

**ÉVOLUTION DU CONTENU ÉNERGÉTIQUE
DES OUVRIÈRES ET DES SEXUÉS DE LA FOURMI
LEPTOTHORAX UNIFASCIATUS (LATREILLE)
(HYMENOPTERA ; FORMICIDAE) AU COURS
DE LEUR DÉVELOPPEMENT**

par

PATRICK MARTIN (*)

Université Libre de Bruxelles,
Laboratoire d'Écologie Animale,
50, Av. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles (Belgique)

RÉSUMÉ

Les poids secs, contenus énergétiques, pourcentages de lipides et teneurs en cendres ont été mesurés pour les différentes castes de *Leptothorax unifasciatus* jusqu'à l'imago âgé. L'évolution de ces paramètres montre plusieurs différences selon les castes. Les ouvrières accumulent des lipides pendant la vie nymphale, probablement destinés au nourrissage futur des jeunes larves. Le contenu énergétique des mâles diminue continuellement depuis le stade pré-nymphé et les adultes sont pratiquement vidés de leur contenu lipidique. Les reines accumulent une grande quantité de lipides en fin de vie larvaire mais également après l'émergence. Ces différences sont discutées dans le cadre des modalités reproductives de cette espèce (vol nuptial et fondation indépendante). Des éléments laissent supposer que le coût des sexués et l'effectif des ouvrières déterminent le moment où une société commence à produire les sexués au cours de son développement.

Mots-clés : Contenus énergétiques, développement, castes, *Leptothorax unifasciatus*

**Energetic changes during the development of workers and sexuals
of the ant *Leptothorax unifasciatus* (LATREILLE)
(Hymenoptera ; Formicidae)**

SUMMARY

Dry weights, energetic contents, fat and ash percentages were measured for the various castes of *Leptothorax unifasciatus* from egg to old imago. The changes of these parameters indicate many differences according to castes. Workers store fats during the pupal life, which are probably intended for the future feeding of young larvae. The energetic content of males

(*) Adresse actuelle : Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique, Section Biologie des Eaux Douces, rue Vautier, 29, B-1040 Bruxelles (Belgique).

decreases continuously from the prepupal stage and adults are virtually emptied of their fat content. Queens store a great amount of fat not only at the end of larval growth but after imaginal emergence as well. These differences are discussed in the context of the reproductive modalities of the species (nuptial flight and queen independent nest founding). Some facts indicate that the energetic cost of sexual making and the number of workers determine the time when a society begins to produce sexuals during its development.

Key-words : Energetic contents, development, castes, *Leptothorax unifasciatus*

INTRODUCTION

Depuis quelques années, on assiste à un regain d'intérêt pour la bioénergétique des insectes sociaux et plus particulièrement des Hyménoptères sociaux. Cette discipline apparaît en effet prometteuse par la manière dont elle peut aborder divers problèmes dont certains sont devenus autant de classiques dans l'étude des insectes sociaux. Ainsi, en analysant comment une société utilise l'énergie qu'elle prélève, la bioénergétique devrait permettre d'étudier sous un nouvel angle la dynamique de croissance et la maturation d'une société, phénomènes pour lesquels il n'existe actuellement que de simples modèles basés sur des données purement numériques (BRIAN, 1965, 1983). Cette perspective est importante parce qu'elle touche à deux questions considérées comme majeures de la biologie des insectes sociaux (PASSERA et KELLER, 1987, 1988), soit, d'une part, à la quantité relative des ressources disponibles que la société doit investir à un moment donné dans la production des sexués et d'autre part, à la quantité relative d'énergie investie dans les sexués mâles et femelles.

