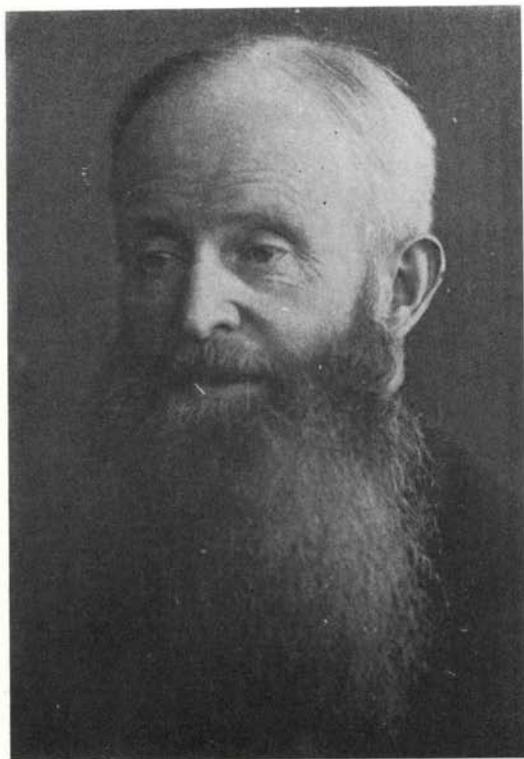


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.2 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
DIEPENBEEK BELGIQUE 19-22 Sept.1984



Erich WASMANN

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 203-219 (1985)

ADOPTIONS EXPERIMENTALES DE LARVES ENTRE DES FOURMIS DE GENRES
DIFFERENTS (V) : LARVES DE LEPTOTHORAX NYLANDERI ET ELEVEUSES
MYRMICA RUBRA
(Hymenoptera, Formicidae)

par
Luc PLATEAUX

C.N.R.S. - R.C.P. 317 ; Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés
105 boulevard Raspail, F-75006 PARIS

Résumé: Au cours de 37 expériences, plus de 2.700 larves de *Leptothorax* (et aussi quelques nymphes, prénymphe et oeufs) ont été données à élever à environ 500 ouvrières de *Myrmica*, généralement dépourvues de reine et de larve, mais parfois accompagnées de reines et larves. Ces élevages ont produit 171 nymphes qui ont donné 131 adultes de *Leptothorax*. La mortalité du couvain survient principalement au début des expériences et au commencement de la nymphose. Trois expériences n'ont donné aucun résultat, huit n'ont donné qu'une croissance larvaire, deux ont abouti à des nymphes sans éclosion imaginaire et vingt-quatre ont produit des adultes. Les *Myrmica* élèvent mal les premières larves qu'elles reçoivent et nettement mieux les suivantes. La présence de reine et de larves de *Myrmica* nuit à l'élevage de *Leptothorax*. Cet élevage est meilleur lorsque les ouvrières de *Myrmica* sont jeunes que lorsqu'elles sont plus âgées. La correspondance des états cycliques des larves et des éleveuses favorise beaucoup le succès de l'élevage. Les adultes de *Leptothorax* élevés par les *Myrmica* semblent normaux, mais contiennent une proportion d'intercastes très élevée. Les rapports entre *Myrmica* et *Leptothorax* adultes ainsi élevés ne montrent pas de forte agressivité.

Mots-clés: *Leptothorax*, *Myrmica*, accoutumance, adoption de larves, âge des ouvrières, état cyclique, fourmis, influence de la reine et des larves, intercastes, métamorphoses, rapports interspécifiques, trophallaxie.

Summary: Experimental adoptions of larvae of ants by workers of different genus. V. Larvae of *Leptothorax nylanderi* and workers of *Myrmica rubra*.

In 37 experiments, more of 2.700 larvae of *Leptothorax* (together with some pupae, prepupae and eggs) were given for breeding to about 500 workers of *Myrmica* generally without any queen or larva, and sometimes with queens or larvae. These breedings produced 171 pupae which gave 131 adults of *Leptothorax*. Mortality happened in the broods mainly at the beginning of the experiments and at the start of the pupation. Three experiments were negative, eight gave growing larvae, two ended in pupae without emergency, and twenty four produced adults. The *Myrmica* workers don't rear well the first larvae, but much better the

following ones. The presence of a queen and larvae of *Myrmica* disadvantages the breeding of *Leptothorax*. This breeding is more successful with young workers of *Myrmica* than with older ones. A correspondence between the stages of the cycle of both larvae and breeders greatly favours the success of the breeding. The adults of *Leptothorax* bred by *Myrmica* seem to be normal, but they show a very high proportion of intercastes. There is no strong aggressiveness in the relations between *Myrmica* and adults of *Leptothorax* bred in this way.

Key words: *Leptothorax*, *Myrmica*, adoption of larvae, age of workers, ants, familiarization, influence of the queen and the larvae, intercastes, interspecific relations, metamorphosis, stage of the cycle, trophallaxy.

INTRODUCTION MATERIEL ET METHODES

Les Fourmis *Leptothorax* et *Myrmica* sont récoltées dans le bois mort d'un même terrain forestier de la région parisienne (Parc du Château d'Arny à Bruyères-le-Chatel) en 1958 et 1959. Chaque contingent de larves sert dans une seule expérience, quelquefois dans deux; peu de nymphes, prénymphe et oeufs ont également servi. Chaque groupe de *Myrmica* peut servir plusieurs fois.

Les Fourmis sont élevées en nids tubulaires de verre, nourries de miel et de jeunes Grillons, parfois de viande hachée. Elles sont soumises à des hivernages à 5-8°C. et à des saisons chaudes à 22 à 26°C. Quatre mois d'hivernage et trois mois et demi de saison chaude réalisent une année brève de sept mois et demi; mais la pratique s'est souvent écartée de ces normes.

Dans les expériences sans larves de *Myrmica*, les plus nombreuses, il a fallu intervenir périodiquement pour supprimer ces larves.

