

L'EFFET DE GROUPE SUR LA REPRODUCTION DES OUVRIÈRES DE
FOURMIS *Leptothorax nylanderi* (FOERSTER) EN L'ABSENCE DE
REINE ET DE LARVES.

LUC PLATEAUX et ANNE SAINT-PIERRE

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés
105 boulevard Raspail, 75006 PARIS (France)

Mots-clés: âge des pondeuses, cycle saisonnier, effectif optimal, effet de groupe, jeunes larves, oeufs, ouvrières, ovaires, ponte, stérilité, variations, vitellogénèse.

RESUME: A la sortie d'hivernage, en l'absence de reine et de couvain, les ouvrières de *L. nylanderi* produisent beaucoup moins d'oeufs et de grands ovocytes lorsqu'elles sont isolées que lorsqu'elles sont groupées par 5 ou par 10. Les ouvrières groupées par 2 produisent moins que les groupées par 5, mais lorsqu'on les rassemble au bout de 3 semaines en groupes plus nombreux leur production devient proche de celles des groupes de 5 ou de 10. Un effet de groupe stimule la vitellogénèse des ouvrières de façon progressive lorsque l'effectif du groupe passe de 1 à 2, puis à 5 ouvrières. L'effectif favorisant le maximum de reproduction semble être de 5 pour les vieilles ouvrières, de 10 pour les jeunes, la reproduction paraissant diminuer lorsque l'effectif dépasse sa valeur optimale. D'importantes variations d'une société à l'autre affectent la reproduction des ouvrières, ainsi que la proportion d'ouvrières stériles.

SUMMARY: After a wintering, workers of *L. nylanderi* deprived of queen and brood produce far less eggs and large ovocytes when they are alone than when gathered in a group of 5 or 10. Workers grouped 2 by 2 produce less eggs than others grouped 5 by 5, but when they are gathered after three weeks into more populous groups, the production of eggs and ovocytes comes near that of groups of 5 or 10. A group effect stimulates the vitellogene-

sis of the workers in a gradual increase when the effectives of the group grow from 1 to 2, then to 5 workers. The effectives favouring the maximum of reproduction seem to be 5 workers for the old ones, and 10 for the young ones; the reproduction seems to decrease when the effectives exceed these optimal values. The reproduction of the workers shows large variations from one society to another, just like the percentage of sterile workers.

Dans une publication antérieure (PLATEAUX, 1970) est signalée l'existence d'un effet de groupe incitant les ouvrières de *Leptothorax nylanderi* groupées à pondre plus abondamment que les ouvrières isolées, en l'absence de reine et de couvain et en sortant d'un hivernage.

L'étude de cet effet de groupe a été reprise avec des effectifs plus élevés, afin de mieux préciser certains points: nombre le plus favorable à un effet positif, réponses d'ouvrières d'âges différents, réaction des ouvrières à un regroupement, intervention de l'effet de groupe au niveau de la vitellogenèse ou au niveau de l'oviposition.

Les conditions expérimentales sont les mêmes: le jour zéro, les fourmis sont sorties d'hivernage et placées à 24°C., réparties en nids de groupées ou d'isolées, avec de la nourriture en quantité suffisante, en l'absence de reine et de tout couvain. Les observations sont faites à un rythme hebdomadaire: on compte les oeufs, puis les jeunes larves qui en éclosent. Ces décomptes sont rassemblés en graphiques, sous forme de polygones cumulatifs exprimant les effectifs d'oeufs et de jeunes larves chaque semaine, l'abscisse indiquant la date en nombre de jours après l'hivernage, l'ordonnée donnant les moyennes des recensements. Ces recensements sont-ils faussés par une oophagie? Le fait que les polygones des oeufs et des larves sont relativement parallèles dans leur début (figure 1) montre que l'oophagie est très faible tant que les premières larves ne sont pas écloses. Ensuite il faut tenir