Enfin, la bioénergétique permet d'étudier d'autres problèmes comme le type de relation qui existe entre l'investissement en énergie dans les sexués et le mode de fondation d'une société (KELLER et PASSERA, 1988, 1989a; PASSERA et KELLER, 1988), l'existence ou non d'un vol nuptial (PASSERA *et al.*, 1989), ou encore la production d'une société de Fourmis, dans le cadre d'un bilan énergétique (MARTIN, 1990; 1991b). Le présent travail fait partie d'une étude plus générale qui consiste à établir le bilan énergétique de *Leptothorax unifasciatus* (LATREILLE) (MARTIN, 1990), pour lequel la connaissance des contenus énergétiques du couvain et des adultes est indispensable. Sans nous limiter à cet aspect purement quantitatif, nous verrons comment nos données énergétiques permettent d'aborder les différents types de problématiques cités ci-dessus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

24 nids ont été récoltés à Treignes (Namurois, Belgique) en 1986. Après récolte sur le terrain, la reine et les ouvrières sont tuées à l'acétate d'éthyle et les larves sont placées dans des flacons différents correspondant chacun à une classe de taille (intervalle de 0,05 mm). Les échantillons sont déshydratés jusqu'à obtention d'un poids constant (étuve à 70° C, environ 3 h) et conservés dans des flacons en verre scellés à la flamme après y avoir incorporé un morceau de silicagel.

Le contenu calorifique des échantillons est déterminé grâce à la micro-bombe calorimétrique balistique de PHILLIPSON (1964) (PETRUSEWICZ et MACFADYEN, 1970 ; PAINE, 1971 ; PRUS, 1975), après étalonnage avec de l'acide benzoïque de contenu calorifique connu (26,506 J/mg) (précision des mesures de 5 %). Les échantillons sont pressés en pilule de 1 à 20 mg avant la combustion.

En raison de la sensibilité de la méthode (1 mg de poids sec d'échantillon minimum), de la petitesse des sociétés (effectif de 62 à 679 ouvrières et de 30 à 591 larves pour les sociétés récoltées avec reine sur le terrain) et étant donné le faible poids des larves, il a été nécessaire d'opérer des regroupements afin de fournir suffisamment de matériel biologique pour pouvoir faire une mesure du contenu calorifique. Ces regroupements correspondent, pour les larves (1) (Tableau 1 ; L1, Figs 2, 3, 4), aux premier et deuxième stades larvaires (0,50 à 0,75 mm), et pour les larves (2) (Tableau 1 ; L2, Figs 2, 3, 4), au troisième stade larvaire (larves commençant à avoir leur meconium foncé, 0,95 à 1,20 mm). De même, bien que des mesures individuelles aient été faites pour le poids sec des reines fondatrices, il a fallu opérer un regroupement pour déterminer le contenu calorifique, ce qui n'a permis qu'une mesure globale. A cause de ces divers regroupements et de la quantité limitée du matériel biologique, il n'a pas été possible de faire plus d'une mesure pour chaque catégorie, ce qui nous prive d'informations sur la variabilité des résultats.

Les différentes castes des prénymphe sont bien circonscrites et sont distinguées d'après leur taille (1,70 à 2,40 mm pour les ouvrières, 2,45 à 3,00 mm pour les mâles et 3,05 à 3,45 mm pour les reines). Les castes des larves en fin de croissance ne sont malheureusement pas aussi aisément distinguables. Dans le cas des ouvrières, un échantillon de larves de 2,00 à 2,50 mm n'est pas représentatif car il contient non seulement des larves ouvrières en fin de croissance mais aussi des larves mâles et reines en pleine croissance. Le même type de remarque peut être fait pour les larves mâles. Pareil échantillonnage pourrait créer un biais dans la mesure où la composition des larves en fin de croissance peut être différente des larves en phase de croissance. Pour cette raison, seules les prénymphe ont été prises en compte, en supposant leur composition semblable aux larves en fin de croissance (teneur en lipides et contenu énergétique). A l'appui de cette hypothèse, les résultats obtenus par PASSERA et KELLER (1987, 1988) pour *Iridomyrmex humilis* (MAYR) montrent que la composition des larves en fin de croissance est peu différente de celle des prénymphe (teneur en lipides et contenu énergétique par individu légèrement supérieurs à ceux des prénymphe).

Les nymphes d'ouvrières sont séparées d'après leur âge qui se reflète par leur couleur (jeunes nymphes « blanches » à yeux blanc à noir, nymphes âgées « colorées » avec l'apparition de la bande noire abdominale transversale caractéristique de l'espèce indiquant une mue proche). Par manque d'effectif, cette distinction n'a pas été faite pour les autres castes. Les reines sont classées en fonction de leur âge : jeunes reines supposées proche de la mue imaginale (observées le 26/8/86 pour la première fois dans les prélèvements sur le terrain), proche de l'essaimage (observées trois semaines plus tard dans les prélèvements sur le même site naturel), reines âgées (fondatrices de 16 sociétés prélevées avec reine).