La destruction souvent massive par les *Myrmica* des premières larves de *Leptothorax* qui leur sont offertes a conduit à répéter certaines expériences et amène à l'évocation du premier aspect des résultats.

ACCOUSTOMANCE DES ELEVEUSES

Les 37 expériences réalisées se répartissent en 12 adoptions premières et 25 adoptions non premières, selon que les *Myrmica* sont en rapport avec les larves de *Leptothorax* pour la première fois ou non.

Les adoptions premières comprennent les premières expériences de chacun des onze groupes de *Myrmica* employés, plus une expérience où toutes les ouvrières sont renouvelées par des jeunes n'ayant jamais rencontré de larves de *Leptothorax*.

Les résultats comparés sont les nombres de larves géantes élevées, les nombres de prénymphe, puis de nymphes, enfin d'adultes de *Leptothorax* obtenus. Les larves géantes produisent des reines ou des intercastes, la fréquence de ces derniers étant élevée.

TABLEAU 1: Expériences premières.

N° expē.	larv. ouvr.		larv. gēan.	prēnym. (gēan.)	nymphe (g+int.)	Adultes Leptothorax			
	Lepto	Myrmi				Tot.	Rei.	int.	ouv.
ML1-1	33	25	6	8 (5)	4 (3)	3	1	1	1
ML2-1	50	23	6	3 (2)	1 (1)	1	1		
ML3-1	25	33	0	0	0	0			
ML3-3	153	27	0	5	0	0			
ML4-1	23	32	0	0	0	0			
ML5-1	53	20	0	1	1	1			1
ML6-1	100	40	9	16 (4)	7 (1)	3		2	1
ML7-1	71	30	2	4 (1)	1	0			
ML8-1a	262	50	10	23 (10)	9 (4)	7	4	2	1
M1-1	98	19	15	2	0	0			
M2-1	62	140	0	0	0	0			
M3-1	211	12	0	2	0	0			

TABLEAU 2: Expériences non premières.

N° expē.	larv. ouvr.		larv. gēan.	prēnym. (gēan.)	nymphe (g+int.)	Adultes Leptothorax			
	Lepto	Myrmi				Tot.	Rei.	int.	ouv.
ML1-1bis	20	21	8	12 (6)	7 (3)	4	2		2
ML1-2	23	18	1	7 (1)	1 (1)	0			
ML1-2bis	120	14	4	0	0	0			
ML2-1bis	20	21	8	10 (6)	6 (4)	3	2	1	
ML2-2	25	20	1	6 (1)	3	3			2 1
ML3-2	115	30	16	18 (8)	7 (4)	6	2	1	2 1
ML4-2	100	30	8	17 (7)	13 (6)	11	4	1	1 5
ML4-2bis	23	26	1	9	5	1			1
ML4-3	160	24	34	36 (26)	15 (7)	12	5	1	4 2
ML4-4	100	19	4	2	0	0			
ML5-1bis	24	16	0	6	3	3			3
ML5-2	189	15	16	17 (5)	1	1			1
ML6-1bis	9	15	0	3	0	0			
ML6-2	50	10	6	4 (2)	2 (1)	2		1	1
ML7-1bis	7	5	0	1	1	1			1
ML8-1b	97	32	12	9 (8)	4 (4)	4		4	
ML8-2	55	21	0	3	2	2			2
M2-1bis	250	140	61	61 (31)	29 (19)	26	15	2	3 6
M2-2	26	100	0	1	1	0			
M2-3	150	70	16	66 (12)	22 (4)	20	3	1	8 8
M2-4	* 67+3	50	3	11 (4)	6	5			2 3
M2-5	73	56	0	20	15	8			8
M2-6	20	7	0	4	4	3			3
TOTAL	1726	760	199	323(117)	147(53)	115	33	12	36 34

* 3 larves géantes introduites; 3 autres géantes formées ensuite.

(ML2-2bis	2	16	0	1	1	1			1)
(ML3-2bis	2	16	0	1	0	0			

Les tableaux 1 et 2 résument les résultats des 12 expériences premières et des 25 expériences non premières, dont 23 seulement sont retenues dans le total pour comparaison, les deux de reste ayant un effectif larvaire trop faible.

Les totaux des résultats de chaque tableau sont comparés dans le tableau 3, par des tests de chi deux.

	larves Lepto.	non gēan.	non gēan.	prē- nym.	non prēn.	non nym.	non nymp.	non adul.	non adul.
Premières	1141	48	1093	64	1077	23	1118	15	1126
Non prem.	1726	199	1527	323	1403	147	1579	115	1611
TOTAL	2867	247	2620	387	2480	170	2697	130	2737
Chi ²		46,8		101,0		52,1		45,3	
Probabil.		< 0,001		< 0,001		< 0,001		< 0,001	

Ces résultats sont représentés graphiquement dans la figure 1. La différence très hautement significative entre les deux ensembles de résultats montre que les larves d'une première expérience sont beaucoup plus difficilement adoptées que les larves confiées à des ouvrières déjà touchées par une expérience précédente.

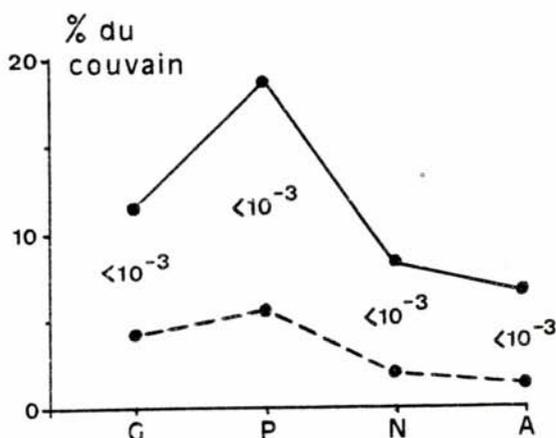


Figure 1: Comparaison globale des expériences premières (---) et non premières (—). En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prénymphes (P), des nymphes (N) et des adultes (A). Entre les deux lignes, indication des probabilités des différences obtenues entre les deux types d'expériences.

