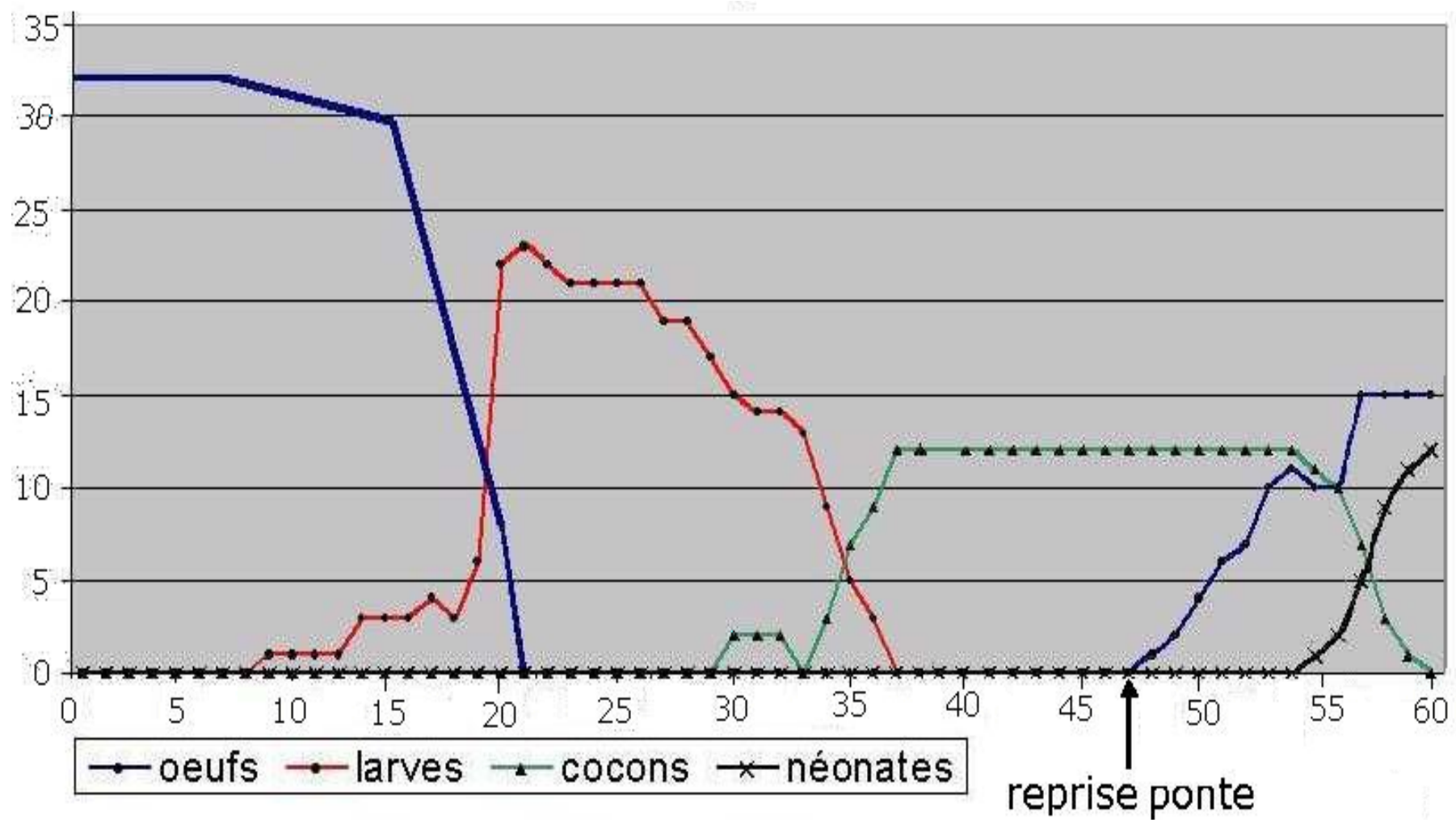


figure 19 Evolution de 33 œufs, pondus par une reine* *Odontomachus bauri* à J_0 , et confiés aux 15 ouvrières* orphelinées* de la colonie α .
 Noter la reprise de la ponte par les ouvrières* à J_{47} .

Colonie β : Les résultats obtenus pour la colonies d'ouvrières* orphelinées* β (voir figure 20) sont beaucoup plus décevants puisque nous n'avons obtenus que trois cocons et qu'ils n'ont pas éclot. La ponte ouvrière* débute dès le 22^{ème} jour : à ce jour il y a 8 larves, comme il y avait 8 œufs au départ et qu'il en reste encore un dans le nid, il a forcément été pondu par une ouvrière*. Un autre œuf est pondu le lendemain. Le nombre d'œufs reste de 2 jusqu'au 42^{ème} puis il augmente rapidement. Au 45^{ème} jour, il y a apparition d'une larve. Cette dernière dérive forcément d'un œuf pondu par une ouvrière*, donc haploïde puisque non fécondé, et devrait donc donner un mâle (nous n'avons malheureusement pas suivi les colonies α et β après le 60^{ème} jour et n'avons pas pu le vérifier).

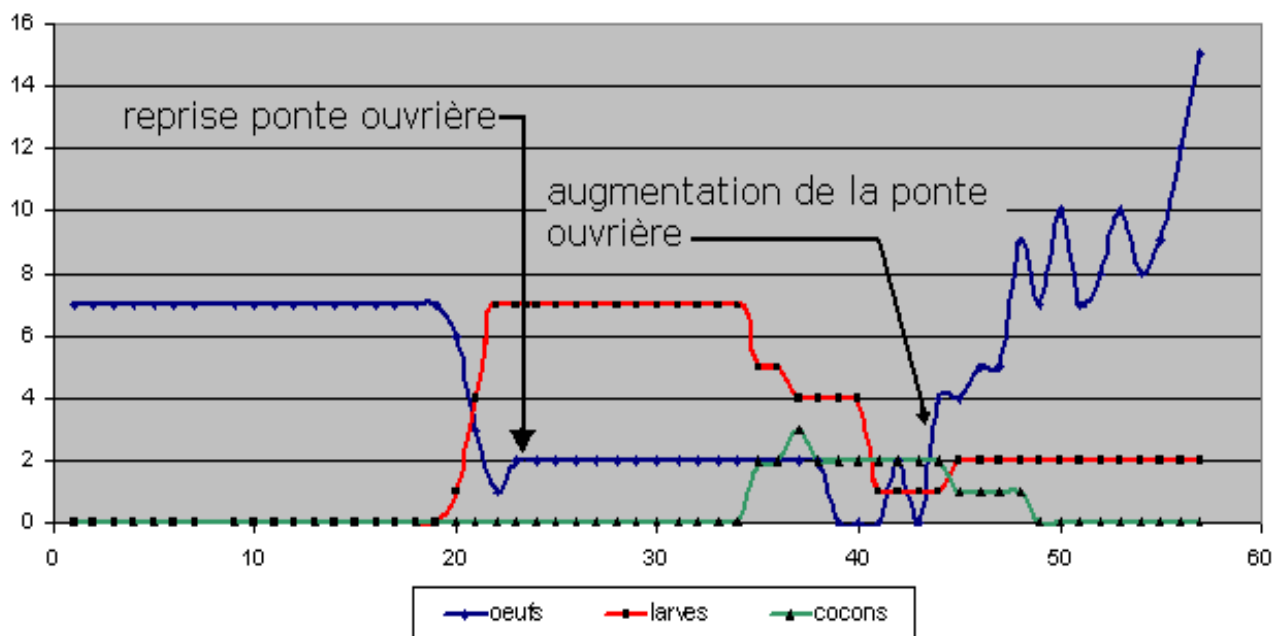


figure 20 Evolution de 7 œufs, pondus par une reine 0 à J_0 , et confiés aux 15 ouvrières* orphelinées* de la colonie β . Noter la reprise de la ponte ouvrière* en deux fois.*

La reprise de la ponte ouvrière* semble ne pas répondre aux mêmes conditions que pour la colonie alpha. En y regardant de plus prêt, on peut y observer quelques tendances connues. Ainsi les premiers œufs d'ouvrières* sont mis en évidence le 22^{ème} jour, juste après la disparition du dernier œuf royal. Le fait qu'il n'y ai que deux œufs au début fait penser qu'une seule ouvrière* pond. Il semble en effet que de manière générale, de rares individus échappent à l'inhibition royale et ai des ovaires partiellement fonctionnels. Il serai donc tout à fait possible que sur les 30 ouvrières* choisies pour former les colonies alpha et bêta, se soit trouvé par hasard un pareil individu. Nous ne pouvons bien sur rien conclure de deux expériences seulement, mais nous pouvons nous poser une question : y a-t-il un lien entre la présence d'une ouvrière* pondeuse dans la colonie bêta et l'échec de l'élevage des larves

d'origine royale ? Nous ne pouvons pas y répondre. Nous constatons cependant que la ponte ouvrière* démarre massivement 7 à 8 jours après la perte des larves d'origine royales (tissage cocon et disparition)

On notera le rendement de la transformation des œufs en larves est de 23/33 pour la colonie alpha et 7/7 pour la colonie bêta. Donc au total 30 œufs sur 40 ont éclot, soit un **rendement de l'incubation de 75 %**.