En raison de la grande richesse en lipides des femelles ailées, et parfois des pré-nymphes et nymphes, le pressage de la pilule peut s'accompagner de la perte d'un liquide gras. Celui-ci est recueilli sur un morceau de papier filtre préalablement pesé et de contenu calorifique connu. Après correction adéquate, la combustion en bombe calorimétrique indique que ce liquide correspond effectivement à des lipides en raison de son contenu calorifique particulièrement élevé (40,66 J/mg pour le liquide recueilli des femelles ailées et 39,77 J/mg en moyenne pour les lipides — PETRUSEWICZ et MACFADYEN, 1970 —). Le contenu calorifique des échantillons est corrigé en fonction de la quantité de liquide gras perdu.

Les pilules d'échantillons d'imagos sont particulièrement fragiles en raison de la cuticule très lisse des adultes et à cause de la libération de corps gras lors du pressage. Afin d'y remédier, elles ont été enrobées avec du paraloïd B72 (copolymère de polyméthyl-métacrylate — Plexiglass — et d'éthyl-métacrylate — proportions respectives de 3:7 — dilués à 10 % dans du xylène) qui forme un vernis très solide, facilement inflammable et ne produisant quasi pas de cendres après combustion. Une mesure du contenu calorifique du paraloïd permet de corriger la valeur globale obtenue pour l'échantillon enrobé.

En raison du faible poids larvaire, les échantillons (consistant chacun en une classe de taille) sont pesés globalement avec une micro-balance Sartorius ($\pm 1 \mu\text{g}$); les poids individuels correspondent donc à une valeur moyenne (effectif des classes de taille toujours supérieurs à 50 individus jusqu'à la limite de classe de 1,75 mm et inférieurs à 25 individus à partir de la limite de classe de 1,85 mm. Dans ce dernier cas, l'effectif moyen est de 8 larves, min. 1, max. 25 larves).

Le pourcentage de lipides par rapport au poids sec est estimé à partir du contenu énergétique exprimé par mg *ash free*, en supposant qu'un milligramme de lipides est équivalent à 39,35 J et que le résidu sec (*lean dry weight*), composé d'hydrates de carbone et de protéines, vaut, en moyenne, 18,84 J/mg (PEAKIN, 1972, MOROWITZ, 1968). En cela, nous faisons la démarche inverse de PEAKIN (1972) et de PASSERA et KELLER (1987, 1988, entre autres) qui estiment le contenu calorifique de leurs échantillons en mesurant leur teneur en lipides.

RESULTATS

Poids sec

L'évolution du poids sec des larves relativement à leur longueur montre une régularité remarquable jusqu'à la taille 1,85 mm (Fig. 1). A un tel phénomène correspond une relation simple liant le poids (P) à la longueur (L) telle $P = a.L^x$ où x est le facteur indiquant comment L est liée à P, et a est le coefficient de proportionnalité, soit :

$$P = 43,85.L^{3,061} \quad (r = 0,994)$$

Avec x valant 3,061, cette relation indique une croissance larvaire isométrique. Au delà de 1,85 mm, l'évolution devient plus irrégulière et, étant donné ce phénomène,