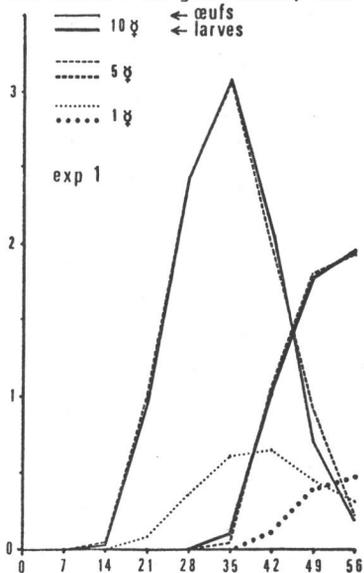


Figure 1: Evolution du couvain produit par 1, 5, 10 ouvrières. Abscisses=nombre de jours après l'hivernage. Larves en trait plus épais que les oeufs.

compte d'une consommation d'oeufs par les larves.

I. PREMIERE EXPERIENCE: OUVRIERES ISOLEES OU GROUPEES PAR 5 OU PAR 10.

La *figure 1* donne les moyennes observées pour 20 groupes de 10 ouvrières (moins 9 ouvrières mortes en cours d'expérience), 20 groupes de 5 ouvrières (moins 5 mortes) et 100 ouvrières isolées (moins 2 mortes). Ces ouvrières proviennent de trois sociétés différentes, mais chaque groupe ne contient que des ouvrières d'une même société.

On observe une grosse différence entre les groupées et les isolées (test du t très hautement significatif sur les chiffres de + 35), mais pas de différence entre les groupes de 5 et ceux de 10.

II. DEUXIEME EXPERIENCE: GROUPES DE 2, DE 5, DE 10.

Il n'y a guère de différence, à première vue, entre les groupes de 5 et ceux de 10. Suffit-il de grouper deux ouvrières pour obtenir l'effet de groupe réalisé dans ces groupes de 5 ou 10?

Pour répondre à cette question, on compare ici des groupes de 2, de 5 et de 10 ouvrières. A cela s'ajoute une expérience de regroupement: au jour + 21, des groupes de 2 sont rassemblés en groupes de 6 à 10 ouvrières (sauf un groupe de 5, par mort d'une ouvrière), afin de voir les effets de ce regroupement.

La *figure 2* donne les moyennes des observations pour: 18 groupes de 10 ouvrières, 18 groupes de 5, 45 groupes de 2, 9 regroupements (8 homogènes d'effectifs 10, 8, 8, 8, 7, 6, 6, 5, et 1 hétérogène d'effectif 8).

On observe une légère différence, non significative (test de t à +42) entre les groupes de 5 et ceux de 10, tandis qu'il existe une différence significative (même test) entre les groupes de 2 et ceux de 5, et très hautement significative entre les groupes de 2 et ceux de 10.

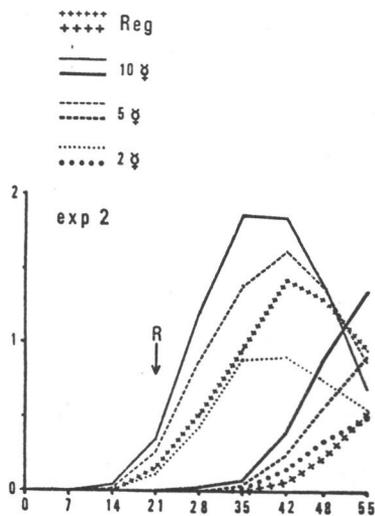


Figure 2: Couvain produit par 10, 5, 2 ouvrières et des groupes de 2 regroupés à +21.

L'effet de groupe n'est donc pas entier avec deux ouvrières seulement. Quant aux regroupements, ils donnent des résultats intermédiaires entre les groupes de 2 et ceux de 5 ou 10, résultats non significativement différents de ceux des groupes de 2, non plus que de ceux des groupes de 5 ou de 10.

L'un des regroupements (figure 3)

comprend 4 ouvrières d'une société et 4 d'une autre. En comparant ses résultats avec ceux des regroupements homogènes des deux sociétés concernées, on observe une chute de la production d'oeufs dans le groupe mixte durant la semaine qui suit le regroupement; puis l'accident s'estompe. Le mélange d'ouvrières de sociétés étrangères l'une à l'autre a perturbé leur reproduction, mais il n'y a pas eu de trouble important, et la ponte a augmenté là aussi, mais avec un léger retard.