Pour la colonie alpha, sur 23 larves, 14 ont tissé leur cocon, et seulement 3 sur 7 pour la colonie bêta. Au total, 17 larves sur 30 ont tissé leur cocon, soit un **rendement de 57 % pour la phase larvaire**

Pour la colonie alpha, sur 14 cocons, 12 ont donné naissance à des néonates, et les 3 cocons de la colonies bêta ont dégénéré. Au total, 12 cocons sur 17 ont éclôt, soit un **rendement de 70% pour la phase nymphale**.

IV.C.4. Courbes d'évolution du couvain* de fondatrices*

Les courbes d'évolution du couvain* sont beaucoup plus compliquées à interpréter car il y a tous les jours ponte de nouveaux œufs. Les différentes phases d'évolution sont donc complètement imbriquées les une dans les autres. Deux phénomènes sont ici à noter :

- On retrouve des formes de courbes similaires entre la ponte et les éclosion de larves avec un décalage d'une vingtaine de jours, correspondant à la durée d'incubation des œufs, et avec un décalage vers le bas, correspondant au fait que le rendement de l'incubation n'est pas de 100 %.
- Nous retrouvons des périodes avec très peu d'œufs présents. Nous ne serions alors pas face à une baisse de la ponte mais plutôt une augmentation de l'oophagie, due à un déséquilibre entre le nombre de larves à nourrir et l'alimentation disponible. L'alimentation étant un facteur maîtrisé et constant, ces baisses de pontes seraient donc essentiellement liée à un trop fort nombre de larves et au manque de main-d'œuvre pour les nourrir (ouvrières*).

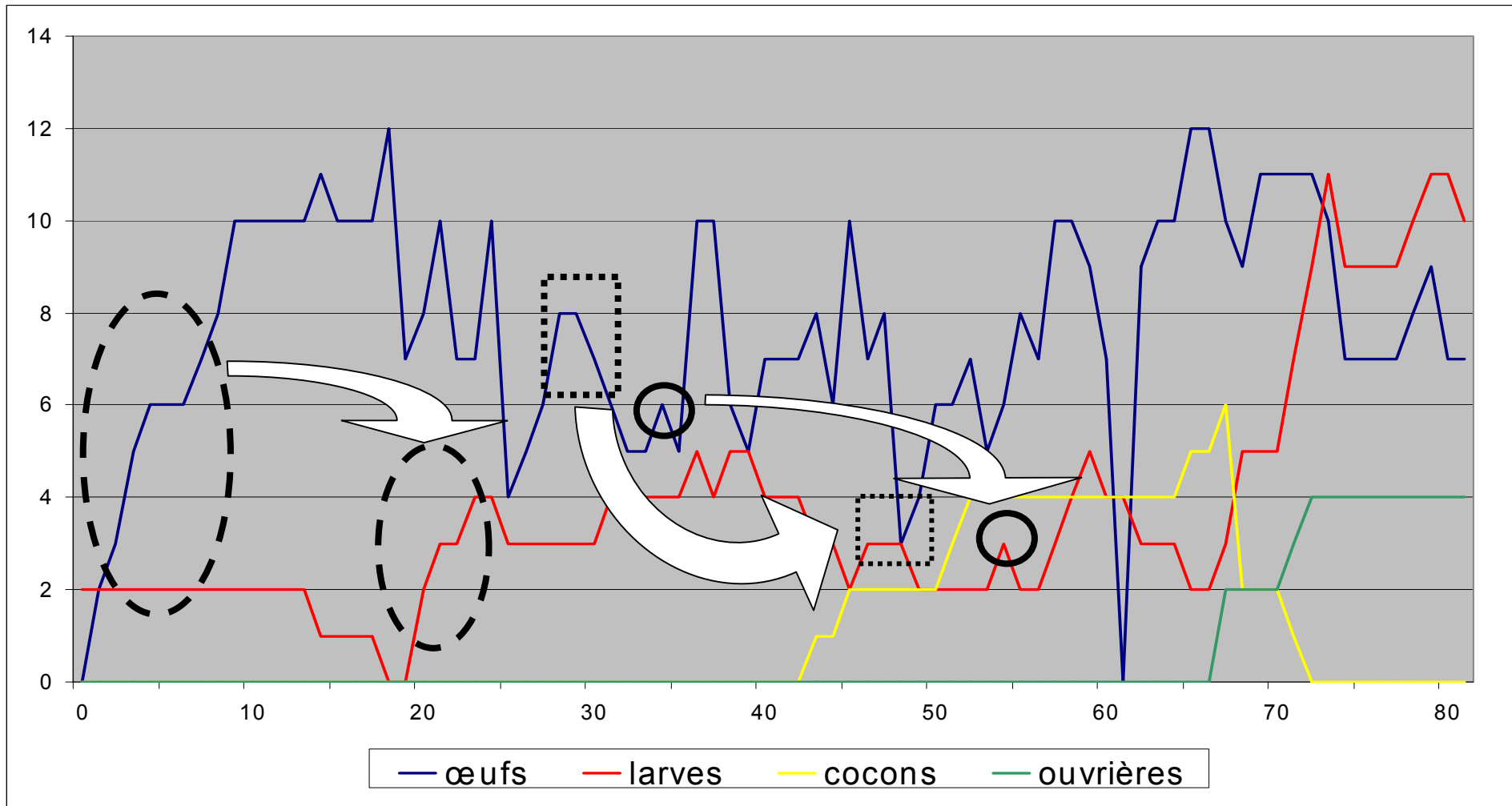


figure 21 Courbes d'évolution du couvain* de la fondatrice* A. On notera La ressemblance des courbes correspondant aux œufs et aux larves avec un décalage vers la droite et vers le bas. Les séquences encadrées (ovale pointillé, rectangle pointillé et cercle plein) et reliées par des flèches mettent en évidence la symétrie des courbes d'évolution démographique des œufs et des larves.

IV.D. Notion de rendements de la fondation*

La notion de rendements est très importante dans l'observation de la fondation*, puisque l'avenir de la colonie repose sur l'efficacité de l'élevage du couvain* par la reine*. Plus vite la reine* sera entourée d'ouvrières* pour l'aider et la défendre, plus la colonie aura de chance de survivre. Dans notre cas d'élevage en milieu artificiel, c'est un indice intéressant pour savoir si les conditions du milieu sont optimales. Cela permet aussi de prévoir le temps moyen nécessaire à l'obtention d'une colonie adulte en partant d'une fondatrice* seule.

Pour avoir une idée du rendement global de l'élevage du couvain* et du rendement de chaque stade (embryonnaire, larvaire, et nymphal), nous avons besoin de savoir pour chaque jour combien d'œufs ont été pondus, combien de larves ont éclos, combien de larves ont tissé leur cocon et combien d'ouvrières* sont nées.

jona(ilsn* eteon

Pour le remplir, nous raisonnons colonne par colonne et de la droite vers la gauche.

IV.D.1.a) Colonne des naissances d'ouvrières*

La colonne G, ou colonne des naissances est la plus facile à remplir. Les ouvrières* peuvent dans ce modèle soit naître en sortant de son cocon, soit mourir (on retrouve alors ses restes dans le nid, souvent au niveau de la partie vide-ordure du monde extérieur).

Remplir la colonne G demande donc une simple règle. On pose :

- G_n le nombre de naissances au jour n
- H_n le nombre d'ouvrières* au jour n
- M_{On} le nombre d'ouvrières* retrouvées mortes au jour n

Nous obtenons la relation :

$G_n = H_n - H_{n-1} + M_n$

Ainsi, en pratique, voilà un exemple concret :

G Naissances	H Ouvrières *		G Naissances	H Ouvrières *
	5			5
G_n	6	$M_{On} = 0$ $G_n = 6 - 5 + 0 = 1$ donc naissance d'une ouvrière*	<u>1</u>	6
G_{n+1}	5	$M_{On+1} = 1$ $G_n = 5 - 6 + 1 = 0$ Une ouvrière* est morte, aucune naissance	<u>0</u>	5

IV.D.1.b) Colonne des tissages de cocons

La colonne E, ou colonne des tissages de cocons, est elle aussi très simple à remplir. Il faut faire le bilan entre les cocons apparus et ceux disparus.

- Les cocons apparus viennent de larves de 15 jours d'âge qui ont tissé leur cocon. Les cocons qui viennent d'être tissés sont facilement identifiables puisqu'ils sont de couleur claire.

- Les cocons disparus sont soit morts (on retrouve alors souvent des restes dans le nid, qui seront recyclés pour qu'une larve s'en serve de trame pour tisser) soit ils ont éclos pour donner naissance à autant d'ouvrières*.