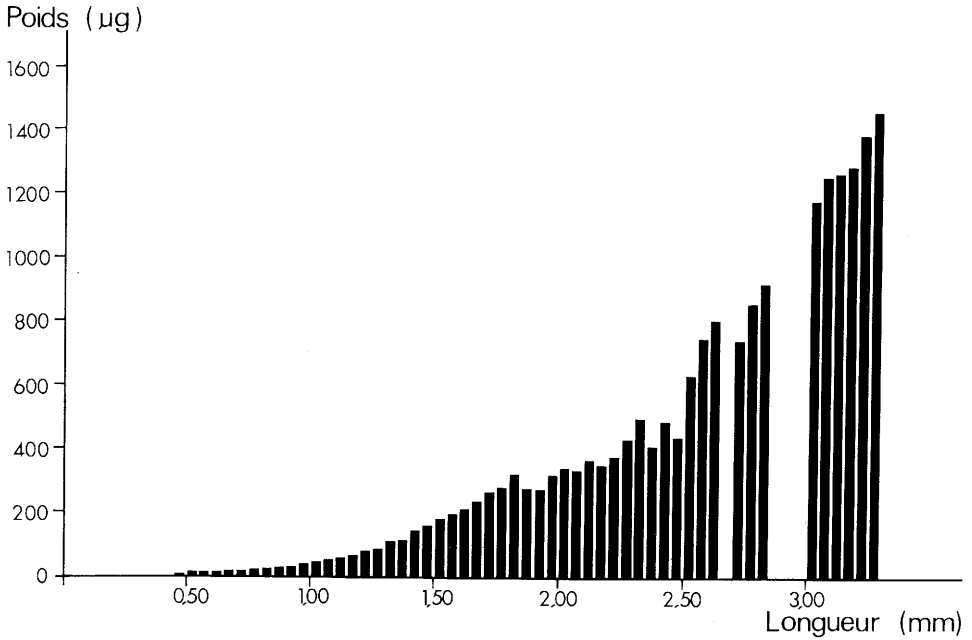


Fig. 1. — Relation liant le poids sec à la longueur des larves « actives » (consommatrices de nourriture ; 3844 larves, 53 mesures).

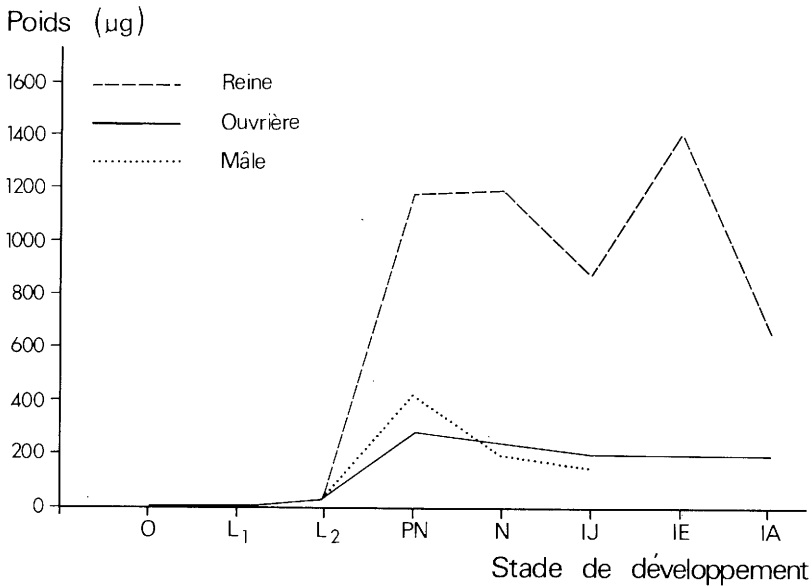


Fig. 2. — Evolution du poids sec des reines, mâles et ouvrières. Les abscisses se réfèrent au tableau 1 (O : oeufs ; L₁ : larves (1) ; L₂ : larves (2) ; PN : prénymphe ; N : nymphe ; IJ : imago juvénile ; IE : imago au moment de l'essaimage ; IA : imago âgé).

TABLEAU 1

Evolution du poids sec, du contenu énergétique, du pourcentage de lipides (par rapport au poids sec) et des cendres des ouvrières, mâles et reines de *Leptothorax unifasciatus*.