Toutefois, cette comparaison très globale ne tient pas compte des autres conditions expérimentales pouvant influencer le résultat (par exemple la présence ou l'absence de reine et de larves de *Myrmica*, les divergences d'état cyclique entre larves et éleveuses). La comparaison est plus précise dans deux couples d'expériences premières et secondes, suffisamment comparables pour manifester la différence entre ces deux adoptions successives, comme le montre le tableau 4, où le test du Chi 2 est calculé sur les résultats totaux des deux premières, puis des deux secondes expériences. Là encore, les différences entre expé-

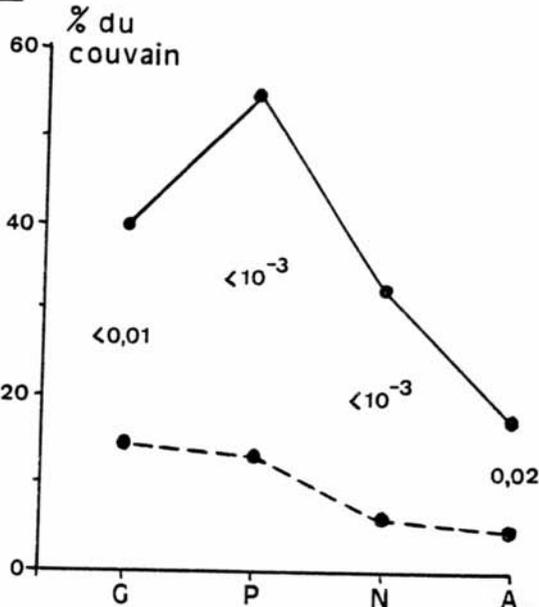
riences premières et non premières se montrent significatives ou hautement significatives. Cela confirme bien la supériorité des résultats des expériences non premières sur ceux des premières, supériorité qui implique une certaine accoutumance des éleveuses *Myrmica* aux larves étrangères.

TABLEAU 4: Adoptions premières et secondes par un même groupe de *Myrmica*. Dans les adoptions premières (ML1-1, ML2-1), les ouvrières sortent d'hivernage au début de l'expérience. Dans les secondes, les ouvrières sont sorties d'hivernage depuis 22 jours (ML1-1bis) ou 42 jours (ML2-1bis).

	ouv. lar.		lar. gēan.		prēnymphes		nymphes		adult. Lep.	
	Myr.	Lep.	n	%	n	%	n	%	n	%
ML1-1	25	33	6	18,18	8	24,24	4	12,12	3	9,09
ML2-1	23	50	6	12,0	3	6,0	1	2,0	1	2,0
TOT. 1ères	48	83	12	14,46	11	13,25	5	6,02	4	4,82
ML1-1bis	21	20	8	40,0	12	60,0	7	35,0	4	25,0
ML2-1bis	21	20	8	40,0	10	50,0	6	30,0	3	15,0
TOT. 2des	42	40	16	40,0	22	55,0	13	32,5	7	17,5
Chi ²			10,4		24,12		15,16		5,24	
Probabil.			0,01		10 ⁻³		10 ⁻³		0,02	

Les résultats du tableau 4 sont représentés graphiquement par la figure 2.

Figure 2: Comparaison des adoptions premières (----) et non premières (—). En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prēnymphes (P), des nymphes (N) et des adultes (A). Entre les deux lignes, indication de la probabilité des différences obtenues entre les deux types d'expériences.



PRESENCE OU ABSENCE DE REINES ET DE LARVES MYRMICA

Quelques expériences sont faites en présence de reines ou de larves *Myrmica*, ou des deux ensemble. Elles sont recensées dans le tableau 5.

TABLEAU 5: Expériences avec larves ou (et) reines *Myrmica*.

	1 ^e ou non 1 ^e	gg		lar. gēan.		prēnymph.		nymphe		adul. Lep.	
		My.	My.	n	%	n	%	n	%	n	%
ML1-2	np	0	+	1	4,35	7	30,43	1	4,35	0	0
ML2-2	np	0	+	1	4,0	6	24,0	3	12,0	3	12,0
ML3-1	1e	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ML3-2	np	1	0	16	13,91	18	15,65	7	6,09	6	5,22
ML3-3	1e	1	+	0	0	5	3,27	0	0	0	0
M1-1	1e	3	+	15	15,31	2	2,04	0	0	0	0
M3-1	1e	2	+	0	0	2	0,95	0	0	0	0
TOT. 1 ^e				15	3,08	9	1,85	0	0	0	0
TOT. np				18	11,04	31	19,02	11	6,75	9	5,52

La comparaison globale de ces expériences avec celles réalisées sans reine ni larve de *Myrmica* serait faussée par le fait que la majorité des expériences avec reine ou larves de *Myrmica* sont aussi des expériences premières, à la différence des autres.

C'est pourquoi la comparaison est ici faite sur des expériences premières: trois en présence de larves et de reines *Myrmica* et huit sans larve ni reine de *Myrmica*. Les résultats globaux sont comparés dans le tableau 6.

TABLEAU 6: Résultats en présence ou en absence de larves et de reines de *Myrmica* (expériences premières).

	ouv. Myr.	larv. Lept.	gēan.	non gēan.	prē-nym.	non prēn.	nym.	non nym.	adul.	non adul.
0 lar. 0 rei. <i>Myrmica</i> . (8 ex)	360	654	33	621	55	599	23	631	15	639
lar. + rein. <i>Myrmica</i> . (3 ex)	58	462	15	447	9	453	0	462	0	462
TOTAL	418	1116	48	1068	64	1052	23	1093	15	1101
Chi 2			2,13		20,9		16,5		10,7	
Proba.			0,15		$<10^{-3}$		$<10^{-3}$		$<10^{-3}$	

Résumés graphiquement dans la figure 3, ces résultats montrent bien que la présence de larves et de reines de *Myrmica* est nettement défavorable au succès de l'adoption (différence non significative sur les larves géantes seulement). D'autre part, une comparaison faite sur les expériences non premières semble indiquer un effet négatif des larves de *Myrmica* sur la production de larves géantes, et des reines de *Myrmica* sur la production de prénymphe. Cependant, cela n'est pas significatif.