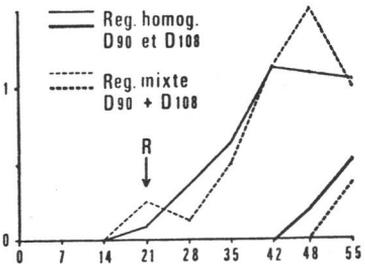


Figure 3: Couvains produits par des ouvrières regroupées issues d'une même société (homogène), ou de deux sociétés différentes (mixte).

III. TROISIEME EXPERIENCE: AGE DES OUVRIERES.

Le résultat global des deux premières expériences ne montre pas

de différence significative entre les groupes de 5 et ceux de 10 ouvrières. Mais, en observant séparément les résultats de chacune des 7 sociétés utilisées, on constate parfois l'existence

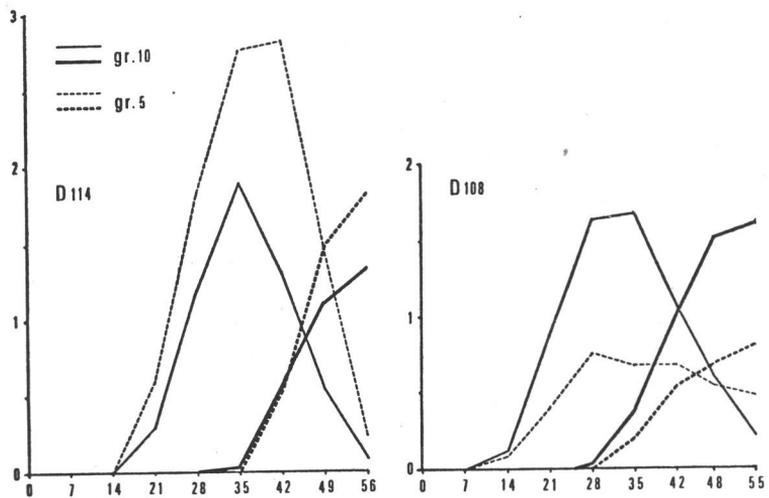


Figure 4: Couvains produits par des groupes de 5 et de 10 ouvrières. Avantage des groupes de 5 (D114) ou de ceux de 10 (D108).

d'une différence significative (figure 4), soit en faveur des groupes de 5 (société D114, première expérience), soit en faveur des groupes de 10 (société D108, deuxième expérience). L'un des facteurs de divergence entre les ouvrières peut être leur âge. Aussi avons-nous étudié comparativement des ouvrières jeunes et des vieilles. Les jeunes sortent de leur premier hivernage (émergence au cours de l'été précédent), les vieilles sortent de leur deuxième hivernage, ou du troisième, ou davantage.

La figure 5 présente les résultats moyens de 54 ouvrières isolées vieilles, 10 groupes de 5, 10 groupes de 10, un groupe de 20, toutes vieilles, comparés aux résultats de 50 ouvrières isolées jeunes, 10 groupes de 5, 14 groupes de 10 et 5 groupes de 20, toutes jeunes. La moyenne de 2 groupe de 40 jeunes ouvrières n'est pas figurée, mais elle est très proche de celle des groupes de 5, à laquelle elle se superpose par endroits.