	Œufs	Larves		Pré-nymphes	Nymphes		Imagos			
		(1)	(2)		Jeunes	âgées	jeunes	essaim.	âgés	
Ouvrières	µg	4,9	6,3	28,6	293,9	260,6	239,7	209,4		214,0
	J/ind.	0,13	0,2	0,8	8,2	7,7	7,6	6,1		5,7
	J/mg ps	25,9	24,6	28,4	26,3	29,4	31,7	29,2		26,5
	J/mg ps (ash free)	27,1	25,4	29,2	26,8	30,0	32,3	29,8		27,0
	% lipides	40	32	50	39	54	66	53		40
	% cendres	4,3	3,3	2,5	2,1	1,9	2,0	1,9		2,0
	N	2149	936	968	70	50	42	45		1131
Males	µg				432,8		207,0	159,2		
	J/ind.				11,2		4,6	3,4		
	J/mg ps				25,5		22,4	21,5		
	J/mg ps (ash free)				26,0		23,0	22,1		
	% lipides				35		20	16		
	% cendres				2,0		2,8	2,5		
	N				16		37	26		
Reines	µm				1184		1207	883,1	1414,2	657,2
	J/ind.				36,4		34,9	25,1	40,2	17,6
	J/mg ps				30,7		28,9	28,5	31,0	26,8
	J/mg ps (ash free)				31,2		29,3	28,9	32,1	27,5
	% lipides				60		51	49	65	42
	% cendres				1,9		1,7	1,8	1,8	1,2
	N				24		11	9	14	16

(1) : petites larves (1^{er} et 2^e stades larvaires) ; (2) : larves de taille moyenne (3^e stade avec le meconium qui commence à ce colorer) ; « essaim. » : reines adultes au moment de l'essaimage ; N : nombre total d'individus dans l'échantillon.

la même relation établie pour l'ensemble des larves s'en ressent, de sorte que l'isométrie est moins bien vérifiée :

$$P = 43,02.L^{2,839} \quad (r = 0,994)$$

D'une manière générale, le poids sec des ouvrières, reines et mâles décroît depuis le stade prénymphal jusqu'à l'émergence, avec, dans le cas des mâles, une chute importante entre les stades prénymphal et nymphe (Tableau 1, Fig. 2). Après l'émergence, le poids des ouvrières varie peu puisque les ouvrières âgées sont à peine plus lourdes que les plus jeunes (Tableau 1). Par contre, le poids des jeunes reines augmente fortement après l'émergence pour devenir jusqu'à 1,6 fois plus élevé que sa valeur initiale.

Pourcentage de lipides par rapport au poids sec

Si le début de la croissance larvaire (L1) se traduit par une légère diminution du pourcentage de lipides par rapport au stade oeuf, les lipides redeviennent plus abondants au cours de la vie larvaire « active » (larves consommatrices de nourriture ; voir L2 — Fig. 3, Tableau 1 —). Lorsque les larves ont atteint une taille moyenne (L2 — Fig. 3), leur teneur en lipides a tendance à diminuer tant pour les larves ouvrières que pour les larves mâles. Ce n'est cependant pas le cas chez les

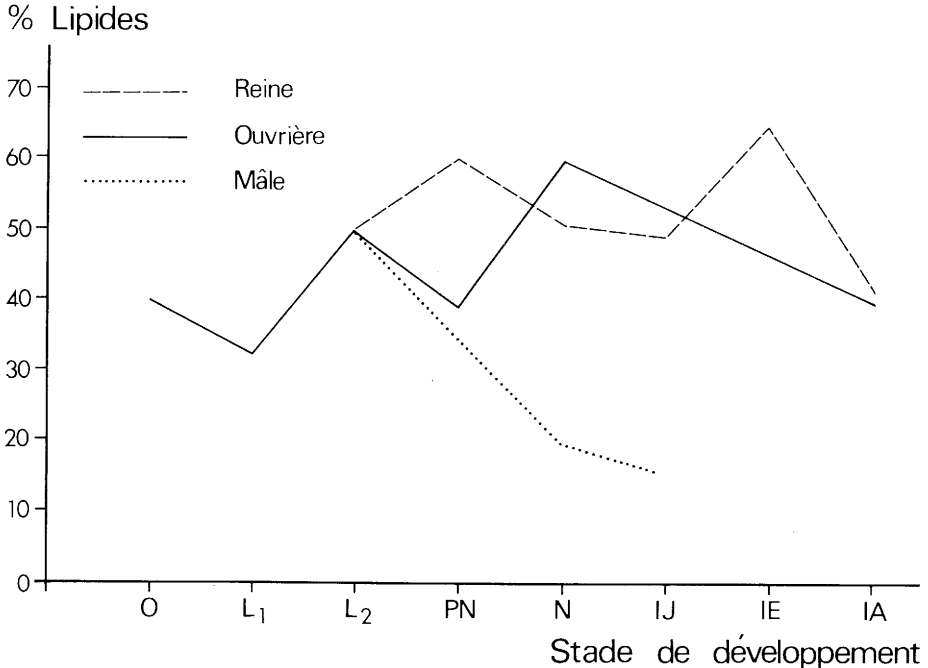


Fig. 3. — Evolution du pourcentage de lipides par rapport au poids sec des reines, mâles et ouvrières. Légendes : voir Fig. 2.