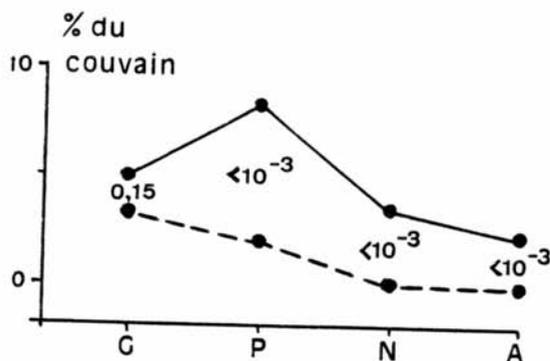


Figure 3: Comparaison des adoptions premières réalisées en présence (----) ou en absence (—) de larves et de reines de *Myrmica*. En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prénymphe (P), des nymphes (N) et des adultes (A). Entre les deux lignes, indication de la probabilité des différences obtenues entre les deux types d'expériences.

AGE DES OUVRIERES ELEVEUSES

Les ouvrières sont classées en trois catégories, selon leur âge au début de l'expérience: jeunes de moins de 7,5 mois, moyennes de 7,5 mois à 15 mois, vieilles de plus de 15 mois. La comparaison concerne les expériences non premières, plus nombreuses avec de meilleurs résultats que les autres. Ces expériences

TABLEAU 7: Résultats d'élevage par ouvrières jeunes, moyennes et vieilles (expériences non premières). Comparaison de pourcentages.

	ouv. Myr.	larv. Lept.	lar. n	gēan. %	prénymphe n	%	nymphes n	%	adult. n	Lepto %
Jeunes	42	40	16	40,0	22	55,0	13	32,5	7	17,5
Moyen.	164	605	53	8,76	76	12,56	33	5,45	30	4,96
Vieil.	554	1081	130	12,06	225	20,81	101	9,34	78	7,22
Jeu. } E				6,19		7,24		6,44		3,30
Moy. } p				10^{-9}		$<10^{-9}$		10^{-9}		10^{-3}
Jeu. } E				7,0		5,13		4,76		2,41
Vie. } p				$<10^{-9}$		$<10^{-6}$		$<10^{-5}$		0,02
Moy. } E				2,09		4,24		2,84		1,82
Vie. } p				0,04		$<10^{-4}$		$<0,01$		0,07

non premières se répartissent en: deux expériences à ouvrières jeunes (ML1-1bis et ML2-1bis), sept à ouvrières moyennes (ML2-2, ML3-2, ML4-2, ML5-1bis, ML5-2, ML8-1b, ML8-2) et quatorze à ouvrières vieilles (ML1-2, ML1-2bis, ML4-2bis, ML4-3, ML4-4, ML6-1bis, ML6-2, ML7-1bis, M2-1bis, M2-2, M2-3, M2-4, M2-5, M2-6). On peut comparer les pourcentages de larves géantes, prénymphe, nymphe et adulte élevés par les trois types d'ouvrières dans le tableau 7. Les données de ce tableau sont résumées dans le graphique de la figure 4.

La plus faible différence (adultes obtenus par des éleveuses

moyennes ou vieilles) n'est pas significative; toutes les autres différences sont significatives, souvent très hautement. Ainsi, les larves de *Leptothorax* apparaissent mieux élevées par les ouvrières jeunes et plus mal par les ouvrières moyennes. Toutefois, l'échantillon de jeunes ouvrières étant d'effectif relativement petit, cette conclusion demeure prudente.

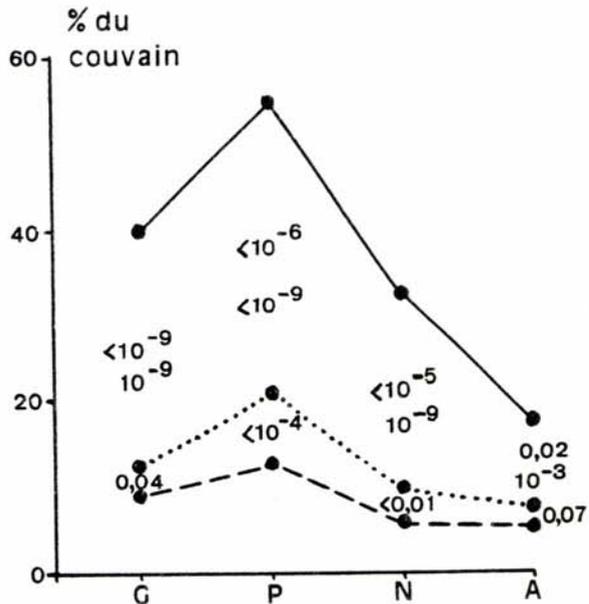


Figure 4: Comparaison des adoptions non premières réalisées par des ouvrières jeunes (—), moyennes (----) et vieilles (....). En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prénymphe (P), des nymphe (N) et des adultes (A). Entre les lignes, indication de la probabilité des différences obtenues entre jeunes et vieilles, jeunes et moyennes, vieilles et moyennes (de haut en bas, respectivement).

ETAT CYCLIQUE DES OUVRIERES ET DES LARVES

BRIAN (1955) a décrit six phases saisonnières, de deux mois chacune, chez *Myrmica rubra* dans la nature: phases pré-vernale, vernale, estivale, sérotinale, automnale, hivernale. La phase sérotinale (de *serotinus* = tardif) correspond à une très faible activité nourricière des ouvrières (mi-août à mi-octobre). J'ai montré (PLATEAUX, 1970, 1971) que le cycle saisonnier de *Leptothorax nylanderii* ressemblait à celui de *Myrmica*, mais que l'élevage à la température constante de 24°C (parfois 22 ou 26°C)

raccourcissait la saison chaude en télescopant les phases précoces. Je parle donc ici d'état vernal pour désigner l'activité nourricière forte, d'état sérotinal pour désigner la faible activité nourricière des ouvrières (phase sérotinale ou fin de phase estivale), de diapause pour l'état passif des larves qui ne se nourrissent pas.