Estimation de E_n , nombre de cocons apparus à J_n : on l'obtient en faisant la différence entre le nombre de cocons présents au jour n et au jour n-1. Il faut le corriger en allant vérifier combien d'ouvrières* sont nées de ces cocons 21 jours après. Si au jour n+21 on a G_{n+21} naissances d'ouvrières*, c'est qu'il y a eu au minimum G_{n+21} cocons tissés à J_n . Pour l'instant nous obtenons les relations suivantes :

$E_n \geq G_{n+21}$ $F_n = F_{n-1} + E_n - \text{cocons disparus}$ $E_n = F_n - F_{n-1} + \text{cocons disparus}$

Estimation du nombre de cocons disparus à J_n : Le nombre de naissances d'ouvrières* est connu puisqu'on l'a déterminé dans l'étape précédente (cf. paragraphe précédent : colonne des naissances) et se retrouve dans la case G_n . On pose :

- M_C le nombre de cocons retrouvés morts

Nous obtenons donc une nouvelle relation :

$\text{Cocons disparus} = G_n + M_{Cn}$

En résumé, nous n'avons plus qu'à compléter la colonne E grâce à la formule obtenue :

$E_n \geq G_{n+1}$ $E_n = F_n - F_{n-1} + G_n + M_{Cn}$

Cela nous donne donc par exemple :

temps	E	F	G		E	F	G
	tissage	cocons	naissances		tissage	cocons	naissances
n-1		<u>4</u>	0			<u>4</u>	0
n	E_n	<u>4</u>	<u>1</u>	$E_n = 4 - 4 + 1 = \underline{1}$	<u>2</u>	<u>4</u>	<u>1</u>
				MAIS			
n+21		<u>2</u>	<u>2</u>	$E_n \geq G_{n+21}$ DONC $E_n \geq \underline{2}$		<u>2</u>	<u>2</u>

IV.D.1.c) Colonne des éclosions de larves

La colonne C, ou colonne des éclosions des œufs, se remplit grâce à un raisonnement similaire . Il faut faire le bilan entre les larves apparues et celles disparues.

- Les larves apparues viennent de œufs de 20 jours d'âge qui ont éclos. Les larves qui viennent d'éclore sont plus petites que les autres, mais difficilement différenciables des larves de quelques jours d'âge puisque leur croissance se fait par pallier avec des mues successives.
- Les larves disparues sont soit mortes (on ne retrouve alors pas de restes dans le nid, puisqu'ils sont recyclés pour nourrir les autres larves ou la reine*) soit elles ont tissé leur cocon.

Estimation de C_n , nombre de larves apparues à J_n : on l'obtient en faisant la différence entre le nombre de larves présentes au jour n et au jour n-1. Il faut le corriger en allant vérifier combien de cocons sont tissés par ces larves 15 jours après. Si au jour n+15 on a E_{n+15} tissage de cocons, c'est qu'il y a eu au minimum E_{n+15} larves qui ont éclos de leur œuf à J_n . Pour l'instant nous obtenons les relations suivantes :

$$\begin{aligned} C_n &\geq E_{n+15} \\ D_n &= D_{n-1} + C_n - \text{larves disparues} \\ C_n &= D_n - D_{n-1} + \text{larves disparues} \end{aligned}$$

Estimation du nombre de larves disparues à J_n : Le nombre de tissage de cocons est connu puisqu'on l'a déterminé dans l'étape précédente (cf. paragraphe précédent : colonne des tissages) et se retrouve dans la case E_n . On pose : ε représentant un terme d'erreur inconnu, dû au fait qu'on ne retrouve pas la trace des larves mortes ou de celles qui sont sacrifiées pour nourrir des larves plus âgées en cas de pénurie alimentaire (pour accélérer l'arrivée d'ouvrières* nouvelles). Nous ignorerons ce terme d'erreur, tout en se rappelant que les valeurs obtenues sont moins fiables que les autres colonnes.

Nous obtenons donc une nouvelle relation :

$$\text{larves disparues} = E_n + \varepsilon$$

En résumé, nous n'avons plus qu'à compléter la colonne E grâce à la formule obtenue :

$$C_n \geq E_{n+15}$$

$$C_n = D_n - D_{n-1} + E_n$$

Cela nous donne donc par exemple :

temps	C éclosions	D larves	E tissage		C éclosions	D larves	E tissage
n-1		<u>3</u>	0			3	0
n	C_n	<u>5</u>	<u>1</u>	$C_n = 5 - 3 + 1 = \underline{3}$	<u>3</u>	5	1
				et			
n+15		2	<u>1</u>	$C_n \geq E_{n+15}$ DONC $C_n \geq \underline{1}$		2	1

IV.D.1.d) Colonne des pontes d'œufs:

La colonne A, ou colonne des pontes des œufs, se remplit grâce à toujours tout à fait comparable. Il faut encore faire le bilan entre les œufs apparus et ceux disparus.

- Les œufs sont pondus par la fondatrice*. Les œufs qui viennent d'être pondus sont strictement identiques aux autres et donc non différentiables.
- Les œufs disparus sont soit morts soit mangés (on ne retrouve alors pas de restes dans le nid, puisqu'ils sont toujours recyclés pour nourrir les autres larves ou la reine*) soit elles libèrent une larve au bout de 20 jours d'incubation.

Estimation de A_n, nombre d'œufs apparus à J_n: on l'obtient en faisant la différence entre le nombre d'œufs présents au jour n et au jour n-1. Il faut corriger ce résultat en allant vérifier combien de larves ont éclôt de ces œufs 20 jours plus tard. Si au jour n+20 on a C_{n+20} éclosion de larves, c'est qu'il y a eu au minimum C_{n+20} larves qui ont éclo de leur œuf à J_n. Pour l'instant nous obtenons les relations suivantes :

$$A_n \geq C_{n+20}$$

$$B_n = B_{n-1} + A_n - \text{larves disparues}$$

$$A_n = B_n - B_{n-1} + \text{larves disparues}$$

Estimation du nombre d'œufs disparus à J_n : Le nombre d'éclosions de larves est connu puisqu'on l'a déterminé dans l'étape précédente (cf. paragraphe précédent : colonne des éclosions) et se retrouve dans la case C_n . On pose : ε' représentant un terme d'erreur inconnu, du au fait qu'on ne retrouve pas la trace des œufs morts ou de ceux perdus par oophagie. Nous ignorerons ce terme d'erreur, tout en se rappelant que les valeurs obtenues sont moins fiables que les autres colonnes.

Nous obtenons donc une nouvelle relation :

$$\text{œufs disparus} = C_n + \varepsilon'$$

En résumé, nous n'avons plus qu'à compléter la colonne E grâce à la formule obtenue :

$$A_n \geq C_{n+20}$$

$$A_n = B_n - B_{n-1} + C_n$$

Cela nous donne donc par exemple :

temps	A ponte	B Œufs	C éclosions		A ponte	B Œufs	C éclosions
n-1		<u>5</u>	0			5	0
n	A_n	<u>5</u>	<u>2</u>	$A_n = 5 - 5 + 2 = \underline{2}$	<u>3</u>	5	2
				MAIS			
n+21		2	<u>3</u>	$A_n \geq E_n$ DONC $A_n \geq \underline{3}$		2	3

Remarque :

Pour toutes les formules que nous venons d'énoncer, il est tout à fait possible d'obtenir des valeurs négatives. Cela correspond au fait qu'un ou plusieurs items ont disparus sans qu'on puisse s'en rendre compte, comme par exemple s'il s'agit de pertes d'œufs dues à

l'oophagie. Toute valeur négative doit donc être remplacée par un zéro puisque ce qui nous intéresse, ce sont les nombres de pontes, d'éclosion,... qui ne peuvent évidemment pas être négatifs.

IV.D.2. Calcul des différents rendement

Les valeurs que nous venons de déduire des comptages quotidiens ne sont que des approximations bien entendu, mais elles n'en s'en pas pour autant moins intéressantes. En effet, les valeurs obtenues sont des minimums. Nous allons donc pouvoir calculer des rendements minimums.

IV.D.2.a) Rythme de ponte

Puisque nous avons le nombre minimum d'œufs pondus chaque jour, en faisant leur moyenne nous obtenons le rythme de ponte minimum de chaque fondatrice*. Nous obtenons les moyennes suivants :

- Fondatrice* A : $\frac{\sum_{n=1}^{n=84} An}{84} = \frac{101}{80} = 1,26$ œuf par jour
- Fondatrice* B : $\frac{\sum_{n=1}^{n=84} An}{84} = \frac{178}{84} = 2,12$ œuf par jour
- Fondatrice* C : $\frac{\sum_{n=1}^{n=80} An}{80} = \frac{122}{80} = 1,52$ œuf par jour
- Fondatrice* D : $\frac{\sum_{n=1}^{n=84} An}{84} = \frac{103}{84} = 1,23$ œuf par jour
- Fondatrice* E : $\frac{\sum_{n=1}^{n=50} An}{50} = \frac{77}{50} = 1,54$ œuf par jour

Ce qui nous donne donc pour les cinq fondatrices* 581 œufs pondus en 378 jours, soit une moyenne de 1,54 œuf pondus par jour, au minimum. Nous sommes donc dans le même ordre de grandeur que le rythme de ponte moyen obtenue d'une autre manière dans le paragraphe IV.B, qui était lui aussi sous-estimé et donnait une ponte moyenne minimale de 1,25 œuf par jour.

