

VARIABILITE DES OUVRIERES ISOLEES DE LA FOURMI
LEPTOTHORAX NYLANDERI (FOERSTER) ET EFFET
STIMULANT DES LARVES SUR LA PONTE DES OUVRIERES

Luc PLATEAUX

Laboratoire de Biologie du Comportement, Université de Nancy I
B.P. 239, 54506 VANDŒUVRE-LES-NANCY CEDEX

Résumé: L'étude des ouvrières de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* en isolement met en lumière une grande diversité de celles-ci, aussi bien dans leur capacité de reproduction que dans leur capacité d'élevage de larves: on observe l'absence totale de ponte ou la production d'oeufs en nombre variable (jusqu'à 17 pour une ouvrière); indépendamment de cela, on observe l'élevage de reines, d'ouvrières ou de mâles à partir des larves confiées à une ouvrière, mais aussi des larves demeurant sans croissance, voire la destruction de larves. La ponte d'une ouvrière solitaire est généralement stimulée par la présence d'une ou de plusieurs larves, parfois plus fortement que par l'effet de groupe. La stimulation observée varie avec le nombre de larves, mais de manières différentes selon les sociétés étudiées. Chez cette Fourmi, le nombre social peut être réduit à une ouvrière, mais ce chiffre ne semble pas valable pour tous les individus.

Mots-clés: Désocialisation, diversité individuelle, effet de groupe, élevage, reproduction, stimulation larvaire.

Summary: Variability of isolated workers of the ant *Leptothorax nylanderi* (Foerster) and stimulating effect of larvae on the egg-laying by workers.

The study of isolated workers of the ant *Leptothorax nylanderi* shows a great diversity of these workers according to their ability to lay eggs and to rear larvae. An absolute lack of egg laying or the production of a variable number of eggs (up to 17 for one worker) are observed. Besides, the rearing of larvae cared by one worker into queens, workers or males is observed together with non-growing larvae and killed larvae. The egg-laying of a solitary worker is generally stimulated by the presence of one or several larvae, whose effect is sometimes greater than the group effect. The observed stimulation varies with the number of larvae, but differs from one to another society. In this ant, the social number may be reduced to one worker, but this does not seem to be the case for all the individuals.

Key words: Group effect, individual diversity, isolated workers, rearing, reproduction, stimulation by larvae.

INTRODUCTION

En étudiant l'effet du groupement des ouvrières de *L. nylanderi* sur leur ponte (PLATEAUX, 1970; PLATEAUX et SAINT-PIERRE, 1982), j'ai remarqué une diversité des ouvrières isolées, les unes pondant plus ou moins, les autres ne pondant pas. Il s'agit ici d'étudier cette diversité, non seulement quant à la ponte d'une ouvrière, mais aussi quant aux capacités que celle-ci montre à élever des larves sortant d'hivernage. Nous verrons que la ponte de l'ouvrière est modifiée par la présence de larves.

MATERIEL ET METHODES

J'ai utilisé six sociétés de *Leptothorax nylanderi*, récoltées en forêt de Fontainebleau et sortant d'un hivernage plus ou moins éprouvant, les ouvrières étudiées étant parfois une sélection des survivants de cet hivernage. Le tableau 1 précise les conditions d'expérience et la nature de chaque échantillon.

	D327	D329	N2	N5	N9	D336
Dates de fin d'hiver (jour zéro)	18.VI 1990	23.VI 1990	23.VI 1990	23.VI 1990	24.VI 1990	24.VII 1990
Dates de mise en nids séparés	+1	+2	+2	+2	+1	+3
% de jeunes $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$	15-20%	50-60%	100%	100%	50-70%	80-85%
Température (°C) d'élevage	24-30°	24-30°	24-30°	24-30°	24-30°	22-28°
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées (sans larve)	15	15	14	14	15	15
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 1 larve (>gastre)	15					15
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 2 larves (1>gastre, 1<gastre)		15				
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 3 larves (1>gastre, 2<gastre)			15	15		15 (3<gastre)
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 5 larves (1>gastre, 4<gastre)					14	
Nombre de groupes de 5 $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ (sans lar.)	14	6			6	5

Tableau 1: Conditions d'expériences et composition des six séries expérimentales.

