

ETUDE DU REVEIL PRINTANIER CHEZ LES FOURMIS DES BOIS
(GROUPE FORMICA RUFA) DANS LE JURA VAUDOIS (SUISSE)

par

D. CHAUTEMS⁽¹⁻²⁾, N. JAQUET⁽¹⁾ & D. CHERIX⁽²⁾

(1) *Inst. de Zoologie et d'Ecologie Animale, Univ. de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse*

(2) *Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse*

Résumé

Les auteurs ont étudié les différentes étapes du réveil printanier chez deux espèces du groupe Formica rufa dans le Jura vaudois. Les variables considérées ont été la température externe et les températures à l'intérieur de la fourmilière à des profondeurs variables. Le processus du réveil printanier est fortement dépendant des conditions météorologiques. Il dure en moyenne 6 semaines (mi-avril - fin mai).

L'apparition des reines à la surface a permis de mettre en évidence les points suivants:

- 3 à 30 % des reines ne sont pas fécondées (moyenne 16 %)

- 90% environ des reines récoltées en surface possèdent des ovocytes matures, qu'elles soient fécondées ou non ainsi que des muscles alaires intacts. Les auteurs formulent l'hypothèse que seules les reines âgées de moins d'une année viennent à la surface.

Mots-clés: Fourmis des bois, réveil printanier, thermorégulation, reines fécondées et non fécondées

Study of the sunny period among red wood ants (Formica rufa group) in the Swiss Jura.

Summary

The authors studied the different stages of the sunny period among two species belonging to the Formica rufa group in the Jura (canton of Vaud, Switzerland). External air temperature and temperature inside the nest at different depths have been considered. The pattern of the sunny period is strongly dependant of meteorological context. It lasts up to 6 weeks (middle April - end of May). The apparition of queens at nest surface allowed to show that:

- 3 up to 30 % of queens are unmated (mean 16 %)

- about 90% unmated as well as mated queens, collected at the surface, have mature oocytes as well as untouched alary muscles. The authors hypothesize that only less than one year old queens come at nest surface.

Key words: Red wood ants, sunny period, thermoregulation, mated and unmated queens

Introduction

Le cycle annuel des fourmis des bois du groupe Formica rufa comprend plusieurs étapes, dont le réveil printanier, que nous présentons dans ce travail.

Durant l'hiver, l'activité de la société est très réduite; mais dès que le sommet de la fourmilière est dégagé de neige, un certain nombre d'ouvrières ("Aussendiensttiere" au sens d'OTTO, 1958) apparaissent à la surface. Celles-ci semblent posséder, de par la dégradation de

leurs corps gras, un thermotropisme positif (SCHMIDT, 1974). Suivant KNEITZ (1964), elles joueraient une fois réchauffées le rôle de messagères thermiques, communiquant aux ouvrières des profondeurs, par d'incessants trajets, l'augmentation de la température externe. A partir de ce moment, les ouvrières gagnent la surface du nid par vagues et il n'est pas rare d'observer parfois une couche extrêmement dense formée d'individus quasiment immobiles. Ce phénomène assimilé à un "bain de soleil printanier" ("Frühlingssonnung", GÖSSWALD, 1951) permet aux ouvrières une intensification de leur métabolisme nécessaire au démarrage des activités de la société. Dans les sociétés polygynes, on observe souvent des reines parmi ces ouvrières.

Suivant l'élévation de la température moyenne de l'air et l'activité des ouvrières, il se crée des zones à thermorégulation active à l'intérieur du nid. Parmi les auteurs ayant abordé ce problème trois causes principales sont signalées comme responsables des températures relativement élevées que l'on trouve à l'intérieur des fourmilères pendant la période d'activité, à savoir:

- 1) la fermentation des matières végétales entrant dans la composition du nid (WASMAN, 1915 in RAIGNIER, 1948; COENEN-STASS et al., 1980).
- 2) l'accumulation de la chaleur solaire absorbée par les nids (FOREL, 1920).
- 3) la chaleur métabolique produite par ses habitants (KNEITZ, 1970; HORSTMANN et SCHMID, 1986; ROSENGREN et al., 1987).

