

LES PRINCIPES D'ORGANISATION DES COLONIES
POLYCALIQUES DES FOURMIS

B. Pisarski, Institut Zoologique de l'Académie Polonaise des Sciences,
Varsovie - Pologne.

Il n'y a pas longtemps encore, nos connaissances des principes d'organisation des colonies polycaliques des fourmis étaient plus que sommaires, quoique le phénomène lui-même ait été découvert voilà plus de cent ans (Ebrard 1861). C'est chez Marikovski (1962) que nous trouvons la première tentative de prendre position à l'égard du polycalisme en tant que phénomène. Il considère que les colonies polycaliques constituent l'une des étapes successives de l'organisation sociale, plus élevée que les sociétés monocaliques. Les conclusions de Marikovsky sont très intéressantes, mais elles ne sont pas étayées par des arguments probatoires. En 1969, le professeur Chauvin pouvait encore écrire: "Ces supercolonies existent, mais elles paraissent rares; de plus elles n'ont pas été étudiées à fond, les auteurs ne paraissent pas saisir l'importance du phénomène. Je ne connais pour ma part que quatre observations détaillées". Ces dernières années nous ont apporté plusieurs oeuvres traitant des colonies polycaliques des fourmis, qui nous fournissent de nombreuses données nouvelles; mais tous ces ouvrages se limitent à présenter certains éléments de la structure ou de l'organisation des colonies polycaliques, tels que les types et les fonctions des fourmilières (Kneitz 1964, Zakharov 1968) ou l'échange de couvain entre les fourmilières (Kneitz 1964). Ce n'est qu'en 1972 que Zakharov nous fournit la première étude complexe de ce phénomène sur l'exemple des fourmis du sous-genre Formica s. str. F. F. aquilonia Yarr. et F. F. lugubris Zett. A la même époque que le docteur Zakharov, j'ai étudié la structure et l'organisation polycalique des fourmis du sous-genre Coptoformica Müll. F. C. exsecta Nyl. et F. C. pressilabris Nyl. Les données contenues dans les travaux publiés, ajoutées aux résultats de mes études ne nous permettent pas de dresser un tableau complet du phénomène, mais elles sont suffisantes pour établir une ébauche des principes d'organisation des colonies polycaliques des fourmis.

Avant d'aborder le sujet, je désirerais préciser les termes dont j'userai par la suite, étant donné qu'ils ont déjà été employés par différents auteurs qui leur prétaient des significations diverses.

Société - association (ouvrières avec les sexes et le couvain) possédant une structure et une organisation communes.

Société monogynique - société possédant une seule femelle.

Société polygynique - société possédant plusieurs femelles.

Société monocalique - société habitant un seul nid.

Société polycalique - société habitant plusieurs nids.

Famille - association de fourmis habitant un seul nid (d'une colonie monocalique ou polycalique).

Nid - construction érigée par les fourmis.

Fourmilière - nid plus famille.

Colonie polycalique - ensemble des fourmilières formant une société.

Les colonies polycaliques sont constituées aussi bien par des sociétés monogyniques que polygyniques. Les principes d'organisation semblent être les mêmes pour toutes les colonies, quoiqu'ils ne servent pas toujours aux mêmes buts. Les colonies polycaliques des sociétés monogyniques leur permettent de mieux s'adapter au milieu et de dominer ce dernier d'une manière plus efficace. Le polycalisme des sociétés polygyniques constitue en premier lieu un moyen de reproduction de l'espèce et ce n'est qu'au second plan que le lui attribuerai une fonction d'adaptation de l'espèce au milieu.

Etant donné que la biologie de l'espèce et surtout l'organisation interne de la famille conditionnent l'organisation des colonies polycaliques, toutes les études sur le polycalisme, sans omettre les conclusions, doivent être basées sur une connaissance approfondie de la biologie de l'espèce étudiée.