L'étude de *L. nylanderii* a encore montré que les sociétés privées d'hivernage manifestaient à 24°C une inactivité spontanée durant au moins deux mois, cet état de diapause remplaçant l'hivernage; puis vient une reprise d'activité ressemblant à un état vernal. Cette "reprise" existe aussi chez *Myrmica*.

Sont exclues des comparaisons sur l'état cyclique six expériences: deux à effectifs larvaires négligeables (ML2-2bis, ML3-2bis), une à forte mortalité accidentelle des ouvrières (ML7-1) et trois expériences premières avec reines et larves de *Myrmica* (trop d'éléments négatifs: ML3-3, M1-1, M3-1).

Le tableau 8 donne les résultats des expériences avec larves et éleveuses en état vernal: onze expériences où larves et ouvrières sont récemment sorties d'hivernage, cinq expériences où l'hivernage plus ancien des larves ou des ouvrières introduit un certain décalage entre elles.

Le tableau 9 donne les résultats des expériences avec état de reprise: six à *Myrmica* vernales et larves en reprise, une à *Myrmica* et larves en reprise.

Le tableau 10 donne les résultats des expériences où il y a diapause ou faible activité: cinq expériences avec larves en diapause ou proches de la diapause, trois avec ouvrières sérotinales ou approchant de cet état.

Les résultats globaux de ces tableaux sont comparés dans le tableau 11. La figure 5 exprime graphiquement les données du tableau 11.

Les quatre premières situations donnent des résultats assez voisins, malgré quelques différences significatives (prénymphes situations 1 et 2, nymphes 1 et 3, prénymphe nymphes et adultes 2 et 3) montrant un certain désavantage du décalage des cycles en état vernal, tandis que les larves en reprise (3 et 4) manifestent au moins autant de possibilités que les larves vernales. On voit surtout que les deux dernières situations sont très défavorables. Cet échec montre la nécessité d'une concordance des états cycliques entre les larves et les éleveuses, nécessité déjà montrée pour les élevages homospécifiques de *Myrmica* (BRIAN, 1955) et de *Leptothorax* (PLATEAUX, 1971). Cependant, dans les élevages homospécifiques sans concordance des cycles, les larves subsistent bien qu'elles n'évoluent pas; tandis qu'ici les larves sont en majeure partie détruites: elles sont traitées comme des proies étrangères par défaut de correspondance signalétique.

Dans quatre expériences (ML4-2bis, ML5-1bis, ML6-1bis et ML7-1bis) les éleveuses et les larves ont subi en commun un hivernage préalable. Cela n'a pas donné des résultats meilleurs qu'en introduisant les larves après l'hivernage.

TABLEAU 8: Eleveuses et larves en état vernal. Indication des conditions d'hivernage: C = larves et ouvrières hivernant en commun; S = les mêmes hivernant séparément; SC = 20 jours d'hivernage en commun après un temps d'hivernages séparés. Indication de l'état cyclique des ouvrières et des larves: H = sortant d'hivernage; H+n = n jours après la sortie d'hivernage. Parfois, des ouvrières de *Leptothorax* s'ajoutent à celles de *Myrmica*, leur nombre étant ajouté entre parenthèses: (+nL). Enfin ($\sigma\sigma^m$) = larves mâles.

1) *Myrmica* et larves *Leptothorax* sortant d'hivernage.

11 expér.	Hiv.	Etat ♀♀ M	Etat lar.M	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gëan.	% prëny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML1-1	SC	H	H	25	33	18,18	24,24	12,12	9,09
ML2-1	S	H	H	23	50	12,0	6,0	2,0	2,0
ML4-2bis	C	H	H	26	23	4,35	39,13	21,74	4,35
ML4-4	S	H+7	H	19	100	4,0	2,0	0	0
ML5-1bis	C	H	H	16	24 ($\sigma\sigma^m$)	0	25,0	12,5	12,5
ML6-1bis	C	H	H	15	9 ($\sigma\sigma^m$)	0	33,33	0	0
ML6-2	S	H+7	H	10	50	12,0	8,0	4,0	4,0
ML7-1bis	C	H	H	5 (+2L)	7 ($\sigma\sigma^m$)	0	14,3	14,3	14,3
ML8-1a	S	H	H	50	262	3,82	8,78	3,44	2,67
M2-1bis	S	H+14	H	140	250	24,4	24,4	11,6	10,4
M2-3	S	H+6	H	70	150	10,67	44,0	14,67	13,33
TOTAL				399	958	11,48	19,42	7,93	6,68

2) *Myrmica* et larves *Leptothorax* vernaies décalées (jusque début d'estivales).

5 expér.	Hiv.	Etat ♀♀ M	Etat lar.M	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gëan.	% prëny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML4-3	S	H+50	H	24	160	21,25	22,5	9,38	7,5
ML5-2	S	H+51	H	15	189	8,47	8,99	0,53	0,53
ML8-1b	S	H+28	H	32	97	12,37	9,28	4,12	4,12
M2-4	S	H+37	H+20 à+38	50	70	4,48	15,71	8,57	7,14
M2-6	S	H+6	H+49	7 (+5L)	20	0	20,0	20,0	15,0
TOTAL				128	536	12,13	14,37	5,60	4,66

Dans quatre autres expériences des nymphes ou prénymphe ouvrières de *Leptothorax* ont été introduites avec les larves; il s'agit de trois expériences (ML3-1, ML4-1, M2-1) avec ouvrières vernaies et larves en diapause (arrêt d'une phase d'entrées en nymphose) et d'une expérience (ML7-1) avec ouvrières en reprise d'activité. Dans les trois premières expériences, les nymphes n'étaient pas en concordance avec le cycle des ouvrières, les 17 nymphes et la prénymphe utilisées furent rapidement détruites.