larves reines qui continuent à augmenter leur contenu lipidique. Il en résulte que le stade prénymphe des reines est le plus riche en lipides, excepté le stade des reines adultes proches de l'essaimage qui accumulent une quantité spectaculaire de lipides après l'émergence. Chez les mâles, le pourcentage de lipides diminue brutalement dès le stade prénymphe et ce phénomène se poursuit jusqu'à l'émergence. Par contre chez les ouvrières, le stade nymphal se caractérise par un accroissement du pourcentage de lipides.

Contenu énergétique par individu

Son évolution est très semblable à celle du poids sec (Fig. 4). Le point important consiste en la perte constante de contenu énergétique depuis le stade prénymphe jusqu'au stade adulte âgé ; cependant, les jeunes reines augmentent considérablement leur contenu énergétique après l'émergence jusqu'à l'essaimage, acquérant en moyenne 531 μg de poids sec. Si on suppose que cette prise de poids est essentiellement due à une accumulation de lipides, on peut calculer (compte tenu du contenu calorifique lipidique moyen de 39,35 J/mg) qu'elle correspond à 20,9 J. La relativement bonne concordance avec les 15,1 J réellement observés suggère qu'il en est bien ainsi.

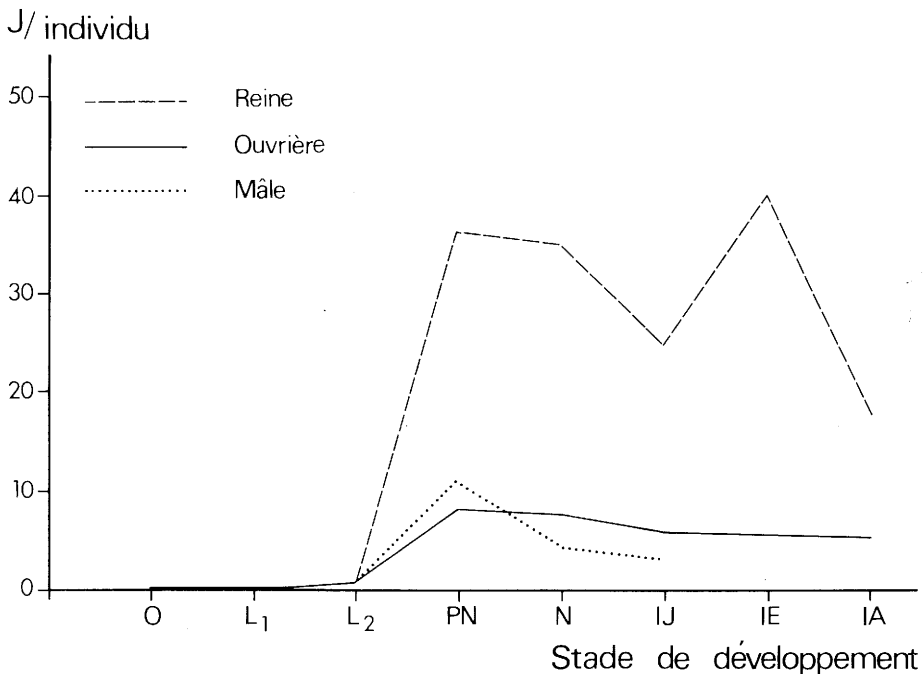


Fig. 4. — Evolution du contenu énergétique des reines, mâles et ouvrières. Légendes : voir Fig. 2.

Teneur en cendres

En vue de comparaisons interspécifiques, il est courant d'exprimer les contenus calorifiques « sans cendres » (*ash free*) (PAINE, 1971). La teneur en cendres est faible pour l'ensemble des catégories étudiées, inférieure à 4 %, en général (Tableau 1).