Table 1: Experimental process and composition of the six experimental samples.

Chaque échantillon forme une série expérimentale, avec 15 ouvrières isolées (sans larve), 15 autres isolées avec 1 à 3 larves, parfois un second ensemble de 15 isolées avec 3 ou 5 larves. Trois morts précoces d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$

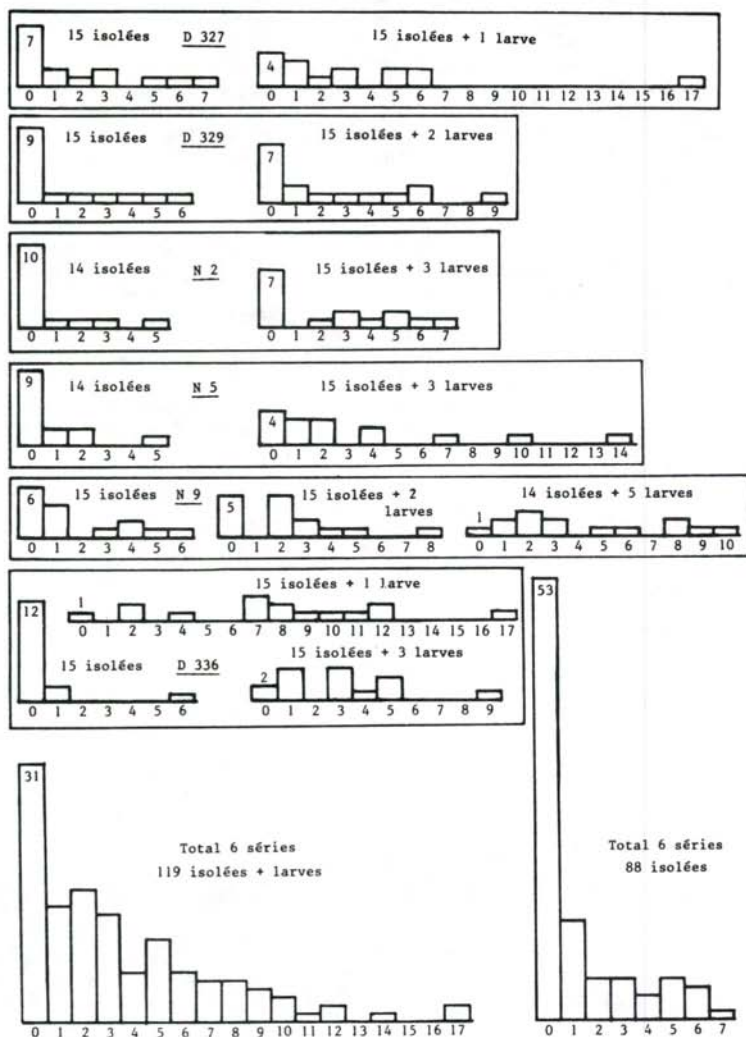


Figure 1: Histogrammes des ouvrières isolées pondueuses ou non pondueuses. Abscisses: nombres d'œufs pondus à +35. Ordonnées: effectifs d'ouvrières ayant pondu tant d'œufs.

Figure 1: Histograms of laying or non laying isolated workers. Abscisses: number of layed eggs at +35. Ordinatees: effectives of workers having layed these eggs.

isolées ont ramené à 14 l'effectif de certains ensembles. Enfin, dans quatre séries, des groupes de 5 ouvrières sans larve servent de référence pour comparer l'effet de groupe à l'effet de larves, en ce qui concerne la ponte des ouvrières. Les larves sortant d'hivernage sont au stade 3 (ou au-delà?), de taille variable évaluée par rapport au volume moyen d'un gastre d'ouvrière. L'instant zéro correspond au jour de sortie d'hivernage. On effectue deux à trois observations par semaine et toutes les fourmis sont fixées dans l'alcool à la fin de la cinquième semaine (+35).

RESULTATS

Diversité individuelle des pontes: La figure 1 représente, sous forme d'histogrammes, la totalité des pontes effectuées par les ouvrières isolées avec ou sans larves, pour chacune des conditions dans les six séries expérimentales. Les abscisses indiquent les nombres d'oeufs, les ordonnées indiquant le nombre d'ouvrières ayant pondu le nombre d'oeufs correspondant.