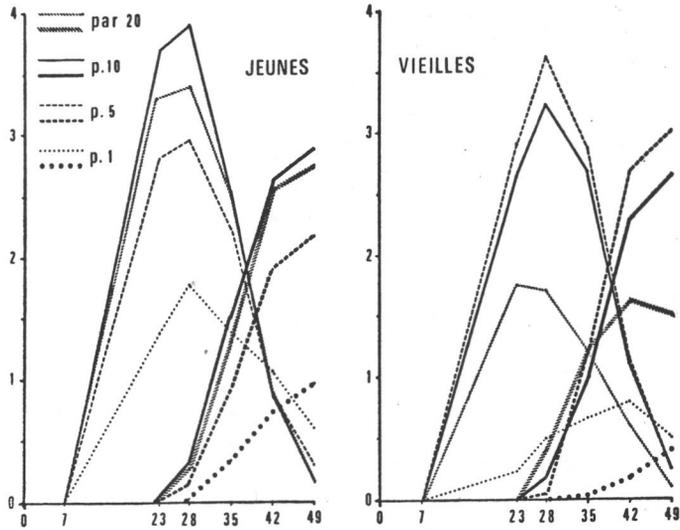


Figure 5: Couvains produits par des ouvrières jeunes ou vieilles, en diverses situations de groupement (par 20, 10, 5, ou 1).

Les groupes les plus productifs parmi les jeunes ouvrières sont ceux de 10, suivis de près par ceux de 20. Parmi les vieilles ouvrières, ce sont les groupes de 5 qui produisent le plus, suivis des groupes de 10, tandis que les groupes de 20 produisent beaucoup moins. Cependant, aucune des différences apparentes sur les graphiques n'est significative (test de t sur les chiffres de + 28), excepté les différences entre isolées et groupées. Mais lorsqu'on examine les échantillons de chacune des quatre sociétés utilisées, on observe que les jeunes ouvrières de la société D129 pondent significativement plus (à 98 %) par groupes de 10 que par groupes de 5.

Cette apparente différence entre les jeunes et vieilles ouvrières pourrait signifier qu'en vieillissant les ouvrières acquerraient une plus grande sensibilité à l'effet de groupe. La retombée de la production des groupes les plus peuplés (40, 20) pourrait être le signe d'un autre phénomène social, lié à des effectifs plus élevés (peut-être une difficulté à établir la hiérarchie sociale en l'absence de reine ?).

On observe des différences importantes entre les pontes des ouvrières issues de deux sociétés distinctes. L'âge des ouvrières n'est certainement pas seul en cause. Il faut aussi tenir compte des conditions d'élevage et d'émergence de ces ouvrières (cf. BRIAN et EVESHAM, 1982), ainsi que d'autres conditions (hivernage, température de nymphose, etc.).

IV. ETUDE DES OVAIRES.

Les oeufs pondus peuvent ne représenter qu'une partie de la production ovarienne. Il faut connaître plus complètement cette production pour voir si les ouvrières sont affectées dans leur comportement de ponte comme dans leur physiologie d'ovogenèse. C'est pourquoi les ouvrières des deux premières expériences ont été fixées à la fin des observations (+ 56 ou 55) alors que leur cycle de ponte n'était pas encore achevé. La dissection de ces ouvrières a permis d'observer d'une part la longueur de leurs ovarioles (un ovariole par ovaire), évaluée en unités égales à la longueur de l'aiguillon et généralement liée au fonctionnement des ovaires. D'autre part, ces dissections ont permis de dénombrer les oeufs (normaux ou dégénérés) et les grands ovocytes présents dans les ovaires. En ajoutant le nombre de ces oeufs et ovocytes au nombre total des oeufs décomptés lors de la ponte, on obtient une évaluation par défaut de la production des ovaires. Le nombre retenu comme total des oeufs pondus est le maximum observé de la somme oeufs + jeunes larves, augmenté d'un correctif éventuel tenant compte de la disparition de certains oeufs (un oeuf qui n'écloie pas ne dure pas plus de 20 jours). En raison de l'oophagie larvaire, ce nombre demeure inférieur au nombre réel, mais il est calculé avec plus de précision qu'une vague estimation de l'oophagie.

Les dissections ont d'abord montré l'existence d'une certaine proportion d'ouvrières stériles, aux ovaires courts et vides. Le *tableau I* donne les pourcentages d'ouvrières stériles dans les sociétés ayant servi aux expériences 1 et 2.

Tableau 1: Pourcentages d'ouvrières stériles.