IV.D.2.b) Rendement de la phase embryonnaire

On estime le rendement de la phase embryonnaire en faisant le rapport entre le nombre d'œufs pondus sur une période et le nombre de larves qu'ils ont donnés sur une période de

même durée débutant 20 jours plus tard (car la durée de la phase embryonnaire est de 20 jours, cf.III.B).

Pour les fondatrices* A à D nous considérons :

- les œufs pondus entre le jour 0 et le jour 51
- les larves qui ont éclos entre le jour 20 et le jour 71

Pour la colonie E, qui n'a été suivie que 50 jours, nous considérons :

- les œufs pondus entre le jour 0 et le jour 23
- les larves qui ont éclos entre le jour 20 et le jour 43

Ainsi nous obtenons :

- pour la fondatrice* A : $\frac{\sum_{n=20}^{n=71} Cn}{\sum_{n=0}^{n=51} An} = \frac{34}{70} = 51 \%$

pour la fondatrice* B : $\frac{\sum_{n=20}^{n=71} Cn}{\sum_{n=0}^{n=51} An} = \frac{34}{70} = 51 \%$

Pour les fondatrices* A à D, nous considérons :

- les larves qui ont éclos entre le jour 0 et le jour 66
- les cocons tissés entre le jour 15 et le jour 81

Pour la colonie E, qui n'a été suivie que 50 jours, nous considérons :

- les larves qui ont éclos entre le jour 0 et le jour 28
- les cocons tissés entre le jour 15 et le jour 43

Ainsi nous obtenons :

- pour la fondatrice* A : $\frac{\sum_{n=15}^{n=81} En}{\sum_{n=0}^{n=66} Cn} = \frac{12}{28} = 43 \%$
- pour la fondatrice* B : $\frac{\sum_{n=15}^{n=81} En}{\sum_{n=0}^{n=66} Cn} = \frac{24}{52} = 46 \%$
- pour la fondatrice* C : $\frac{\sum_{n=15}^{n=81} En}{\sum_{n=0}^{n=66} Cn} = \frac{23}{37} = 62 \%$
- pour la fondatrice* D : $\frac{\sum_{n=15}^{n=81} En}{\sum_{n=0}^{n=66} Cn} = \frac{20}{34} = 59 \%$
- pour la fondatrice* E : $\frac{\sum_{n=15}^{n=43} En}{\sum_{n=0}^{n=28} Cn} = \frac{11}{26} = 42 \%$

Ce qui nous donne donc pour l'ensemble de nos cinq fondatrices* l'éclosion de 177 larves qui ont tissé 90 cocons, soit un rendement moyen de 51 % pour la phase larvaire.

IV.D.2.d) Rendement de la phase nymphale

On estime le rendement de la phase nymphale en faisant le rapport entre le nombre de cocons tissés sur une période et le nombre d'ouvrières* qu'ils ont donné sur une période de même durée débutant 21 jours plus tard (car la durée de la phase nymphale est de 21 jours, cf. III.D).

Pour les fondatrices* A à D, nous considérons :

- les cocons tissés entre le jour 0 et le jour 60
- les ouvrières* nées entre le jour 21 et le jour 81

Pour la colonie E, qui n'a été suivie que 50 jours, nous considérons :

- les cocons tissés entre le jour 0 et le jour 33

- les ouvrières* nées entre le jour 21 et le jour 54

Ainsi nous obtenons :

- pour la fondatrice* A : $\frac{\sum_{n=21}^{n=81} Gn}{\sum_{n=0}^{n=60} En} = \frac{4}{7} = 57 \%$
- pour la fondatrice* B : $\frac{\sum_{n=21}^{n=81} Gn}{\sum_{n=0}^{n=60} En} = \frac{9}{16} = 56 \%$
- pour la fondatrice* C : $\frac{\sum_{n=21}^{n=81} Gn}{\sum_{n=0}^{n=60} En} = \frac{12}{18} = 67 \%$
- pour la fondatrice* D : $\frac{\sum_{n=21}^{n=81} Gn}{\sum_{n=0}^{n=60} En} = \frac{3}{8} = 37 \%$
- pour la fondatrice* E : $\frac{\sum_{n=21}^{n=54} En}{\sum_{n=0}^{n=33} Cn} = \frac{9}{14} = 64 \%$

Ce qui nous donne donc pour l'ensemble de nos cinq fondatrices* le tissage de 63 cocons qui ont donné naissance à 37 ouvrières*, soit un rendement moyen de 59 % pour la phase nymphale.

IV.D.2.e) Comparaison de la productivité des cinq fondations*

Nous constatons, en observant la figure 22 qui récapitule les rendements des cinq fondations*, que les rendements des phases de développement du couvain* sont du même ordre de grandeur, que ce soit entre différentes fondatrices* (10 à 20 % de variations pour une même phase) ou entre phases de développement (moyennes générales comprises entre 51 et 59 %). Cette homogénéité entre fondatrice* nous confirme dans le choix de nos paramètres d'étude.

En moyenne **46 %** des œufs sont détruits avant de pouvoir éclore, puis **49 %** de larves sont perdues ainsi que **41 %** des cocons. Ces pertes semblent équitablement réparties au long de la chaîne de transformation du couvain*. Cependant ces trois valeurs sont des maxima et n'ont pas la même précision. En effet, le rendement de la phase embryonnaire (de la ponte jusqu'à l'éclosion de l'œuf) est le moins précis, le nombre d'œufs étant plus difficile

à évaluer surtout lorsqu'ils sont nombreux, regroupés en amas ou que les ouvrières* ou la reine* attrapent des amas d'œufs entre leurs mandibules pour se mettre à courir dans tous les sens. De plus nous perdons une information par rapport au nombre de larves ou de cocons. En effet s'il est possible de noter l'éclosion d'une larve (présence d'une larve de très petite taille, ou d'un nouveau cocon (coloration beaucoup plus claire), il est impossible de différencier un œuf qui vient d'être pondu d'un œuf âgé. On voit aussi logiquement qu'il y a le plus de pertes au niveau de la phase larvaire. Comme c'est la seule phase de développement qui nécessite d'être alimentée, par la fondatrice* ou une ouvrière*, il est évident qu'elle soit le plus touché par l'absence de soins suffisant (fondatrice* seule ou avec un faible nombre d'ouvrières* pour l'aider).

Nous limitons ici de manière intentionnelle les extrapolations que nous pourrions faire à partir de ces données puisqu'elles ne correspondent qu'à des approximations, sans doute largement sous-estimées. Il aurait été intéressant de pouvoir séparer en plusieurs phases la fondation* et de comparer le rendement de la ponte lorsque la fondatrice* est seule, lorsqu'elle est aidée de quelques ouvrières* puis d'un nombre plus important d'ouvrières* et enfin lorsque la colonie est adulte. La ponte est censée devenir de plus en plus efficace. Nous ne disposons hélas pas d'assez de données ni de valeurs assez précises pour obtenir des résultats concluants. Nous pouvons cependant comparer les rendements de la maturation du couvain* pour les cinq fondatrices* et pour les deux colonies alpha et bêta d'ouvrières* orphelinées*. Alors que dans les fondations* seuls **46 %** des œufs se transforment en larves, ce rendement atteint **77,5 %** pour les ouvrières* orphelinées*. De même au lieu de n'avoir que **49 %** des larves qui se transforment en cocons, on arrive à **55 %** dans les colonies alpha et bêta. Quant à la transformation en ouvrière* néonate, on passe de **41 %** à **70,5 %**. Le tableau III résume toutes ces valeurs. L'amélioration des résultats en présence d'ouvrières* est très net. Le rendement de la phase larvaire reste assez faible, ce qui ne nous étonne pas plus puisqu'il reste le stade le plus fragile, tant au manque de nourriture qu'aux maladies ou à la déshydratation. Le rendement du stade embryonnaire est largement amélioré. En effet, l'oophagie est limitée puisque les ouvrières* ramènent plus de nourriture dans le nid pour alimenter les larves.

La fondation* est en fait très peu efficace puisque seuls à peine plus de quinze pour cent des œufs aux maximums donnent des ouvrières*. Les premières ouvrières* naissent au bout de soixante à soixante-dix jours. En quatre-vingts jours, nous avons obtenu seulement

cinq à quinze ouvrières*. Malgré des rendements assez homogène, les nombre d'ouvrière* obtenu en fin d'expérience est assez différent, puisqu'il va du simple au triple.