DISCUSSION

Poids sec larvaire

La croissance larvaire répond relativement bien à une relation isométrique jusqu'à une taille de 1,85 mm au-delà de laquelle elle devient plus irrégulière. Trois éléments peuvent expliquer cette irrégularité.

Premièrement, la petitesse des échantillons au-delà de 1,85 mm peut créer une plus grande variabilité. En effet, comme précisé dans « Matériel et méthodes », l'effectif des classes de taille est toujours supérieur à 50 individus jusqu'à la limite de classe de 1,75 mm, pour être ensuite inférieur à 25 à partir de la limite de classe 1,85 mm.

Deuxièmement, il est intéressant de remarquer que cette irrégularité coïncide précisément avec l'apparition dans ces classes de taille des premières larves entamant la prénymphe. Il est raisonnable de supposer que l'arrêt de la prise de nourriture ainsi que les modifications physiologiques précédant la prénymphe provoquent un amaigrissement des larves, ce qui doit se répercuter dans la relation poids — longueur. Etant donné qu'à partir de ces tailles larvaires il y a constamment un chevauchement entre les larves qui continuent une croissance normale (larves à devenir mâle et femelle royale) et celles qui commencent à se préparer à la prénymphe, la régularité observée en deçà de la limite de classe 1,85 mm dans la relation poids — longueur n'est plus observable au delà.

Enfin troisièmement, ainsi que le mentionne PLATEAUX (1970) pour *Leptothorax nylanderi* (FÖRSTER), une croissance isométrique n'est plus vérifiée chez les larves mâles en fin de croissance, qui deviennent plus longues et cylindriques que leurs équivalents ouvrière et reine. Cette hétérogénéité larvaire observable également chez *L. unifasciatus* contribue probablement à affaiblir la relation isométrique au delà des tailles 1,85 mm.

Evolution du contenu énergétique des ouvrières

Le point le plus significatif dans l'évolution du contenu énergétique des ouvrières consiste en l'accumulation de corps gras au cours de la vie nymphale de sorte que leur teneur en lipides atteint sa valeur maximale à ce moment. Il en résulte que les jeunes ouvrières sont plus riches en énergie que les ouvrières plus âgées. Pareilles observations ont été faites par MACKAY (1985) chez *Pogonomyrmex subnitidus* EMERY et *P. rugosus* EMERY, et par PASSERA et KELLER (1987, 1988) chez *Iridomyrmex humilis*.

Il est très probable que le surplus d'énergie dont disposent les jeunes ouvrières soit rendu à la société sous forme de nourriture spécifique aux jeunes larves. En effet, ainsi qu'en témoigne la couleur opalescente de leur méconium, les larves des premiers stades ne reçoivent pas de fragments de nourriture carnée comme les larves plus âgées. Elles sont nourries d'oeufs alimentaires pondus par les ouvrières et probablement du contenu des glandes pharyngiennes de ces dernières (MARTIN, 1990). L'observation n'a pas permis de préciser si la ponte d'oeufs alimentaires résultait essentiellement des jeunes ouvrières. On sait cependant que, chez *Myrmica LATREILLE* (BRIAN, 1983), le développement des glandes ovariennes à vitellus et des glandes pharyngiennes est précisément une caractéristique des jeunes ouvrières qui restent au nid et exercent des tâches de nourrices. De plus, il est bien connu que les jeunes ouvrières qui ne fourragent pas encore ont des ovaires actifs et sont, en général, bonnes pondeuses (ABBOTT, 1978 ; PASSERA et KELLER, 1987, 1988), bien que dès leur naissance, certaines ouvrières soient prédisposées à une plus grande fécondité que d'autres (PLATEAUX, 1970). Chez *Formica polyctena* FÖRSTER (HORSTMANN, 1982), les ouvrières qui restent au nid ont les ovaires et les corps gras beaucoup plus développés que les fourrageuses, et chez *Pogonomyrmex subnitidus* et *P. rugosus* (MACKAY, 1985), les jeunes ouvrières (*callows*) ont une teneur en lipides plus élevée que les ouvrières plus âgées.