La ponte des ouvrières isolées (sans larve) montre une variation entre zéro et 7, avec une proportion de non pondeuses variant de 40 à 80%. Les ouvrières isolées avec larves manifestent une gamme de variation beaucoup plus large, entre zéro et 17, tandis que la proportion de non pondeuses varie de 6,6% à 46,6%.

Les histogrammes rassemblant le total des six séries montrent que les non pondeuses sont 53/88 (60,2%) chez les isolées sans larve et seulement 31/119 (26%) chez les isolées accompagnées de larves.

Diversité individuelle des élevages: Les fourmis ayant reçu une ou plusieurs larves ont élevé celles-ci de diverses manières. Un barème d'évaluation est employé pour chiffrer l'effort d'élevage fourni par une ouvrière (Indice d'Élevage). Cet effort d'élevage n'est pas effacé si, par la suite, la larve meurt, par exemple en métamorphose. Le barème tient donc compte des stades atteints, tout en sanctionnant la destruction des larves non nourries. Un Indice Initial est défini par le nombre de larves confiées au départ à l'ouvrière. Le barème adopté est donné par le tableau 2.

Larve morte sans croissance = 0	Nymphe ♂ ou ♀ = 4
Larve vivante sans croissance = 1	Larve reine = 5
Larve avec croissance = 2	Prénympe reine = 6
Prénympe ♂ ou ♀ = 3	Nymphe reine = 7

Tableau 2 : Barème d'évaluation de l'indice d'élevage pour une larve.

Table 2: Scale of the values of rearing index concerning a larva.

Chaque fourmi est ainsi affectée d'un Indice d'Élevage correspondant à la somme des indices atteints par chacune des larves à elle confiées. Les histogrammes de la figure 2 indiquent en abscisse les indices d'élevage atteints et en ordonnées le nombre de fourmis ayant produit tel indice d'élevage.

La diversité des résultats d'élevage ressort mieux avec une larve unique, comme en D327 (indice initial = 1): 5 fourmis ont élevé une nymphe reine, 2 une prénympe reine, 1 une larve géante (reine) (morte ensuite), 4 des nymphes (3 mâles, 1 ouvrière), 1 une prénympe ouvrière, 2 enfin ont seulement fait croître la larve reçue. Toutes les fourmis ont produit un certain effort d'élevage, même si celui-ci est réduit à une croissance larvaire. Il n'en est pas toujours ainsi. En D329 par exemple, l'une des fourmis n'a pratiquement pas élevé, ses deux larves demeurant sans croissance.

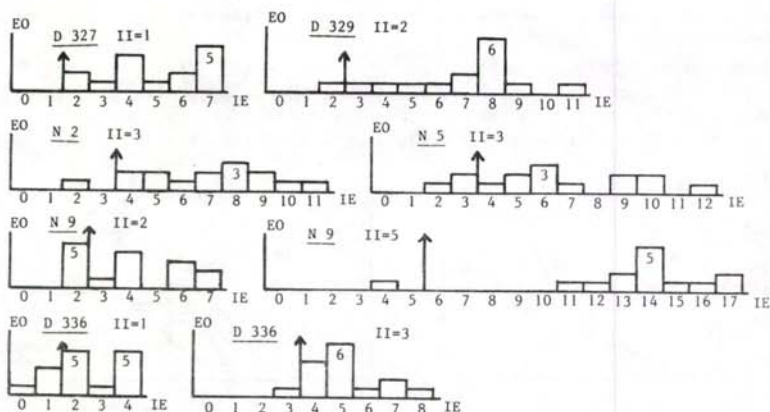


Figure 2: Histogrammes montrant la diversité des élevages. Abscisses: Indices d'élevage (IE). Ordonnées: Effectifs d'ouvrières (EO) ayant réalisé chaque indice. Indice initial (II) = nombre de larves confiées à une ouvrière. Le barème des indices d'élevage est donné dans le tableau 2. La flèche indique la limite au-dessus de laquelle il y a un élevage positif.