L'un des buts de ce travail consiste à établir les différentes phases du réveil printanier (durée et intensité) en relation avec les variations de températures externe et internes de la fourmière, son ensoleillement et l'altitude des stations.

Le second aspect de cette étude est lié aux modalités de l'apparition des reines à la surface, ainsi qu'aux caractéristiques physiologiques de ces dernières. En effet, dans les sociétés polygynes, un certain nombre de reines sont non fécondées (EHRHARDT, 1970; CHERIX, 1980). La question est de savoir si toutes les reines participent au réveil printanier, c'est à dire viennent à la surface de la fourmière, (quel que soit leur état (âge, physiologie)), ; et deuxièmement si les reines non fécondées sont capables de pondre.

Matériel et méthodes

Notre étude porte sur deux espèces de fourmis du groupe rufa: Formica rufa, L. et Formica lugubris, Zett.. Ces deux espèces sont fréquentes dans le Jura; F. lugubris étant distribuée principalement entre 800 et 1400 m. d'altitude, alors que F. rufa colonise des zones plus basses, entre 700 et 1000 m. (CHERIX et BURGAT, 1979).

Le terrain d'étude se situe dans la région du col du Marchairuz, dans le Jura vaudois (Suisse). Nous avons choisi cinq stations d'altitude et d'exposition différentes (Tableau 1), (ainsi que quelques nids situés entre les stations 4 et 5 et nommés par la suite "Chalet à Roch 1, 2 et 3"). Les observations sur le terrain se sont déroulées du 16 avril 1985 au 29 mai 1985, sur 16 journées. Chaque fois les mesures et observations suivantes ont été réalisées:

- mesure de la température de l'air, du sol à -10 cm, de la surface du nid, et de l'intérieur du nid à -10, -30 et -50 cm. Ces mesures avaient lieu en milieu de journée, vers 12-13 h. et étaient réalisées avec un téliethermomètre "Yellow Springs Instrument" et diverses sondes à thermocouple (modèles n° 405, 408, 418 et 419).
- observation de l'activité à la surface du nid.
- observation de la présence éventuelle de reines et prélèvement d'un certain nombre d'entre elles.

Les reines prélevées ont ensuite été disséquées en plusieurs étapes:

- prélèvement de la spermathèque afin de faire un squash et observation des spermatozoïdes au microscope
- observation du développement des ovaires
- observation de l'état des muscles alaires.

De telles observations ont permis de caractériser l'activité physiologique de ces reines au printemps.

Tableau 1: Présentation des stations.

Station 1	860 m.	versant SE	3 nids petits	 	F. rufa
Station 2	1230 m.	versant SE	3 nids petits	 	F. lugubris
Station 3	1330 m.	versant NW	4 nids moyens		F. lugubris
Station 4	1360 m.	versant NW	2 nids gros		F. lugubris
Station 5	1400 m.	versant NW	2 nids gros		F. lugubris

Résultats et discussion

Le cas de la station 1 est à prendre à part. En effet, c'est la seule station située à moins de 1000 m. d'altitude. Le 16 avril, date du début de l'étude, le réveil printanier avait déjà eu lieu, et la température à l'intérieur du nid n'a pas augmenté durant les 6 semaines d'observations (Figure 1). Nous pouvons dès lors admettre que la thermorégulation active dans les nids a déjà débuté, pourtant les fluctuations restent assez importantes, et la température des nids est relativement basse (14-17°C à fin mai). La thermorégulation semble plus faible que pour les nids d'altitude. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la période de végétation est plus longue (165 à 180 jours, contre 120 à 135 jours pour les stations 3,4 et 5 (SCHREIBER, 1964)), ce qui permet aux ouvrières de ne pas consacrer toute leur énergie à la thermorégulation, celle-ci s'installant peu à peu du fait de l'apport de nourriture.