Expériences	Sociétés	Effectif étudié	% ouvrières stériles	% global dans l'expérience
1	D112	113	15,0	19,0
1	D113	200	17,5	
1	D114	71	29,6	
2	D87	136	39,0	27,9
2	D90	117	28,2	
2	D94	89	21,3	
2	D108	81	16,0	

Dans la suite de nos comparaisons, la production d'oeufs et de grands ovocytes sera désormais rapportée au nombre d'ouvrières fertiles, car celles-là seules peuvent réagir à l'effet de groupe. Cela nous amènera à constater la présence de résultats significatifs en certains cas où les simples observations sur la ponte ne permettaient pas d'en obtenir.

La figure 6 rassemble les moyennes de longueurs d'ovarioles (LO), de contenus ovariens (CO), de ponte totale (ω) et de production ovarienne totale ($CO + \omega = PT$), calculées pour chaque catégorie (isolée, groupées par 2, 5, 10, regroupées) des expériences 1 et 2. Lorsque la différence entre deux moyennes est au moins significative, cela est indiqué en initiales (S, HS, THS) le long d'une ligne joignant les deux moyennes. Les moyennes jointes par un trait tireté montrent une différence non vraiment significative (probabilité indiquée).

Dans l'expérience 1, toutes les différences entre isolées et groupes de 5 ou de 10 sont très hautement significatives, ou du moins hautement significatives. Les différences entre groupes de 5 et de 10 ne sont pas significatives, mais toutes sont dans le même sens: groupes de 5 supérieurs aux groupes de 10, avec des probabilités de 0,91 pour CO et 0,80 pour PT. Or, parmi les trois sociétés employées dans cette expérience et examinées séparément, une (D112) donne une différence significative des contenus ovariens (CO), une autre (D114) donne une différence significative des productions totales (PT). Cependant, cette infériorité relative des groupes de 10 sur ceux de 5 n'apparaît pas dans l'expérience suivante.

L'expérience 2 ne montre en effet aucune différence significative entre les groupes de 10, ceux de 5 et les regroupés. Ces trois dernières

catégories montrent avec les groupes de 2 des différences au moins significatives, excepté pour le contenu ovarien d'une part, et d'autre part pour deux tests qui atteignent presque le seuil de 95 % (longueur d'ovarioles et production totale entre groupes de 2 et regroupées). Cela montre que le fait d'être regroupées influence immédiatement les ouvrières.

D'autre part, cela confirme la conclusion que le groupement par 2 ne permet pas de réaliser tout l'effet de groupe, puisque cet effet est significativement renforcé par le regroupement à +21. Cependant, le groupement par 2 produit un effet réel: non seulement tous les points correspondant aux isolées (expérience 1) sont nettement plus bas que ceux des groupes de 2 (expérience 2), mais les comparaisons statistiques entre ces isolées et ces groupes de 2 donnent des différences hautement significatives (CO et PT) ou très hautement significatives (LO); seule fait exception la ponte totale (ω) dont la différence n'atteint que la probabilité de 80 %. Cette comparaison entre les expériences 1 et 2 n'est valable que si les ouvrières sont effectivement comparables. Pratiquement, on observe des différences significatives entre les deux séries, dans les groupes de 5 pour LO, CO et PT, et dans les groupes de 10 pour LO seulement, malgré des différences apparentes ailleurs. Mais les différences observées entre les deux expériences