Figure 2: Histograms showing the diversity of the rearings. Abscisses: Index of rearing (IE). Ordinatees: Effectives of workers (EO) having produced each index. Initial index (II) = number of larvae cared for by one worker. The scale of indexes of rearing is shown on table 2. The arrow points out the limit above which a rearing becomes positive.

La flèche verticale dans le graphique indique la limite au-dessus de laquelle il y a un élevage réel et au-dessous de laquelle il y a un non élevage (ou destruction).

Comparaison des moyennes de pontes: Les graphiques de la figure 3 représentent, pour chaque série expérimentale, l'évolution de la ponte moyenne cumulée. Des tests de comparaison de moyennes (petits effectifs) ont déterminé les éventuelles différences significatives. Ainsi, il n'y a aucune différence significative entre les diverses conditions de D327. En D329, les groupées pondent plus que les isolées (significatif à +23, $p=0,05$). En N2, les isolées + 3 larves pondent plus que les isolées (significatif à +25, $p=0,05$). Il en est de même en N5 (significatif de +23 à +35, $p=0,02$ à $0,05$). En N9, les groupées pondent plus que les isolées (significatif de +23 à +33, $p=0,02$ à $0,05$) et les isolées avec 5 larves pondent plus que les isolées (significatif de +18 à +35, $p=0,008$ à $0,035$). Cependant, il n'y a pas de différence significative entre les isolées et les isolées avec 2 larves, ni entre les isolées avec 2 larves et celles avec 5 larves. Le total des isolées avec larves pond plus que les isolées (sans larve) (significatif à +33, $p=0,05$).

En D336, beaucoup de différences sont largement significatives de +20 à +35: les groupées pondent plus que les isolées ($p=0,001$ à $0,04$), les isolées avec 3 larves plus que les isolées ($p=0,0025$ à $0,01$), les isolées avec 1 larve plus que les isolées avec 3 larves ($p=0,001$ à $0,015$) et beaucoup plus que les isolées ($p=0,001$ à $\ll 0,001$). Enfin, les isolées avec 1 larve pondent plus même que les groupées (significatif à +25, +28, +35, $p=$

0,05); la stimulation larvaire se montre alors plus forte que l'effet du groupement.

Comparaison globale des pontes avec et sans larve: La figure 4A exprime la comparaison entre les pontes moyennes de l'ensemble des isolées avec larves et de l'ensemble des isolées sans larve de 6 séries, aux trois dates d'observation qui concordent pour toutes les séries: +28, +30, +35. Les