TABLEAU 9: Etat de reprise au moins chez les larves. Indication de l'état cyclique des ouvrières et des larves: H = sortant d'hivernage; H+n = n jours après la sortie d'hivernage; nH = n'ayant jamais hiverné; Rep = en reprise d'activité.

3) *Myrmica* en état vernal, larves *Leptothorax* en reprise.

6 expér.	Etat ouv.M	Etat larv. L	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gēan.	% prēny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML1-1bis	H+22	nH-Rep	21	20	40,0	60,0	35,0	20,0
ML2-1bis	H+42	nH-Rep	21	20	40,0	50,0	30,0	15,0
ML3-2	H	nH-Rep	30	115	13,91	15,65	6,09	5,22
ML4-2	H	nH-Rep	30	100	8,0	17,0	13,0	11,0
ML6-1	H+2	nH-Rep	40	100	9,0	16,0	7,0	3,0
M2-5	H+1	H+183 Rep	56	73	0	27,4	20,55	10,96
TOTAL			198	428	11,45	21,73	12,85	8,18

4) *Myrmica* et larves *Leptothorax* en reprise.

1 expér.	Etat ouv.M	Etat larv. L	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gēan.	% prēny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML2-2	H+188 ā+198	H+130 ou nH	20	25	4,0	24,0	12,0	12,0

TABLEAU 10: Larves ou ouvrières inactives. Indication de l'état cyclique des ouvrières et des larves: H = sortant d'hivernage; H+n = n jours après la sortie d'hivernage; nH = n'ayant jamais hiverné; Dia = en diapause; Jeun. = jeunes ouvrières n'ayant pas encore hiverné.

5) Larves en diapause ou approchant de la diapause.

5 expér.	Etat ouv.M	Etat des larves Lep.	ouv. Myr.	lar. Lep.	% gēan.	% prēny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML1-2	H+18	H+67	18	23	4,35	30,43	4,35	0
ML3-1	H	nH-Dia(♂)	33	25	0	0	0	0
ML4-1	H+1	nH-Dia(♂)	32	23	0	0	0	0
ML5-1	Jeun.	H+117-Dia (♂)	20	53	0	1,89	1,89	1,89
M2-1	H+13	Dia-H+167 ou nH	140	62	0	0	0	0
TOTAL			243	186	0,54	4,30	1,08	0,54

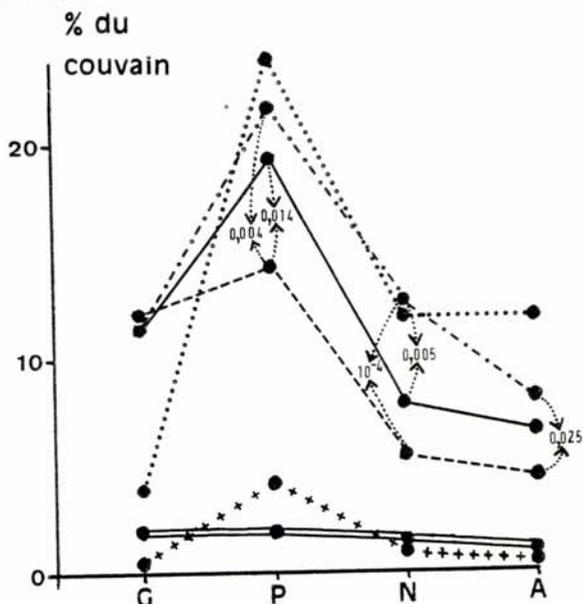
6) *Myrmica* sérotinales ou à activité ralentie (fin estivales).

3 expér.	Etat ouv.M	Etat des larves Lep.	ouv. Myr.	lar. Lep.	% gēan.	% prēny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML1-2bis	H+81	H	14	120	3,33	0	0	0
ML8-2	H+59	H	21	55	0	5,45	3,67	3,67
M2-2	H+67	H+25	100	26	0	3,85	3,85	0
TOTAL			135	201	1,99	1,99	1,49	0,99

TABLEAU 11: Résultats comparés suivant les états cycliques. Ver = vernaies; Rep = en reprise; déc = décalées; Dia = en diapause; Sér = sérotinales.

31 expér.	Σ Myr.	Σ Lar. Lept.	lar.géant.		prénymph.		nymphe		adult. Lep.	
			n	%	n	%	n	%	n	%
M, L Ver (11 ex.)	399	958	110	11,48	186	19,42	76	7,93	64	6,68
ML Ver déc (5 ex.)	128	536	65	12,13	77	14,37	30	5,60	25	4,66
MVerLRep (6 ex.)	198	428	49	11,45	93	21,73	55	12,85	35	8,18
M, L Rep (1 ex.)	20	25	1	4,0	6	24,0	3	12,0	3	12,0
MVerLDia (5 ex.)	243	186	1	0,54	8	4,30	2	1,08	1	0,54
MSérLVer (3 ex.)	135	201	4	1,99	4	1,99	3	1,49	2	0,99

Figure 5: Comparaison des adoptions en fonction des états cycliques des nourrices Myrmica et des larves Leptothorax. 1) Nourrices et larves vernaies (—). 2) Nourrices et larves vernaies avec décalage (---). 3) Nourrices vernaies, larves en reprise (---). 4) Nourrices et larves en reprise (....). 5) Nourrices vernaies, larves en diapause (++++). 6) Nourrices sérotinales, larves vernaies (==). Les différences significatives entre deux des quatre premières situations sont notées par l'indication de leur probabilité.



Dans la quatrième expérience, la prénymphe et l'une des deux nymphes introduites ont donné deux ouvrières de *Leptothorax*.