Les colonies polycaliques des sociétés monogyniques sont encore moins bien connues que celles des sociétés polygyniques. On peut trouver certaines informations dans les travaux de Ledoux (1950) sur la Oecophylla longinoda Latr., Torossian (1966) sur le Dolichoderus quadripunctatus L. et Ledoux (1971) sur le Aphenogaster senilis Mayr. Les colonies de ces espèces se composent de la fourmilière-mère et de fourmilières-filles plus petites. Les fourmilières-filles se différencient également par leurs fonctions de la fourmilière-mère. Chez les Oecophylla et Dolichoderus, le nid-mère, dans lequel à part les ouvrières, séjourne aussi la reine, sert à la production du couvain et à l'élevage des larves aux premiers stades. Les larves plus vieilles sont élevées dans les fourmilières-filles. Chez l'Aphenogaster senilis, les fourmilières-filles servent surtout à la production des sexuées qui ne se développent jamais dans les fourmilières-mères.

Les recherches sur le polycalisme des sociétés polygyniques ont été menées principalement sur trois espèces: F./F./aquilonia, F./F./lugubris et F./C/exsecta. Quoique ces espèces appartiennent toutes au même genre - la Formica L., elles présentent de sérieuses différences, tant par l'organisation interne des familles que par la structure et l'organisation des colonies polycaliques.

Les sociétés des fourmis du sous-genre Formica S. stre. /F. aquilonia, F. lugubris, F. rufa et F. polyctena/ sont numériquement très importantes (jusqu'à un million d'ouvrières) et construisent des nids énormes. Au sein de ces sociétés, la division du travail parmi les ouvrières est très marquée et relativement durable (Dobrzanska 1959, Zakharov 1973). Les nids de ces sociétés sont divisés en secteurs, de même que le territoire et le réseau des pistes. Chaque secteur du nid est occupé par un groupe donné d'ouvrières qui prospectent le secteur du territoire adjoignant. Les secteurs sont en général situés le long des pistes (Zakharov 1972). Le nombre des fourrageurs sur le territoire est toujours très élevé; par contre chez ces fourmis il n'y a pas de système d'échange d'information sur les sources d'alimentation.

Les colonies polycaliques F. aquilonia et F. lugubris, étudiées par Zakharov (1972), se composaient de la fourmilière-mère (dominante)

et de fourmilières-filles plus petites qui ont créées par voie de la boutonage de la famille-mère. Les fourmilières-filles étaient de grandeur différente, souvent de construction différente, elles remplissaient des fonctions également différentes et présentaient des individualités à divers degrés. Zakharov (1972) différencie les types suivants de fourmilières dans les colonies polycaliques: 1. la fourmilière-mère, 2. la fourmilière alimentaire (station), 3. la jeune fourmilière-fille où les ouvrières provenant de la fourmilière-mère sont majoritaires, 4. la fourmilière-fille qui a un échange équilibré avec la fourmilière-mère, 5. la fourmilière-fille adulte qui est près de se séparer de la colonie et qui n'a pas d'échange d'ouvrières avec la fourmilière-mère, mais procède uniquement à l'échange d'aliments, 6. la fourmilière intermédiaire qui est une fourmilière construite par deux colonies polycaliques à leur point de contact, 7. la fourmilière-mère secondaire qui est une fourmilière-fille adulte et possède déjà ses propres fourmilières-filles, mais qui ne s'est pas séparée de la colonie. Dans les colonies polycaliques de F. aquilonia et F. lugubris, toutes les fourmilières sont réparties le long des pistes.