	Phase embryonnaire	Phase larvaire	Phase nymphale	Total
Fondatrice* A à E	46 %	49 %	41 %	16,25 %
Colonies α et β	77,5 %	55 %	70,5 %	30 %

tableau III Comparaison des rendements des phase embryonnaires, larvaires et nymphales de développement du couvain obtenus sur 5 fondatrices* et 2 groupes de 15 ouvrières* orphelinées*.*

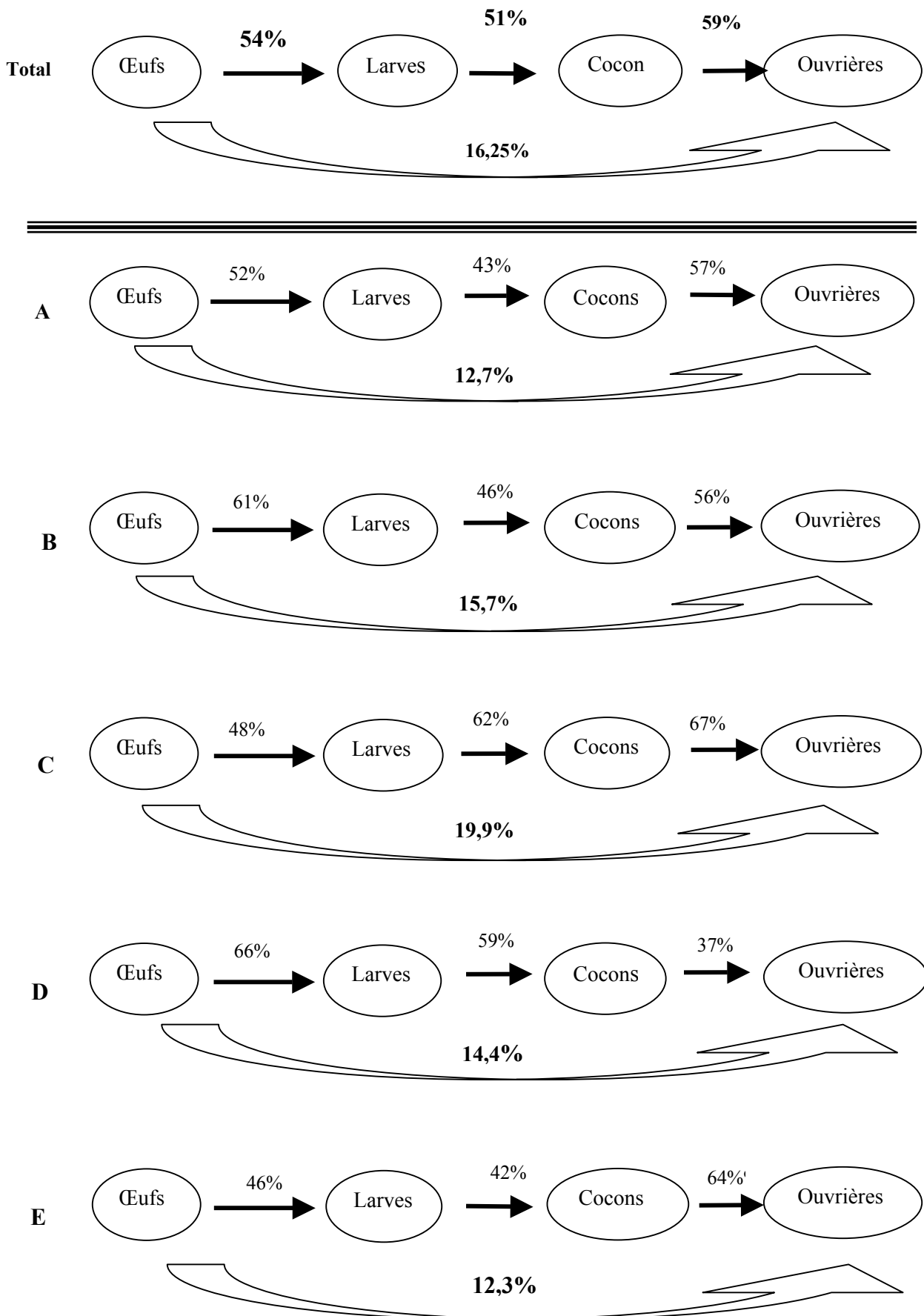


figure 22 Récapitulatif des rendements des 5 fondations globalement puis individuellement.*

Conclusion

L'élevage d'œufs pondus à la même date par deux groupes de 15 ouvrières* orphelinées* d'*Odontomachus bauri* en nids artificiels nous a permis d'obtenir des données chiffrées concernant l'évolution du couvain*. Nous savons donc que la ponte des fondatrices* est au minimum de 1,5 œuf par jour, cette valeur étant sans doute fortement sous-estimée à cause d'un important taux d'oophagie. Nous avons obtenu un temps d'incubation de l'œuf de 19 à 21 jours. La vie larvaire dure de 14 à 17 jours et la nymphose de 20 à 23 jours. Toutes ces données sont valables pour nos conditions d'élevage en nid artificiel, à 80% d'humidité et une température de 26 à 28°C.

Le suivi démographique du couvain* de cinq fondatrices* *Odontomachus bauri* nous a permis de conclure qu'il y avait environ 50 % de perte à chaque stade de développement du couvain*, et donc qu'au maximum 16 % des œufs donneront naissance à une ouvrière*, 58 jours après la ponte.

Ces données sont utiles pour obtenir des colonies adultes d'*Odontomachus bauri* en laboratoire dans le but de les étudier. Pour cela on a en effet le choix entre capturer une colonie adulte dans la nature ou capturer des fondatrices* et les élever. La capture d'un nid entier, reine* comprise et non blessée, n'est pas évidente. Le transport depuis l'étranger ne l'est pas plus. La capture de fondatrices* est beaucoup plus simple puisque après le vol nuptial on trouve de nombreuses fondatrices* cherchant un site de nidification. L'élevage des fondatrices* est peu contraignant et donne de bons résultats. Sur sept fondatrices* au départ, cinq ont donné des colonies adultes. Les données obtenues sur le développement du couvain* permettent d'optimiser la croissance et l'élevage d'*Odontomachus bauri* pour des études ultérieures. Ceci est particulièrement intéressant pour les espèces rares et en voie de disparition, surtout lorsqu'elles sont en même temps des espèces à formules sociales très spécifiques afin de pouvoir les conserver pour la vérification de théories évolutives et de leur modélisation. Ainsi ce travail s'inscrit dans les études du L.E.E.C. (Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Université Paris 13) de ces espèces rares autour de quatre grands thèmes de recherches : la reconnaissance sociale, les structures reproductrices au sein des sociétés, le déterminisme de la division du travail et les relations entre espèces.

Les comptages que nous avons réalisés peuvent sembler un peu archaïques comparés aux moyens dont nous pouvons disposer. L'utilisation de caméras infrarouges permettrait d'observer le nid 24 heures sur 24, sans engendrer de stress. Nous aurions alors accès au