Dans deux expériences (ML3-1 et ML4-1) un total de

huit oeufs de *Leptothorax* ont été introduits. Ils ont été détruits avec tout le couvain de *Leptothorax* de ces deux expériences.

NATURE DES ADULTES OBTENUS

J'ai déjà indiqué (PLATEAUX, 1971) que les *Myrmica* se montraient aptes à élever des reines de *Leptothorax* dans des conditions où les *Leptothorax* n'y parvenaient pas. Ainsi, des *Myrmica* à H+50 (soit sept semaines après l'hivernage) élèvent des reines à partir de larves de *Leptothorax* sortant d'hivernage, alors que les ouvrières de *Leptothorax* ne conservent cette aptitude que jusqu'à la quatrième semaine (peut-être la cinquième?). Dans les élevages par *Myrmica*, une larve géante (donc reine ou intercaste) de *Leptothorax* a même été obtenue à partir de larves en diapause commençante (H+67), ce qui semble impossible avec des éleveuses *Leptothorax*.

Dans les élevages normaux de *Leptothorax*, le couvain qui aboutit à des adultes femelles produit nettement plus d'ouvrières que de reines (PLATEAUX, 1980, où les rares intercastes sont assimilés aux reines). Le tableau 12 compare trois productions de reines, ouvrières et intercastes: 1) une production d'élevage durant sept années consécutives par la somme de sept sociétés originaires d'un même biotope, fondées par trois reines soeurs d'une part (D85AA, D85AB, D85AC), et quatre reines soeurs d'autre part (D99LJ, D99LK, D99LP, D99LR). 2) une production annuelle de 24 sociétés d'un même biotope (1966 dans un biotope de la forêt de Fontainebleau). 3) la production obtenue dans les élevages par *Myrmica*.

TABLEAU 12: Production de femelles de *Leptothorax*, ouvrières, reines et intercastes, dans trois types de situations: 1) Total, durant sept années consécutives d'élevage, de la production de sept sociétés nées en élevage (3 soeurs, D85AA, D85AB, D85AC, et 4 soeurs, D99LJ, D99LK, D99LP, D99LR). 2) Total de la production en 1966 de 24 sociétés d'un même biotope. 3) Production totale des élevages par *Myrmica*.

Situations	Total	ouvrières	reines	intercastes		reines+int.=géant.	
				n	%	n	%
1	4376	3331	1019	26	0,59	1045	23,88
2	2279	1907	368	4	0,18	372	16,32
3	93	41	35	17	18,28	52	55,91

Il ne s'agit pas ici de comparer les termes 1 et 2, car le 2 ne représente qu'une annuité particulière, tandis que le 1 représente sept annuités de quelques sociétés particulières.

La production des élevages par *Myrmica* est manifestement très différente des autres par l'importance des individus géants (reines + intercastes) et le taux élevé d'intercastes. Cela peut s'expliquer en partie par le fait que les *Myrmica* sont le plus souvent dépourvues de reine, ce qui facilite l'élevage de

reines. Mais on a aussi obtenu de nombreuses larves géantes dans des groupes de *Myrmica* contenant une reine largement suffisante pour inhiber l'élevage de reines de *Myrmica* par des ouvrières peu nombreuses. D'autre part, lorsqu'on introduit beaucoup de petites larves de *Leptothorax* parmi les *Myrmica*, ce sont ces petites larves qui sont détruites en majorité. Les *Myrmica* accordent plus de soins aux grosses larves de *Leptothorax* qu'aux autres, car leur référence de taille des larves correspond à un gabarit nettement plus grand que celui des *Leptothorax*. Or, on sait que les *Leptothorax* bonnes éleveuses de reines soignent de préférence les grosses larves, les mauvaises éleveuses de reines soignant de préférence les petites larves (PLATEAUX, 1971). Ici, les *Myrmica* sont au niveau habituel des *Leptothorax* bonnes éleveuses de reines.

La fréquence des intercastes montre une insuffisance des nourrices *Myrmica*, qui aboutit à une proportion élevée de "reines manquées", ayant reçu en fin de croissance une nourriture insuffisante ou inadaptée.

LONGEVITE ET OBSERVATIONS DE COMPORTEMENT

Les *Myrmica* n'ont aucunement massacré les adultes de *Leptothorax*, dont beaucoup ont vécu plusieurs semaines en présence de leurs éleveuses. Onze ouvrières de *Leptothorax* ont vécu entre 3 mois et demi et 7 mois et demi parmi les *Myrmica*; d'autres ont vécu jusqu'à un an et davantage, mais après séparation des *Myrmica* (ce qui est encore peu pour des ouvrières qui peuvent vivre 3 ans).

Plusieurs reines de *Leptothorax* ainsi élevées ont été placées en essaimage, trois ont été fécondées et l'une d'elles a fondé une société bien développée où elle a vécu cinq ans, jusqu'à sa dissection. Il y a donc des individus tout à fait normaux parmi les *Leptothorax* élevés par des *Myrmica*, même si certains individus se montrent faibles. J'ai observé un oeuf de *Leptothorax* pondu par une ouvrière dans la société de *Myrmica* où elle vivait.

Parfois, certaines *Leptothorax* ont paru se placer hors du groupe des *Myrmica*, ce qui les repoussait vers le pôle sec du nid en situation assez défavorable. Mais on observe aussi des *Leptothorax* dans le groupe de *Myrmica* où quelques comportements ont été notés: ouvrière de *Leptothorax* mordillant ou tiraillant une ouvrière de *Myrmica* généralement passive, ou encore *Leptothorax* léchant des *Myrmica*, par exemple sur l'abdomen. J'ai vu une *Leptothorax* caressant des antennes un oeuf de *Myrmica*, une autre soignant et portant une jeune larve de *Myrmica*. Toutefois, de tels comportements semblent favorisés par l'imposition faite aux *Leptothorax* de naître dans une société de *Myrmica*. En effet, lorsqu'on introduit des oeufs de *Myrmica* chez des *Leptothorax*, ces oeufs sont parfois délaissés ou rejetés, mais le plus souvent utilisés activement comme proies. C'est ainsi que 1765 oeufs de *Myrmica* ont été distribués à quinze petites sociétés de *L. nylanderii* à diverses phases de leur cycle (vernale, estivale, sérotinale, ou reprise d'activité après diapause sans hiver). La plupart de ces oeufs ont été dévorés durant la semaine suivant leur introduction, d'au-

tres étant rejetés loin de l'abreuvoir et se desséchant. Certains de ces oeufs sont parvenus au stade de jeunes larves prêtes à éclore, mais non écloses. Un seul a donné une jeune larve, sans doute éclore par ses propres moyens, qui a ensuite disparu.