L'unité de la colonie polycalique est maintenue grâce à un échange constant d'aliments, d'ouvrières et de couvain entre les différentes fourmilières de la colonie. L'échange d'aliments est en général deux fois plus important que l'échange d'ouvrières. Ce dernier ne se limite pas seulement aux ouvrières. Ce dernier ne se limite pas seulement aux ouvrières de ce qu'on nomme "le service extérieur", mais englobe aussi les ouvrières du "service intérieur", celles-ci étant transportées par d'autres ouvrières d'un nid à l'autre. Le degré d'échange des ouvrières est limité par les possibilités d'échange de la famille. La famille perd son individualité au cas où cette limite est dépassée. L'échange d'aliments, d'ouvrières et de couvain au sein de la colonie polycalique de ces fourmis s'effectue exclusivement le long des pistes. Au cas où plusieurs fourmilières se succèdent le long d'une piste, seules les familles voisines ont des communications directes entre elles; la fourmilière-mère sert d'intermédiaire pour les communications entre les fourmilières près de pistes distinctes. Etant donné qu'au sein des colonies polycaliques F. aquilonia et F. lugubris, les différentes familles possèdent leurs propres champs tropoporiqes, les différences entre les familles apparaissent rapidement. A mesure que croît la famille-filiale, ces différences s'accroissent, l'échange d'ouvrières avec les autres familles diminue, pour finalement se borner à l'échange d'aliments. L'étape finale de cette évolution est une indépendance complète et une séparation de la famille filiale de la colonie. On assiste alors à l'apparition de rapports antagonistes entre la colonie et la filiale indépendante. Cette fourmilière-fille qui s'est rendue indépendante, devient à son tour fourmilière-mère et crée ses propres fourmilières-filles. Il arrive pourtant qu'une fourmilière-fille "adulte" ne se détache pas et nous avons alors dans la colonie deux fourmilières-mères ou plus qui posséderont chacune son propre ensemble de fourmilières-filles. Zakharov (1972) considère que tel complexe présente une structure distincte de type différent et propose de la nommer "fédération".

Au cours de mes recherches sur les fourmis du sous-genre Coptoformica (F. (C.) exsecta et F. (C.) pressilabris), j'ai pu constater que ces espèces possèdent une organisation interne de la famille différente et, par suite, une organisation de la colonie polycalique également différente. Ces sociétés de fourmis sont sensiblement plus réduites au point de vue numérique (de quelques centaines à une centaine de mille d'ouvrières) que les sociétés du groupe F. rufa et elles construisent des nids beaucoup plus petits. La division du travail parmi les ouvrières de ces espèces n'est pas aussi marquée et relativement éphémère. Souvent au cours de la journée, les ouvrières exécutent diverses tâches; c'est ainsi par exemple qu'elles sont occupées successivement à la construction de nids et au ramassage de la miellée des pucerons. La division en secteurs n'existe également pas ni à l'intérieur du nid ni sur le territoire; les pistes sont aussi inexistantes. Le nombre des fourrageurs sur le territoire est en général plus réduit que chez la Formica s. str.; par contre les F. exsecta s'informent sur la nourriture. A vrai dire, ce dernier phénomène ne joue pas chez ces fourmis un rôle aussi considérable que chez les représentants des genres Tetramorium ou Myrmica et ne se manifeste pas par le marquage du chemin menant à la nourriture; les ouvrières recrutées vont chercher la nourriture en suivant le guide, sans le perdre de vue. Néanmoins l'information sur la nourriture constitue en élément important de l'organisation sociale de la F. exsecta.

La jeune colonie polycalique de F. exsecta se compose de la fourmilière-mère et crée par voie de la boutonnage, de fourmilières-filles. Etant donné que les F. exsecta ne possèdent pas de pistes, les fourmilières-filles sont disséminées en cercle autour de la fourmilière-mère. Lorsqu'elles deviennent numériquement suffisantes, les familles filiales procèdent également à la création de nouvelles fourmilières, indépendamment ou bien en commun avec la fourmilière-mère ou d'autres fourmilières-filles. Ainsi, dans le cas des F. exsecta, il n'existe pas de différence fondamentale entre la colonie polycalique telle que l'intend Zakharov et la fédération. Au sein de la colonie polycalique de la F. exsecta, on peut distinguer les types suivants de fourmilières: 1. les fourmilières-mères, 2. les fourmilières-filles, 3. les fourmilières estivales - utilisées uniquement durant l'été et servant à l'élevage du couvain, 4. les stations, autrement dit les fourmilières d'alimentation, 5. les fourmilières d'essai - petites, éphémères, construites par des groupes d'ouvrières en période de développement intense de la colonie.