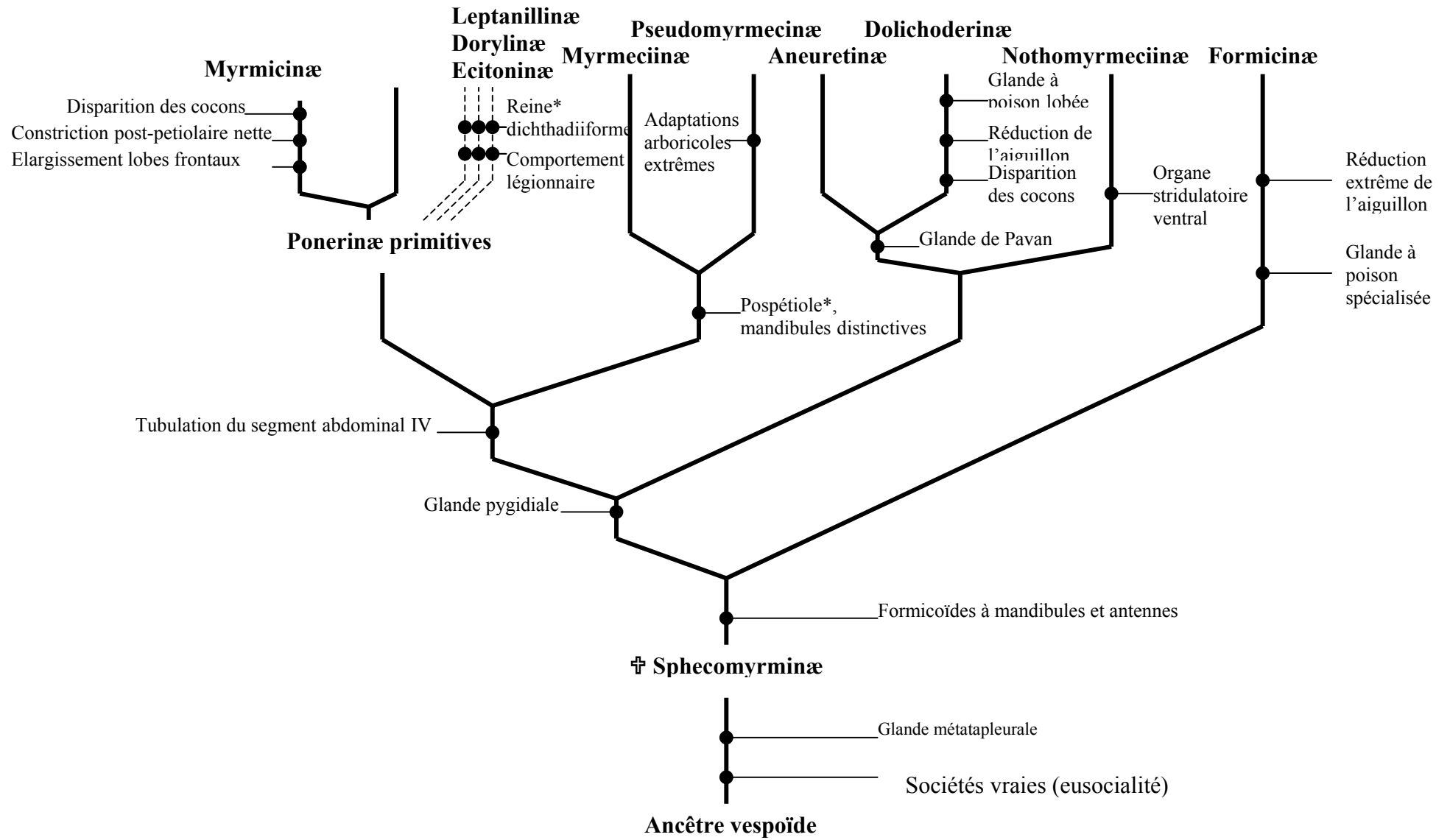
nombre exact de pontes par jour, au pourcentage d'oophagie, ... Il n'y aurait donc élimination de très nombreuses sources d'incertitudes. L'investissement en matériel et en temps (visionnage des vidéos) est cependant beaucoup plus important. Notre méthode de comptage du couvain* demande juste une simple loupe et quelques minutes d'observation par jour et par nid. Ce n'est donc pas négligeable. Associé à une bonne exploitation des résultats, nos observations nous permettent d'obtenir des valeurs approximatives intéressantes et très facilement réalisables et reproductibles à d'autres espèces.

L'élevage en nid artificiel d'*Odontomachus bauri* ne posant pas de problème, l'obtention de colonies adultes en laboratoire est essentiellement limitée par l'approvisionnement en fondatrices*. Il a fallu au professeur Dominique Fresneau dans notre cas aller jusqu'au Brésil. La réussite de la récolte dépend alors beaucoup du facteur chance, demande du temps et des observations minutieuses. L'obtention de fondatrices* en laboratoire serait donc un progrès énorme. Hélas la fécondation en milieu artificiel n'est pas encore maîtrisée. Bien qu'on arrive à obtenir des sexués, la fécondation reste un problème. Lorsqu'on la maîtrisera enfin, l'obtention de colonies d'espèces rares, disparues dans la nature ou difficile à capturer sera alors grandement facilitée.

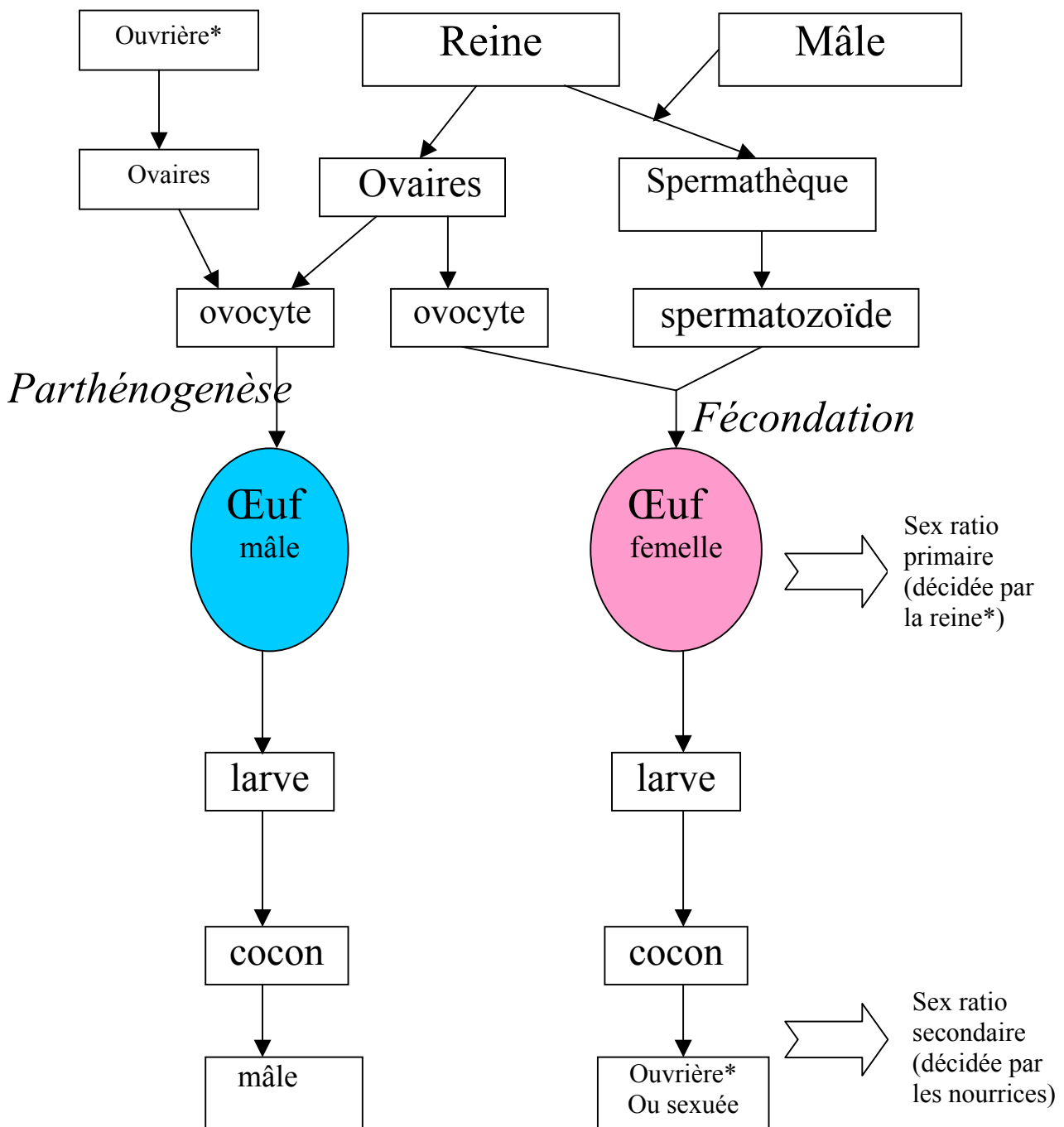
Annexe I Classification des familles de *Formicidae*

Nom des familles	Nb d'espèces connues	Zones habités	Taille (mm)	Mode de vie	Caractéristiques
<i>Myrmicidae</i>	2500	Toutes régions	10 à 15	Régime très varié (carnivore, omnivore, granivore,...)	Démarche lente (pattes courtes), aiguillon parfois atrophié
<i>Formicidae</i>	2200	Toutes régions	7 à 15	Très complexe, vie sociale très évoluée	Absence d'appareil venimeux
Ponerides	900	Essentiellement tropicale, sauf genre <i>Ponera</i>	Grandes >20	Très actives et redoutablement agressives	Appareil venimeux très développé
<i>Dolichodérides</i>	300	Toutes régions sauf l'Afrique	5	Organisation sociale très développée. Fourmis nuisibles et destructrices	Absence d'aiguillon, glandes salivaires très développées projection à distance du venin
<i>Dorylides</i>	200	Toutes régions tropicales sauf Madagascar	2 à 16 (certaines reines* 45)	Sociétés nomades Insectes prédateurs (ex : Magnans d'Afrique)	Dépourvues d'yeux Aiguillon développé Venin redoutable
<i>Promyrmicidae</i>	160	Régions tropicales (arboricoles)	7 à 10	S'installent dans des tiges creuses.	Formes cylindriques. Aiguillon très développé
<i>Leptanillides</i>	15	méditerranée et Malaisie	Quelques millimètres	Fourmis souterraines	Petite taille
<i>Cerapachyides</i>	10	Toutes zones tropicales	Grande > 20	Très actives et redoutablement agressives	Se distinguent des Ponerides par leur corps cylindrique

Annexe II Phylogénie des sous-familles de *Formicidæ* d'après Hölldobler et Wilson (1990)