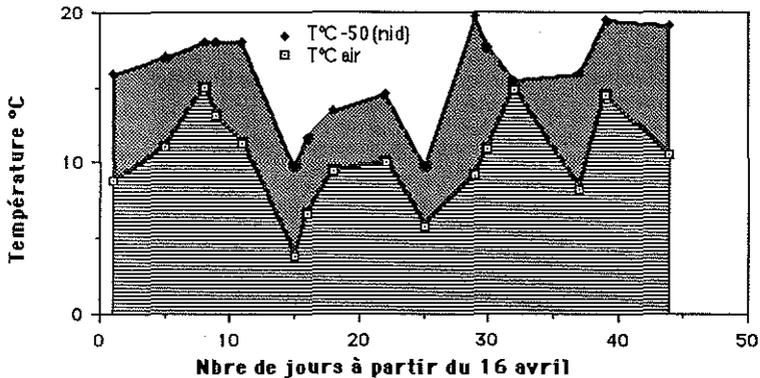


Fig. 1. Courbes des températures mesurées au nid 3 de la station 1. Par souci de clarté nous n'avons représenté ici que la température de l'air et la température à -50 cm à l'intérieur du nid.

Par contre, pour les quatre stations à plus de 1000 m. d'altitude, la thermorégulation active ne débute vraiment qu'à mi-mai. C'est à partir de ce moment-là qu'on constate une diminution des variations de température dans les nids, ainsi qu'une certaine indépendance face à la température de l'air (Figure 2).

Pour les trois stations du versant NW du Jura (stations 3,4 et 5), le réveil printanier a été suivi dès le tout début; en effet, à mi-avril la neige couvre encore les nids dans ces trois stations. A partir de mi-avril la neige commence à fondre et on observe l'apparition des premières

ouvrières; puis très rapidement on assiste à la montée en masse de celles-ci. Nous avons également pu observer quelques reines isolées en surface. Mais la température du nid suit encore assez étroitement celle de l'air.

Puis durant la première moitié du mois de mai on constate une chute de la température de l'air, ainsi qu'une forte augmentation de l'humidité due à des chutes de pluie. Ces facteurs entraînent une diminution de l'activité des ouvrières, et aucune reine n'est observée en surface durant cette période.

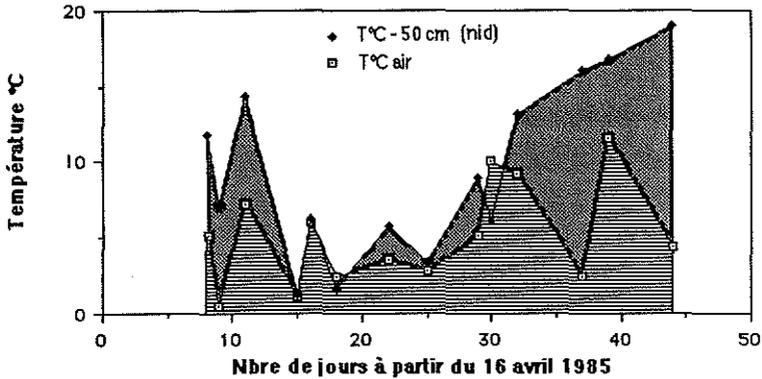


Fig. 2. Courbes des températures mesurées au nid 1 de la station 5.

Dès mi-mai il y a une importante augmentation de la température, ce qui provoque une fonte de la neige autour des nids ainsi que l'apparition de la végétation. Simultanément les premiers pucerons apparaissent, ce qui va permettre aux ouvrières d'effectuer leurs premières récoltes de miellat. Nous observons alors une augmentation de l'activité des ouvrières et une apparition massive de reines en surface (jusqu'à 300 reines sur le nid 3.1) (Figure 3).

Les reines ne sortent à la surface du nid que durant une dizaine de jours. Cette apparition ne semble pas être conditionnée uniquement par la température du nid, mais par un ensemble de facteurs (conditions météo générales, température, activité sur le nid). Toutefois nous avons remarqué que les reines ne sortent que si la température de l'air est supérieure à 6-7°C et si le sommet du nid est au moins partiellement ensoleillé. Il a par contre été impossible de définir une température à l'intérieur du nid favorisant cette sortie, laquelle varie pour chaque nid.