L'intégration au sein de la colonie polycalique de la F. exsecta est basée, tout comme chez les représentants du sous-genre Formica s. str., sur l'échange du deuxième degré et l'échange d'ouvrières; mais chez la F. exsecta, ces deux phénomènes se déroulent de façon quelque peu différente. Les familles maintiennent des contacts directs entre elles, souvent même avec des familles éloignées. L'échange d'ouvrières et de couvain entre les fourmilières se déroule aussi d'une façon quelque peu différente. Il est intense au cours de la

première période et englobe principalement les ouvrières du "service extérieur"; le transport des ouvrières et du couvain est relativement rare. Avec le temps, cet échange décroît et devient minime dans les colonies stabilisées. Alors nous assistons plutôt à des passages fortuits d'individus isolés qu'à des migrations périodiques de groupes importants d'ouvrières. La structure des territoires de ces espèces est également différente. Le territoire de la colonie polycalique de la F. exsecta est commun à toute la société, les ouvrières des différentes fourmilières peuvent circuler librement sur toute son étendue et les champs tropopori-ques des différentes familles sont superposés dans une grande mesure. Dans les grandes colonies où la densité des fourmilières est considérable, l'on rencontre souvent des familles qui ne disposent pratiquement pas d'un seul mètre carré de champ tropoporique individuel. L'exploitation en commun du territoire par les familles composant la colonie et, par la suite, les sources de nourritures communes et les rencontres fréquentes entre les fourrageurs de familles différentes, ainsi que l'échange du deuxième degré relativement important que s'étend, constituent des facteurs d'intégration de la colonie de la F. exsecta, cette intégration étant beaucoup plus efficace que l'échange d'ouvrières entre les fourmilières de F. aquilonia ou F. lugubris.

Ayant comparé la structure et l'organisation des sociétés polycaliques du sous-genre Formica s. str. et Coptoformica, puis ayant complété ces informations par des données portant sur d'autres espèces de fourmis, nous constatons que malgré une série de différences, les bases d'organisation des colonies polycaliques sont les mêmes pour toutes les espèces étudiées jusqu'à présent.

La colonie polycalique se compose d'un ensemble de fourmilières qui ont été créées par voie de boutonnage de la société-mère. Le caractère de ces fourmilières est différencié. Les différences portent sur: la taille - en général les fourmilières-mères sont les plus grandes, les fourmilières-filles sont de moindres dimensions et les fourmilières temporaires (stations et autres) sont les plus petites; la structure - chez les espèces étudiées, les stations et les fourmilières temporaires n'avaient pas de parties souterraines; la fonction - les unes servent à la production du couvain et à son élevage, d'autres à la création de sexuas, à hiverner ou à abriter les fourrageurs. Le territoire de la colonie polycalique est commun à toute la société, mais selon la biologie de l'espèce, il peut être divisé en secteurs et en zones, ou bien avoir le caractère d'une mosaïque; il peut être divisé en "sous-territoires" des différentes familles. L'unité de la colonie polycalique est maintenue grâce à l'échange du deuxième degré ainsi qu'à l'échange des ouvrières et du couvain entre les différentes familles. L'échange du deuxième degré, de même que l'échange d'ouvrières peut avoir lieu "en chaîne" au sein des différentes suites de fourmilières ou librement entre toutes les familles de la colonie. Selon l'organisation de la colonie, il y a un de ces types qui domine. Le degré d'intégration au sein de la colonie dépend du degré d'échange.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAUVIN, R. (1969) Le monde des fourmis. Paris
DOBRZANSKA, J. (1959) Acta biol. exp., 19: 57-81
EBRARD, E. (1861) Bibl. univers. Rev. Suisse, Genève
KNEITZ, G. (1964) Insects Soc., 11: 105-129
LEDOUX, A. (1950) Ann. Sci. nat., 12: 313-461
LEDOUX, A. (1971) C. R. Acad. Sci., 273: 83-85
TOROSSIAN, C. (1966) Thèses Fac. Sci. Univ. Toulouse.
ZAKHAROV, A.A. (1968) Zool. Z., 47: 1695-1671
ZAKHAROV, A.A. (1972) Vnutrividovye otnosenija murav'ev. Moskva.
ZAKHAROV, A.A. (1973) Zool. Z., 52: 519-524