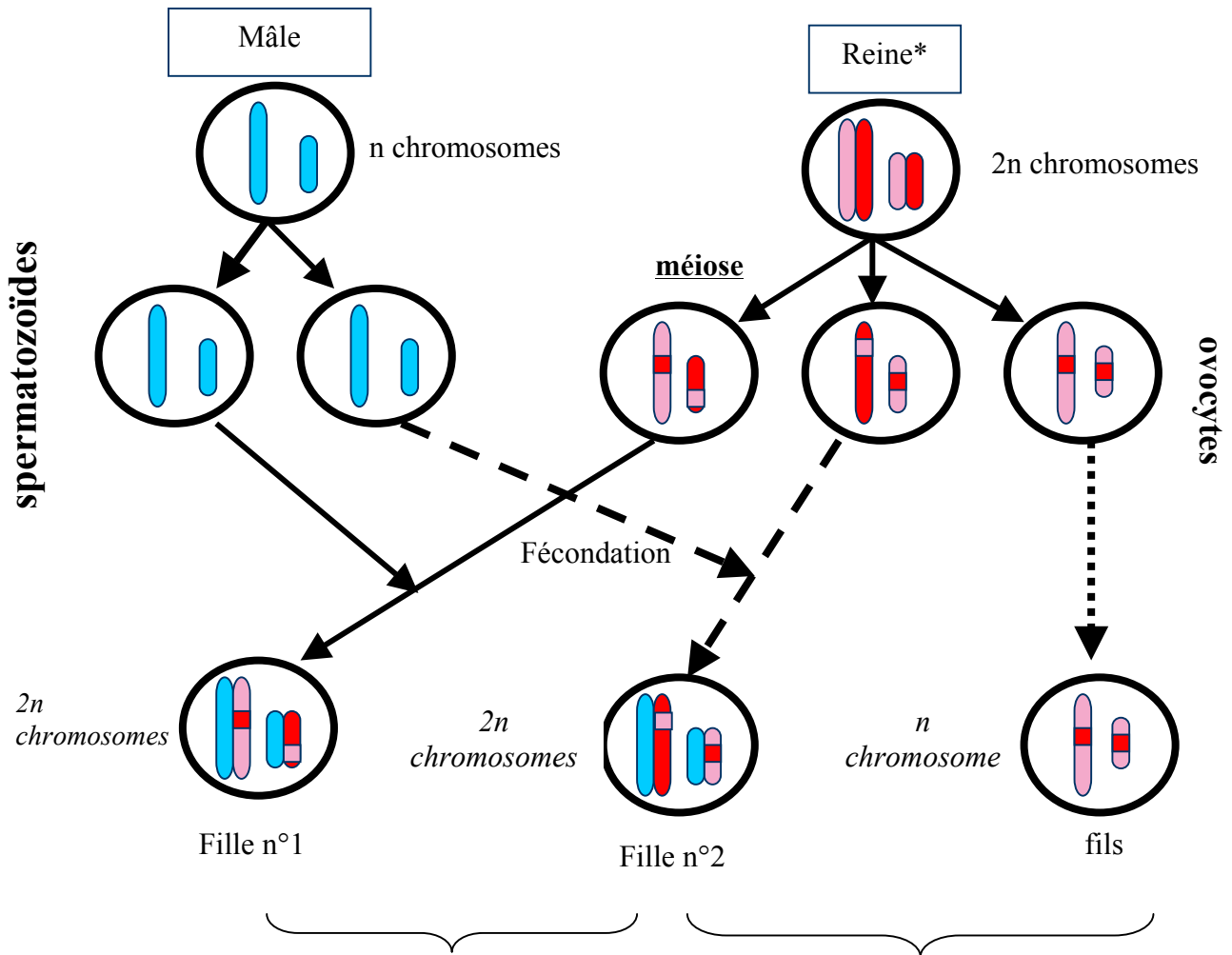


Annexe III Déterminisme du sexe de l'œuf chez les fourmis



La reine* peut choisir de laisser passer des spermatozoïdes depuis la spermathèque au passage de l'ovocyte, ou non. Elle définit alors le sex ratio primaire : c'est le rapport des œufs mâles sur les œufs femelles. Les ouvrières* nourrices décident alors de laisser détruire certains œufs ou certaines larves, modifiant le sex ratio primaire, pour obtenir le sex ratio secondaire.

Annexe IV Comparaison du degrés de parenté entre ouvrières* sœurs et entre ouvrière* et mâle frère et sœur chez les fourmis



Degrés de parenté entre sœurs:

$$(\frac{1}{2} \times 1) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = 75 \%$$

↓

↓

↓

↓

↓

- % de gènes communs entre les 2 ovocytes d'origine.
- % de gènes d'origine maternelle
- % de gènes commun entre les 2 spz d'origine
- % de gènes d'origine paternel

Degrés de parenté frère / sœur

$$(0 \times 0) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = 25 \%$$

↓

↓

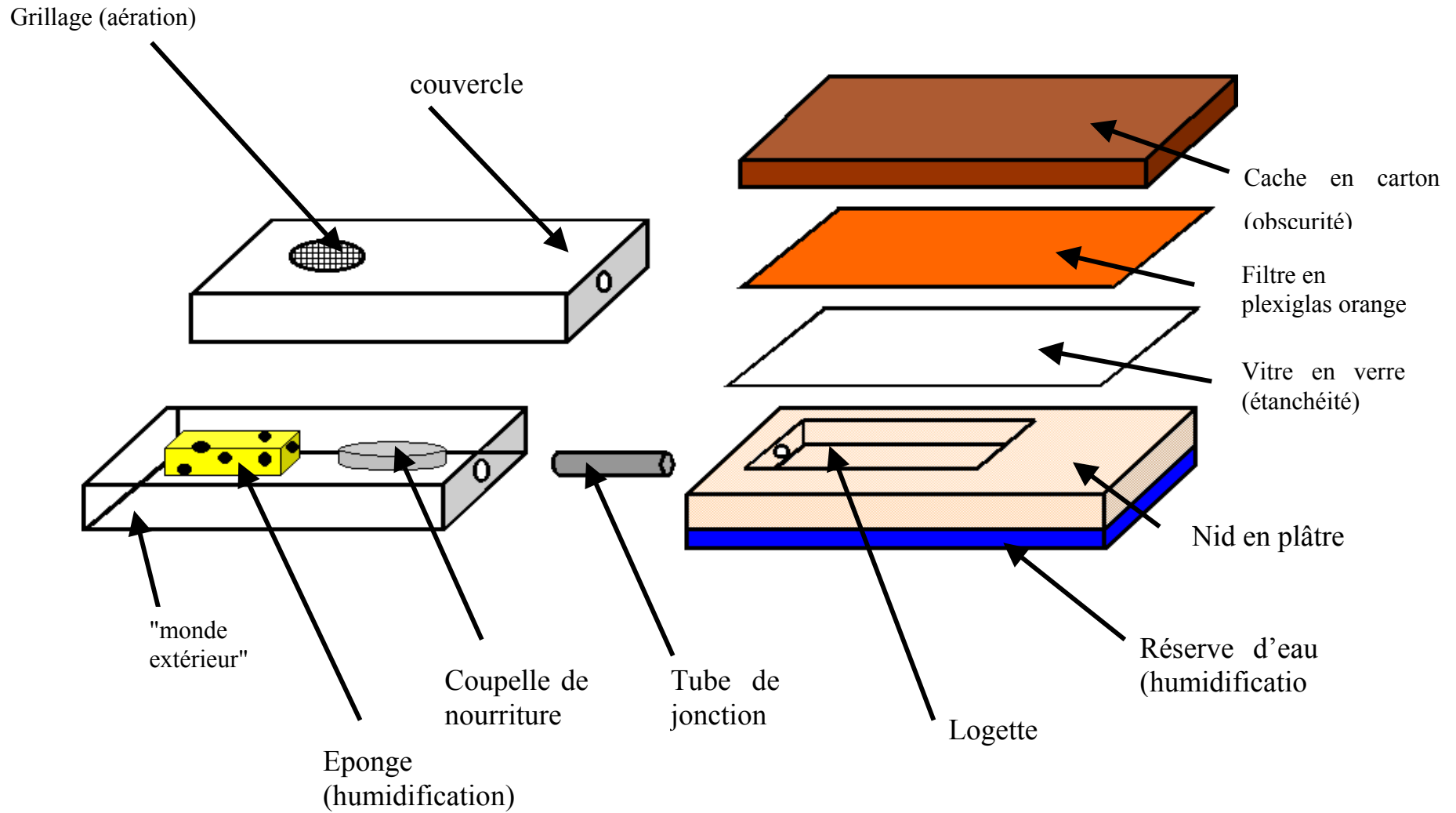
↓

↓

↓

- % de gènes communs entre les ovocytes d'origine
- % de gènes d'origine maternelle
- % de gènes commun entre les 2 spz d'origine
- % de gènes d'origine paternel

Annexe V fabrication des nids artificiels



Glossaire :

ADULTE : État définitif d'un insecte ayant terminé son.