De plus, cette apparition des reines n'a pas lieu sur tous les nids; il est possible que dans certains cas elles restent dans le nid mais à proximité de la surface.

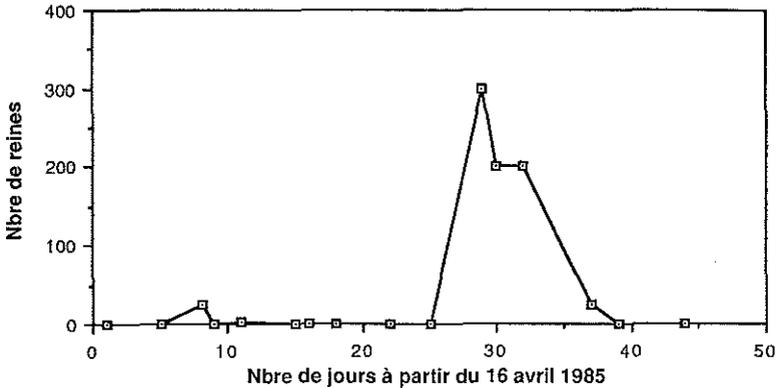


Fig. 3. Apparition des reines à la surface du nid 1 de la station 3.

Durant la seconde moitié du mois de mai, la température du nid augmente et ne dépend plus de celle de l'air. Nous assistons à un début de thermorégulation active, découlant directement de l'apport d'énergie constitué par le mielat (les fourrageuses retournent à la fourmilière avec l'abdomen distendu). En effet, nous observons (Figure 4) un pic pour la température du nid correspondant à une chute de la température de l'air; ceci représente un argument en faveur d'une thermorégulation active (ROSENGREN *et al.*, 1987) qui n'est pas uniquement due à un phénomène d'accumulation de l'énergie solaire, ou de thermorégulation par le matériel du nid par l'intermédiaire de microorganismes, comme l'ont proposé certains auteurs (COENEN-STRASS *et al.*, 1980). Car il serait assez surprenant que les microorganismes soient activés par des températures de l'air en baisse.

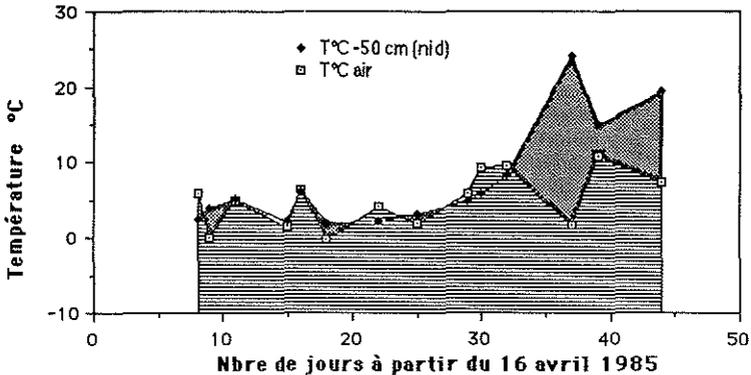


Fig. 4. Courbes des températures mesurées au nid 2 de la station 5.

Nous pouvons relever que les nids bien ensoleillés, tout comme ceux situés à plus basse altitude, ont une thermorégulation plus faible, la chaleur provenant de l'environnement permettant probablement aux ouvrières de consacrer leur énergie à d'autres tâches qu'à la thermorégulation. En effet, les nids ombragés ou situés en altitude ont une température interne plus élevée en fin de réveil. Tous ces nids sont également plus escarpés, ce qui limite les pertes de chaleur.

En ce qui concerne l'état physiologique des reines, 94 reines provenant de 5 nids (versant NW, altitude supérieure à 1300 m.) ont été prélevées et disséquées. 16% sont non fécondées, cette proportion variant de 3 à 30 % selon les nids (Tableau 2). On observe le développement d'oocytes chez 99 % des reines (Tableau 3), donc toutes devraient être potentiellement capables de pondre, les non fécondées pouvant produire des mâles; ce qui justifierait la présence des deux types de reines en surface pour intensifier leur métabolisme.