Au cours d'une trophallaxie entre deux *Myrmica*, une *Leptothorax* placée dessous s'est dressée vers les têtes des *Myrmica* et a puisé dans la gouttelette régurgitée (figure 6).



Figure 6: Trophallaxie entre deux *Myrmica*, avec prélèvement par une *Leptothorax* passant en dessous.

Les *Myrmica* rassemblent assez rapidement dans leur nid les larves de *Leptothorax*. Elles tâtent des antennes les adultes de *Leptothorax*, parfois les saisissent légèrement (par le corps ou par une patte) sans agressivité marquée. Une *Leptothorax* immature, se promenant parmi les *Myrmica*, a suscité de la part de celles-ci des réactions de sursaut, certaines *Myrmica* la prenant parfois dans leurs mandibules et la remettant au nid.

CONCLUSION

Dans des expériences précédentes, j'ai obtenu l'adoption de larves de *Solenopsis fugax* par des ouvrières de *Leptothorax nylanderii* (PLATEAUX, 1960a), ainsi que l'adoption de larves de *Leptothorax* par des ouvrières de *Tetramorium caespitum* (PLATEAUX, 1960c). Il s'agissait alors de larves de tailles peu différentes, qui étaient hypocéphales, de même que les larves de l'espèce des ouvrières adopteuses. Dans une autre expérience d'adoption (PLATEAUX, 1960b), les différences morphologiques entre larves adoptées (*Anergates* à larve hypocéphale) et larves de l'espèce adopteuse (*Myrmica* à larve orthocéphale beaucoup plus grande) étaient plus importantes; et pourtant, la proportion d'*Anergates* obtenus était bien supérieure.

Ici, il s'agit de différences morphologiques au moins aussi marquées, puisque les larves de *Leptothorax* sont hypocéphales et de forme plus courte et plus épaisse que les larves de *Tetramorium* ou celles d'*Anergates* (proches des *Tetramorium* par leur aspect). Malgré cette grande différence entre les larves de *Myrmica* et celles de *Leptothorax*, les résultats de l'adoption ne sont pas négligeables. On obtient, certes, une moindre proportion d'adultes de l'espèce élevée que dans les expériences d'élevage

d'*Anergates* par *Myrmica*, ou même de *Solenopsis* par *Leptothorax*. Il est très probable que la forme des larves a beaucoup moins d'importance que leurs odeurs, ici non étudiées. Cependant, la survie des adultes de *Leptothorax* parmi les *Myrmica* atteint des durées bien supérieures aux survies d'adultes de *Solenopsis* chez *Leptothorax* (pas plus de 49 jours) ou d'*Anergates* chez *Myrmica* (pas plus de 30 jours pour les mâles, de 9 jours pour les femelles).

L'adoption de larves de *Leptothorax* est favorisée par l'absence de reine et de couvain de *Myrmica*, la jeunesse des ouvrières de *Myrmica* (ayant hiverné), la grande taille des larves de *Leptothorax*, la concordance des cycles des larves et des éleveuses, une accoutumance des *Myrmica* par un premier contingent de larves sacrifiées. Les résultats de l'élevage montrent que les *Myrmica* nourrissent préférentiellement les grosses larves adoptées en favorisant ainsi la réalisation de reines; mais l'insuffisance de leurs soins aboutit fréquemment à des "reines manquées" qui sont alors intercastes.

Les rapports entre adultes de *Leptothorax* et de *Myrmica* ainsi amenés à cohabiter mériteraient une étude plus poussée. Ils posent des problèmes concernant les phéromones spécifiques et l'adaptation des adultes à des phéromones étrangères. Du côté des *Leptothorax*, cette adaptation peut procéder d'une sorte de "familiarisation" (JAISSON, 1975) des jeunes adultes. Du côté des *Myrmica*, cela ne peut être le cas, puisque ces ouvrières sont toujours âgées de quelques mois.

Références

- BRIAN M.V., 1955.- Studies of caste differentiation in *Myrmica ruginodis* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation. *Insectes sociaux*, 2, 85-114.
- JAISSON P., 1975.- Contribution à l'étude de l'expérience précoce chez les Fourmis. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris VI, 175 pp.
- PLATEAUX L., 1960a.- Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents: *Leptothorax nylanderii* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Insectes sociaux*, 7, 163-170.
- PLATEAUX L., 1960b.- Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents (II): *Myrmica laevinodis* Nylander et *Anergates atratulus* Schenck. *Insectes sociaux*, 7, 221-226.
- PLATEAUX L., 1960c.- Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents: (III) *Anergates atratulus* Schenck et *Solenopsis fugax* Latreille.- (IV) *Leptothorax nylanderii* Förster et *Tetramorium caespitum* L. *Insectes sociaux*, 7, 345-348.

- PLATEAUX L., 1970.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. Morphologie et biologie comparées des castes. *Annales Sc. Nat., Zool.*, 12ème série, 12, 373-478.
- PLATEAUX L., 1971.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II. Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Annales Sc. Nat., Zool.*, 12ème série, 13, 1-90.
- PLATEAUX L., 1980.- Dynamique des sociétés de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). Colloque sur les sociétés d'Insectes (U.I.E.I.S., Section française), Sénanque 18-20.IX.1980. *Biologie-Ecologie Méditerranéenne*, 7, 195-196 (Résumé).