COUVAIN : Ensemble des stades immatures de développement, c'est-à-dire les œufs, les larves et les cocons.

ESSAIMAGE : regroupement des mâles et des femelles ailées au même moment et au même endroit en vue d'accouplements.

FEMELLE AILEE : adulte diploïde, donc de sexe femelle, possédant un appareil reproducteur complet et fonctionnel et des ailes en vue du vol nuptial.

FONDATION : période pendant laquelle la jeune reine est seule de toutes les tâches (ponte, chasse, soins au couvain,...)

FONDATRICE : Jeune femelle fécondée créant une nouvelle colonie.

FOURRAGEMENT : recherche d'aliments à l'extérieur du nid

GYNE : femelle possédant un appareil reproducteur complet et fonctionnel.

MUE IMAGINALE : dernière mue transformant une nymphe en adulte.

ŒUFS TROPHIQUES : œufs pondus par une ouvrière ou une reine en vue d'être donnés aux larves pour les nourrir.

OOPHAGIE : utilisation d'œufs pour nourrir les larves, les ouvrières ou la reine.

OUVRIERE : individu diploïde, donc de sexe femelle, dont l'appareil reproducteur est atrophié et en partie transformé en appareil venimeux.

ORPHELINÉE : se dit d'une ouvrière séparée de la reine. Après l'arrêt de toute influence royale, l'appareil reproducteur de l'ouvrière se développe, et il peut alors y avoir ponte d'œufs non fécondés donc haploïde, donc de sexe mâle.

PETIOLE : pièce d'articulation entre le thorax et l'abdomen. Sa forme très variable sert beaucoup dans la diagnose d'espèce.

POLYCALIQUE : se dit d'une colonie formée de plusieurs nids en interconnexion.

POLYGYNIE : présence de plusieurs reines fécondées dans la même colonie.

REINE : femelle possédant un appareil reproducteur complet et fonctionnel et ayant été fécondée.

Bibliographie

- American Museum of Natural History. *Social Insects world wide Web SIWeb*. [en-ligne]. Mise à jour le 31 janvier 2003
[http://research.amnh.org/entomology/social_insects/ants/pictures/0012/013.html],
(consultée le 10 juin 2003).
- BENOIS A. (1969) Etude morphologique, biologique et éthologique de *Camponotus vagus* (pubescens Fab.) Hym. Form. Formicidae. Thèse 3^e cycle. *Fac. Sc. Toulouse*. 184-186.
- BROWN W L. (1976) Contributions toward a reclassification of the Formicidae, Part VI: *Ponerinae*, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti; Section A: Introduction, subtribal characters, genus *Odontomachus*. *Stud. Entomol.* **19**, 67-171.
- BURNIQUEL S. (1970) Recherches préliminaires sur la biologie d'*Aphaenogaster subterranea* Latr. Hym. Form. Myrmicidae. Le nombre social chez cette fourmi. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*. **106**, 7-16.
- COLOMBEL P. (1971) Etude biométrique du couvain et des adultes d'*Odontomachus haematodes* (Hym. Form. Poneridae). *Ann de la Fac. Des Sciences du Cameroun*. **6**, 53-71.
- COLOMBEL P. (1972 a) Recherche sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (HYM. FORMICOIDEA, PONERIDAE) Biologie des ouvrières. *Ins. Soc.* **19** (3), 171-194.
- COLOMBEL P. (1972 b). Recherche sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (HYM. FORMICOIDEA, PONERIDAE) La polygynie et sa régulation. *Biol. Gabonica*. **8** (3-4), 345-367.
- COLOMBEL P. (1972 c) Etude de l'évolution et de la fondation par greffe des colonies d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Form. Poneridae). *C. R. Acad. Sc. Paris*. **279** (D), 489-491.
- COLOMBEL P. (1974) L'élevage artificiel du couvain d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Form. Poneridae) et la différenciation trophogénique des ouvrières et des reines. *Biol. Gabonica*. **8** (3-4), 369-381

- DENIS D. (2001) Comportement des ouvrières vis-à-vis du couvain en cas de situation de crise : perte de la reine chez *Odontomachus bauri* et *Pachycondyla goeldii*. Mem. D.E.A., université paris-nord, Villetaneuse, 30p.
- GRONENBERG W, TAUTZ J, HOLLDÖBLER H. (1993) Fast trap jaws and giant neurons in the ant *Odontomachus*. *Science*. **262**, 561-562.
- HERGUETA S. (1999) L'animal neuronal., *sciences et avenir.*, **119**, 44-52.
- HÖLLDÖBLER B, WILLSON E.O. (1996) Voyage chez les fourmis. Tours : Ed. du Seuil. 242p.
- HÖLLDÖBLER B, WILLSON E.O. (1990) The ants. Harvard University Press. 732p.
- HASKINS C P. (1941) Note on the method of colony foundation of the Ponerine ant *Bothroponera soror* Emery. *J. N. Y. Ent. Soc.* **49**, 211-216.
- LEDOUX A. (1952) Recherches préliminaires sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* LATR. (*HYM. FORMICOIDEA*). *Ann. Des Sc. Nat. Zoologie*. **XIV** (11), 231-248.
- LE MASNE G. (1953) Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. *Ann. Des Sc. Nat. Zoologie*. **XV** (11), 1-56.
- LONGINO J. T. (7 janvier 1999) In : *Ants of Costa Rica*. [en-ligne] Washington (USA) : The Evergreen State College .
[http://www.evergreen.edu/user/serv_res/research/arthropod/AntsofCostaRica.html]
(consulté le 10 juillet 2001).
- TAYLOR B. (1998) In : *The Ants of West Africa & the Congo Basin*. [en-ligne] Washington (USA) : The Evergreen State College .
[http://research.amnh.org/entomology/social_insects/ants/westafrica/odonnest.htm]
(consulté le 10 juin 2003).
- TOROSSIAN C. (1967) Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) IV. Etude des possibilités évolutives des colonies avec reine et des femelles isolées désailées. *Ins. Soc.* **XIV** (3), 259-280.

ANNEE 2003

**ETUDE EXPERIMENTALE DE LA FONDATION EN NID ARTIFICIEL
D'*ODONTOMACHUS BAURI* (FORMICIDAE, PONERINAE)**

NOM et Prénom : VIARIS de LESEGNO Christine

RESUME :

La fondation des reines fécondées en nid artificiel est importante à maîtriser pour pouvoir étudier les fourmis en laboratoire. Pouvoir prédire le temps nécessaire pour obtenir une colonie adulte et le rendement de l'élevage sont donc des données fondamentales.

Après une revue de la bibliographie consacrée à la biologie générale d'*Odontomachus bauri* et à sa reproduction, nous nous sommes intéressés à la durée des différents stades de développement du couvain (phases embryonnaire, larvaire et nymphale) ainsi qu'au rendement de ces trois stades. Pour cela nous avons suivi 5 fondatrices d'*Odontomachus bauri* en nid artificiel et suivi l'évolution de deux groupes d'œufs pondus à la même date et confiées à des ouvrières orphelinées.

Nous avons obtenu dans nos conditions de travail une ponte minimale de 1,5 œuf par jour et une durée de maturation totale du couvain de 56 jours. Seuls au maximum 16,25 % des œufs donnent naissance à des ouvrières.

Mots-Clés : *Odontomachus bauri*, Fondation, Nid Artificiel, Fourmi

JURY :

Président

Directeur Pr. Jacques GUILLOT

Assesseur Dr. Alain FONTBONNE

Invité Pr. Dominique FRESNEAU

Adresse de l'auteur :

M^{lle} Christine VIARIS de LESEGNO

16 sente du clos Piquenot

95320 Saint Leu

ANNEE 2003

**EXPERIMENTAL STUDY OF THE FOUNDATION IN ARTIFICIAL
NEST OF *ODONTOMACHUS BAURI* (FORMICIDAE, PONERINAE)**

SURNAME : VIARIS de LESEGNO

Given name : Christine

SUMMARY :

The control of the independant foundation in artificial nest of mated queen is a major step for the understanding of the biology of ants. By this way, we may be able to predict the time necessary to obtain an adult colony and the output of the breeding of eggs.

After a quick review of the bibliography devoted to general biology of *Odontomachus bauri* and its reproduction, we report a personal investigation about the duration and the output of the different stages from development of the brood (eggs, larvae and cocoons). We studied five *Odontomachus bauri* mated queen in artificial nest and followed the evolution of two eggs groups laid at the same date and entrusted to orphan workers. We obtained under our working conditions a minimal rate of laying of 1.5 egg a day and a duration of total maturation of 56 days. No more of 16,25 % of eggs become workers.

KEY WORDS : *Odontomachus bauri*, Foundation, Artificial Nest, Ant.

JURY :

President

Director Pr. Jacques GUILLOT

Assessor Dr. Alain FONTBONNE

Guest Pr. Dominique FRESNEAU

Author's Address :

Christine VIARIS de LESEGNO

16 sente du clos Piquenot

F-95320 Saint Leu

FRANCE