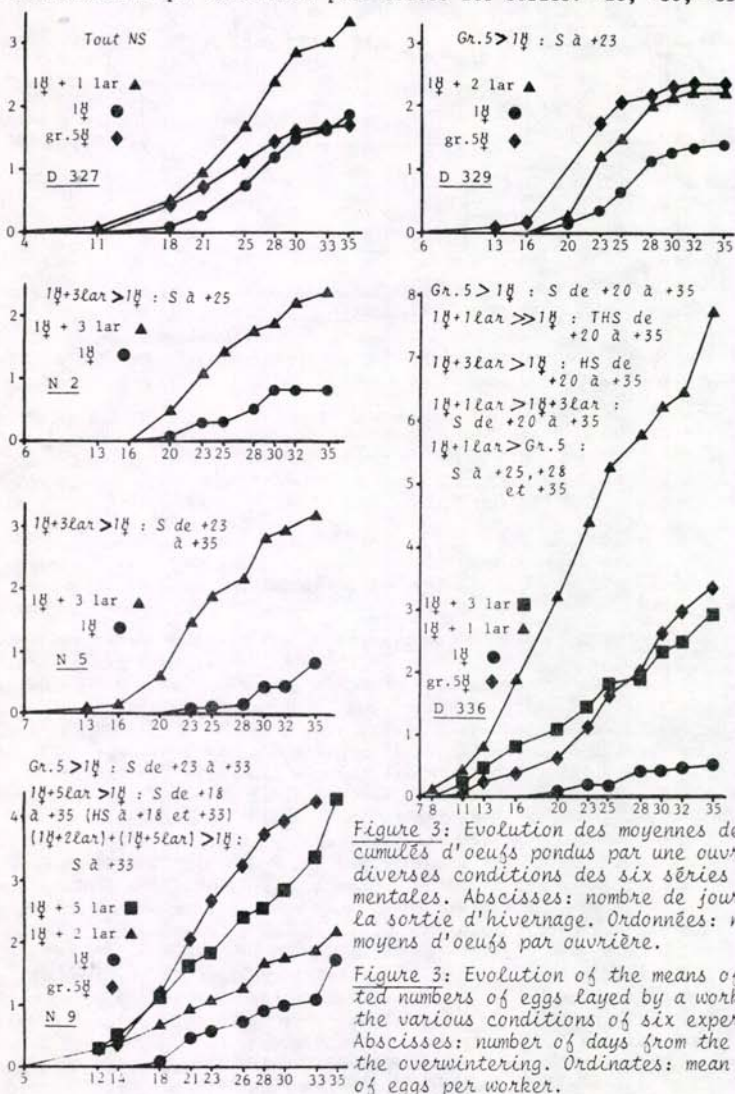


Figure 3: Evolution des moyennes de nombres cumulés d'oeufs pondus par une ouvrière aux diverses conditions des six séries expérimentales. Abscisses: nombre de jours depuis la sortie d'hivernage. Ordonnées: nombres moyens d'oeufs par ouvrière.

Figure 3: Evolution of the means of cumulative numbers of eggs laid by a worker in the various conditions of six experiments. Abscisses: number of days from the end of the overwintering. Ordinatees: mean number of eggs per worker.

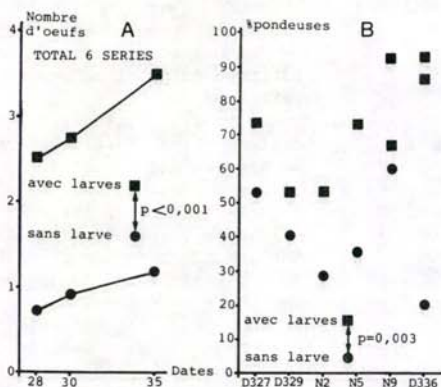


Figure 4: A) Moyennes globales comparées de nombres d'œufs pondus par une ouvrière isolée avec larves et sans larve aux dates de +28, +30, +35 (Total des six séries).

B) Pourcentages comparés d'ouvrières isolées pondueuses en présence et en l'absence de larves dans chacune des six séries (notées en abscisses).

Figure 4: A) Compared global means of the number of eggs laid by an isolated worker with larvae and without any larva at the dates: +28, +30, +35 (Total of the six experiments).

B) Compared percentages of laying isolated workers in presence or in absence of larvae, in each of the six experiments (pointed out in abscisses).

isolées avec larves pondent beaucoup plus que les isolées sans larve ($p < 0,001$).

La figure 4B exprime, pour chacune des 6 séries, les pourcentages d'ouvrières pondueuses avec et sans larves. Le pourcentage de pondueuses est plus élevé avec larves que sans larve (hautement significatif, $p < 0,003$).

Comparaison des pontes entre les différentes sociétés: Cette comparaison a moins de valeur, les différences entre sociétés pouvant être influencées par des différences dans les hivernages. Les isolées sans larve de deux séries distinctes ne montrent pas de différence significative. Cependant, le regroupement des ouvrières sans larve de D327 + D329 + N9 (ouvrières relativement vieilles, avec 15 à 70% de jeunes) et celui des ouvrières sans larve de N2 + N5 + D336 (ouvrières relativement jeunes, avec 80 à 100% de jeunes) se montrent significativement différents, les "vieilles" pondant plus que les "jeunes" ($p = 0,02$) comme le montre la figure 5A. D'autre part, la figure 5B compare les isolées + 1 larve des séries D327 ("vieilles") et D336 ("jeunes"). Ici ce sont les jeunes qui pondent davantage, de façon significative ($p = 0,012$).