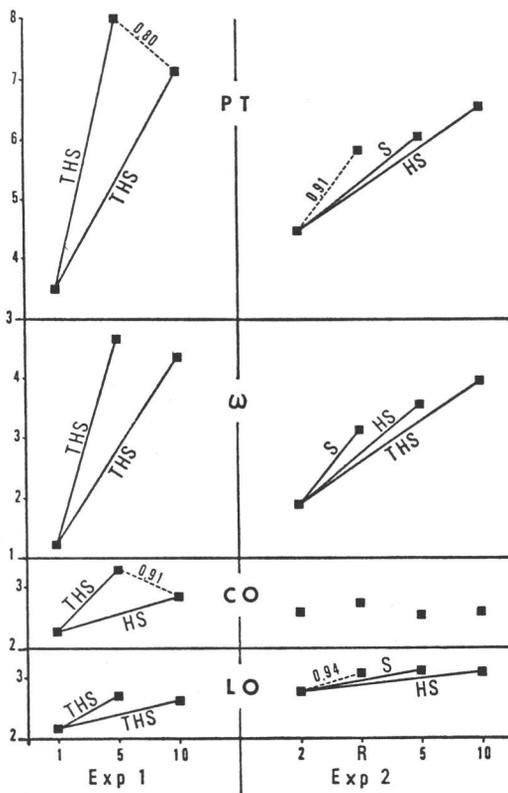


Figure 6: Productions moyennes des fourmis des expériences 1 et 2, selon leur situation de groupement: par 1, par 2, regroupées (R), par 5, par 10. LO = longueur des ovarioles, CO = contenu ovarien, ω = ponte totale, PT = production totale (CO + ω). Différences: S = significative, HS = hautement sign., THS = très hautement sign.

jouent dans le sens où elles ne peuvent qu'atténuer des divergences en réalité plus grandes entre les isolées et les groupes de 2 (excepté pour les différences sur LO, mais LO ne représente pas réellement une production). On peut donc conclure que les groupes de 2 subissent un réel effet de groupe, qui accroît leur ovogenèse de façon significative.

L'effet de groupe intervient-il au niveau de la ponte ou au niveau de la vitellogenèse? Le contenu ovarien des isolées est de loin le plus petit; cependant plusieurs de ces isolées pondent, parfois assez abondamment, même si d'autres - non stériles - ne pondent pas. On peut donc estimer qu'en général l'isolement réduit surtout la vitellogenèse et que la faible ponte des isolées résulte plus d'une faible vitellogenèse que d'une inhibition du comportement de ponte. Ce serait donc surtout par stimulation de la vitellogenèse que l'effet de groupe interviendrait. Effectivement, les contenus ovariens ne montrent pas de différences significatives là où la ponte manifeste de grandes différences entre groupes de 2, regroupées, groupes de 5 et de 10.

Cependant, le contenu ovarien n'est évalué ici qu'en fin de cycle et cela limite sa signification. D'autre part, les dissections manifestent de larges variations individuelles. Certains ovaires très allongés contiennent de nombreux oeufs ou ovocytes souvent en grande partie dégénérés, parfois chez des ouvrières qui n'ont apparemment pas pondu (isolées ou groupes de 2). Il existe donc des cas de rétention des oeufs; les ovaires les plus encombrés se trouvent dans des groupes de 5 ou de 10, de sorte qu'on ne peut savoir s'ils proviennent d'ouvrières pondeuses ou non pondeuses.

Par quel mécanisme se réalise cet effet de groupe? C'est le sujet de travaux à venir. Une première expérience (SAINT-PIERRE, 1972) n'a donné que des résultats incomplets. Des ouvrières ont été placées dans trois situations: isolées, groupes de 5 et groupes de 5 comprenant 4 ouvrières privées de massues antennaires et une ouvrière normale. Ces derniers groupes semblaient produire à peu près le même nombre total d'oeufs que les isolées, comme si les 4 opérées ne comptaient pour rien. Malheureusement, l'expérience a été accidentellement interrompue.

Enfin, une étude des phéromones de reconnaissance est envisagée en collaboration.

BIBLIOGRAPHIE.

- BRIAN M.V., EVESHAM E.J.M., 1982.- The role of young workers in *Myrmica* colony development. *The Biology of social insects*, Proceed. of 9th. Cong. I.U.S.S.I., Boulder, Colorado, U.S.A., 228-232.
- PLATEAUX L., 1970.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. - Morphologie et biologie comparée des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 12 (4), 373-478.
- SAINT-PIERRE A., 1972.- Etude expérimentale de l'effet de groupe sur la ponte et la vitellogenèse chez des colonies sans reine de *Leptothorax nylanderi* (Förster) (Hyménoptère Myrmicide). *Stage Diplôme d'Etudes Approfondies de Biologie de la Reproduction*, Université de Paris VI, octobre 1972.