Tableau 2. Proportion de reines fécondées et non fécondées dans les échantillons recueillis à la surface des nids.

NID	Nbre d'INDIVIDUS	FECONDATION	
		+	-
Chalet à Roch 1	9	78 %	22 %
Chalet à Roch 2	11	73 %	27 %
Chalet à Roch 3	19	84 %	16 %
Nid 3.1	35	97 %	3 %
Nid 5.2	20	70 %	30 %
Total	94	84 %	16 %

Enfin, chez la majorité des reines disséquées les muscles alaires ont une structure fibreuse encore aisément reconnaissable (Tableau 4). Ceci serait en faveur de l'hypothèse suivante: les reines rencontrées à la surface des fourmilières lors du réveil printanier seraient en grande majorité des reines âgées de moins d'une année. Dans les sociétés polygynes (comme celles de *F. lugubris* étudiées), nous avons constaté que les jeunes reines pouvaient s'accoupler sur le nid (dans le cas de nids mixtes, c'est-à-dire produisant des sexués mâles et femelles), mais aussi que certaines reines étaient empêchées de quitter le nid lors de la période de vol nuptial et n'avaient, par conséquent pas la possibilité d'être fécondées par des mâles. Ceci expliquerait les proportions différentes de reines fécondées et non fécondées trouvées sur chaque nid (voir Tableau 2). Malheureusement nous ne savons pas si les nids étudiés sont des nids ne produisant que des femelles et par conséquent possédant un pourcentage élevé de reines non-fécondées (par exemple nid 5.2) ou des nids mixtes ou encore des nids ne produisant pas de sexués. D'autre part l'état des muscles alaires (voir Tableau 4) pourrait renforcer cette hypothèse. En effet d'une manière générale seules 6 % des reines présentaient une dégénérescence quasi totale des muscles alaires. Tant le système de fondation (parasitisme temporaire) que le remplacement des sexués dans les sociétés polygynes ne sont pas des grands consommateurs d'énergie (énergie stockée en partie dans les muscles alaires). Les individus jeunes possèderaient ainsi des muscles alaires presque intacts. Toutefois, seule une comparaison avec des sexués âgés nous permettra de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

Tableau 3. Etat de développement ovarien des reines recueillies à la surface des nids.

NID	Nbre d'IND.	OVAIRES				
		Aucun développ.	Ovaires dégénérés	Format. ovocytes	Ovocytes développ.	Oeufs
Chalet à Roch 1	9	0 %	0 %	89 %	11 %	0 %
Chalet à Roch 2	11	9 %	0 %	91 %	0 %	0 %
Chalet à Roch 3	19	0 %	0 %	0 %	47 %	0 %
Nid 3.1	35	0 %	23 %	57 %	14 %	23 %
Nid 5.2	20	0 %	0 %	90 %	10 %	0 %
Total	94	1 %	9 %	60 %	18 %	13 %

Tableau 4. Etat des muscles alaires des reines recueillies à la surface des nids

NID	Nbre d'IND.	MUSCLES		
		Dégénér. totale	Début dégénér.	Pas de dégénér.
Chalet à Roch 1	9	0 %	33 %	67 %
Chalet à Roch 2	11	9 %	27 %	64 %
Chalet à Roch 3	19	0 %	21 %	79 %
Nid 3.1	35	11 %	46 %	33 %
Nid 5.2	20	5 %	50 %	45 %
Total	94	6 %	38 %	56 %

Conclusion et scénario du réveil printanier

En fonction des conditions météorologiques du début de l'année 1985, le réveil printanier s'est étalé sur une longue période, à savoir 6 semaines.

Pour les stations d'altitude, nous avons pu remarquer les phases suivantes:

- à mi-avril la neige recouvrant les nids commence à disparaître. Les premières ouvrières sortent immédiatement, d'abord en petites grappes puis rapidement en très grand nombre. Simultanément on observe l'apparition de quelques reines isolées.

- durant la première moitié du mois de mai, l'air est très humide et avec une température assez basse. L'activité des ouvrières diminue notablement et il n'y a plus aucune apparition de reine.