DISCUSSION

Le fait qu'une ouvrière isolée de *L. nylanderii* est capable de se reproduire comme d'élever des larves sortant d'hivernage indique que le nombre social de cette espèce peut être égal à 1. Cependant, toutes les ouvrières ne montrent pas les mêmes aptitudes et il demeure que le groupement de quelques ouvrières augmente les performances moyennes de celles-ci. D'autre part, l'hivernage en solitaire d'ouvrières de *L. nylanderii* n'a pas été expérimenté, précisément par crainte de voir périr ces ouvrières, privées de la stabilisation d'environnement produite par le groupement.

La diversité des ouvrières se montre très grande, tant sur le plan de la reproduction que sur celui de l'élevage de larves hivernantes. Il en découle que les effets du groupement sur ces ouvrières diverses sont vraisemblablement très complexes. Existe-t-il une corrélation entre la ponte d'une ouvrière et son indice d'élevage? Des graphiques de corrélation ne permettent pas de l'affirmer, car ils montrent des résultats en partie discordants et en partie nuls. La ponte et l'élevage pourraient partager

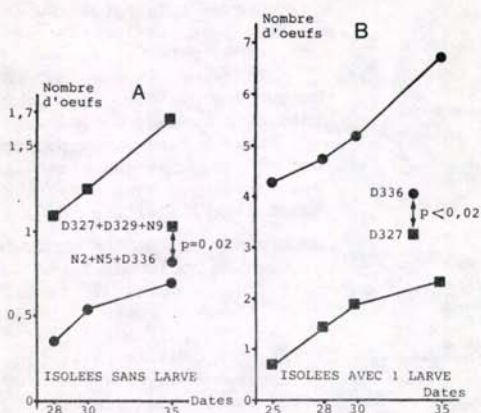


Figure 5: A) Moyennes globales comparées de nombres d'oeufs pondus par les ouvrières isolées sans larve, lorsqu'elles renferment beaucoup de jeunes et relativement peu de jeunes.

B) Moyennes comparées de nombres d'oeufs pondus par les ouvrières isolées avec une larve en D336 (80-85% de jeunes) et D327 (15-20% de jeunes).

Figure 5: A) Compared global means of the number of eggs laid by isolated workers without any larva when they include many or rather few young individuals.

B) Compared means of the number of eggs laid by isolated workers with one larva in D336 (80-85% young workers) and D327 (15-20% young workers).

nature des larves, mais les expériences présentes ne suffisent pas à préciser cela. Les résultats d'élevage de D336 et surtout de N9 semblent indiquer qu'un plus grand nombre de larves suscite un effort d'élevage accru.

Cela rappelle un fait connu: la stimulation de l'élevage de reines, dans un groupe d'ouvrières de *L. nylanderi*, par la présence de larves en nombre suffisamment élevé (PLATEAUX, 1972).

REFERENCES

- PLATEAUX L., 1970. - Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. - Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool., Paris*, 12e série, 12 (4) 373-478.
- PLATEAUX L., 1972. - Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II. - Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool., Paris*, 12e série, 13 (1) 1-90.
- PLATEAUX L. et SAINT-PIERRE A., 1982. - L'effet de groupe sur la reproduction des ouvrières de Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster) en l'absence de reine et de larves. *La Communication chez les sociétés d'Insectes*. Ed. A. DE HARO et X. ESPADALER, Universidad Autonoma de Barcelona, Bellaterra (Barcelona, España), 137-146.

les mêmes stimulations, tout en demeurant cependant en compétition du point de vue énergétique.

La diversité des échantillons est en partie accentuée par des traitements d'hivernages inégaux. Elle paraît cependant donner un certain éclairage sur la diversité des individus. Il semble en effet qu'à l'état isolé les jeunes ouvrières soient moins pondueuses que les vieilles; cela concorde bien avec le fait, déjà connu (PLATEAUX et SAINT-PIERRE, 1982) qu'en groupes de cinq ouvrières les jeunes pondent moins que les vieilles. D'autre part, en présence d'une larve, les jeunes ouvrières de D336 se sont montrées plus pondueuses que les vieilles de D327; peut-être les jeunes sont-elles plus sensibles à la stimulation larvaire que les vieilles, ce qui reste à confirmer.

La présence de larves exerce une très nette stimulation sur la ponte des ouvrières isolées. Cela a déjà été observé avec des ouvrières groupées (PLATEAUX, 1970). La stimulation semble varier avec le nombre et probablement la