- dès mi-mai on assiste à une augmentation de la température de l'air ainsi qu'à l'apparition des pucerons conjointement à l'éclosion de la nouvelle végétation. Ceci permet l'établissement de la thermorégulation active.

Dès lors, la température du nid commence à augmenter et elle est beaucoup moins influencée par les conditions externes.

On observe alors une reprise de l'activité intense des ouvrières ainsi que l'apparition massive des reines à la surface des nids. Cette apparition des reines ne dure que peu de temps et elle n'est apparemment pas uniquement conditionnée par la température interne du nid.

En ce qui concerne les reines venant à la surface, nous avons mis en évidence deux points principaux. Tout d'abord l'échantillon des reines prélevées en surface comporte les mêmes proportions de reines fécondées et non fécondées que celles trouvées pour l'ensemble des reines d'un nid (EHRHARDT, 1970; CHERIX, 1981). Il n'y aurait donc pas de modifications fondamentales de comportement entre reines fécondées et non fécondées, puisque les mêmes proportions se retrouvent parmi les individus récoltés en surface. Deuxièmement, tous ces individus paraissent susceptibles de pondre vu l'état de développement de leurs ovaires.

Remerciements

Nous tenons à remercier l'Institut de Zoologie et Ecologie Animale de l'Université de Lausanne pour les facilités accordées lors de la réalisation de ce travail, ainsi que l'Institut de Botanique Systématique et Géobotanique de l'Université de Lausanne pour nous avoir aimablement prêté les sondes et téléthermomètres.

Références

- CHERIX, D. et BURGAT, M. 1979. A propos de la distribution verticale des fourmis du groupe rufa dans les parties centrale et occidentale du Jura suisse. Bulletin SROP 11-3: 37-48.
- CHERIX, D. 1981. Contribution à la biologie et à l'écologie de Formica lugubris Zett. Le problème des super-colonies. Thèse Lausanne, 212 pp.
- COENEN-STASS, D., SCHAARSCHMIDT, B. and LAMPRECHT, I. 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant Formica polyctena (Hymenoptera, Formicidae). Ecology 61(2): 238-244.
- EHRHARDT, H.-J. 1970. Die Bedeutung von Königinnen mit steter arrhenotoker Parthenogenese für die Männchenerzeugung in den Staaten von Formica polyctena Förster. Dissertation, Würzburg, Nat. Fak. 106 S.
- FOREL, A. 1920. Les fourmis de la Suisse. 11e éd. La Chau-de-Fond. 333 pp.
- GÖSSWALD, K. 1951. Die rote Waldameise im Dienste der Waldhygine. Metta Kissau Verlag. 160 S.
- HORSTMANN, K. and SCHMID, H. 1986. Temperature regulation in nests of the wood ant Formica polyctena (Hymenoptera, Formicidae). Entomol. Gener. 11: 229-236.
- KNEITZ, G. 1964. Untersuchungen zum Aufbau und zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei Formica polyctena Förster. Dissertation, Würzburg, Nat. Fak. 156 pp.
- KNEITZ, G. 1969. Temperaturprofile in Waldameisennestern. Proc. VI th. Congress I.USSI, Bern: 95-100.
- OTTO, D. 1958. Über die Arbeitsteilung im Staate von Formica rufa rufopratensis minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. 30. Akademieverlag Berlin. 166 pp.
- RAIGNIER, A. 1948. L'économie thermique d'une colonie polycallique de la Fourmi des bois. La Cellule 51: 279-367.
- ROSENGREN, R., FORTELIUS, W., LINDSTRÖM, K. and LUTHER, A. 1987. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the Formica rufa group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. Ann. Zool. Fennici 24: 147-155.
- SCHMIDT, G. H. 1974. Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich. G.H. Schmidt (Ed.), Wiss. Verlag-gesellschaft mbH, Stuttgart. 974 S.
- SCHREIBER, K. F. 1964. Niveaux thermiques du Canton de Vaud. Orell Füssli, Zürich. 1 carte.