Il semble donc que le surplus d'énergie stocké par les jeunes ouvrières au cours de leur développement larvaire leur permette, dès l'émergence, d'atteindre une efficacité de nourrice optimale par la production immédiate de nourriture spécifique aux jeunes larves. Cette caractéristique est encore accentuée par la remarquable coïncidence qui existe, chez *L. unifasciatus* (MARTIN, 1988, 1990), entre l'émergence des jeunes ouvrières et l'éclosion massive de jeunes larves, issues de la ponte royale printanière.

Il doit être clair, cependant, qu'il n'y a pas, à proprement parler, d'accumulation de corps gras au stade nymphal dans la mesure où les nymphes ne se nourrissent plus. Il est probable que celles-ci ont accumulé, à la fin de leur vie larvaire, des réserves énergétiques qui sont transformées pendant la nymphose sous forme de lipides pouvant servir ultérieurement de nourriture pour les jeunes larves. Ceci apparaît donc comme un véritable investissement dans une génération pour la génération suivante. D'un point de vue énergétique, cet investissement pourrait sembler, à première vue, comme un gaspillage en raison d'un niveau supplémentaire dans les transformations énergétiques (nourriture, larve, larve) et de pertes à chaque étape du processus. Pourtant, ce type de transfert existe également chez les Termites (JOSENS, comm. pers.) et il est probable que le coût élevé de la production de nourriture spécifique aux larves soit largement compensé par l'abaissement de la mortalité larvaire (en raison d'une nourriture parfaitement assimilable, sans risque de contaminations). Le gain énergétique obtenu par la diminution de la mortalité deviendrait alors plus grand que la perte dans le transfert d'énergie d'une génération à la suivante.

Evolution du contenu énergétique des mâles

Contrairement aux ouvrières et aux sexués femelles, les mâles sont caractérisés par une chute continue de leur contenu énergétique dès le stade prénymphé. Ce phénomène a également été observé chez diverses espèces, telles *Iridomyrmex humilis* (PASSERA et KELLER, 1987, 1988), *Pogonomyrmex* spp. (MACKAY, 1985), *Lasius niger* L. (BOOMSMA et ISAACS, 1985) et *Tetramorium caespitum* (L.) (PEAKIN, 1972).

La diminution considérable du contenu énergétique entre les stades prénymphé et nymphe peut être interprétée comme le résultat de l'investissement énergétique dans l'édification de l'appareil reproducteur et des structures permettant l'essaimage, tels les muscles alaires. Or, cette diminution s'accompagne de taux respiratoires très élevés chez les nymphes de mâles (MARTIN, 1990 ; 1991a), supérieurs aux taux observés chez les nymphes d'ouvrières, et qui témoignent d'un important métabolisme. La forte diminution du contenu énergétique des mâles semble logique dans la mesure où il ne serait pas avantageux pour la société d'investir de l'énergie dans les mâles qui sont destinés à une mort rapide après l'essaimage et la fécondation des jeunes reines.

Il apparaît, de plus, que les mâles proches de l'essaimage sont pratiquement « vidés » de leur contenu lipidique. Il est probable que les lipides soient convertis en « carburant » spécifique au vol nuptial car il est maintenant connu que les mâles des espèces pratiquant un essaimage reproductif accumulent de grandes quantités d'hydrates de carbone, principalement sous forme de glycogène (PASSERA *et al.*, 1989).

Evolution du contenu énergétique des reines

Par comparaison avec les ouvrières, les reines présentent trois différences majeures : premièrement, elles continuent à s'enrichir en lipides pendant la fin de la vie larvaire, de sorte que le contenu énergétique atteint au stade prénymphal un maximum qui n'est dépassé que par le stade jeune reine essaimante ; deuxièmement, les reines n'accumulent pas de corps gras au cours de la vie nymphale ; et troisièmement, les jeunes reines adultes emmagasinent une importante quantité de lipides depuis l'émergence jusqu'à l'essaimage.

En ce qui concerne l'absence d'accumulation de lipides au cours de la vie nymphale, PASSERA et KELLER (1988) ont observé ce phénomène chez *I. humilis* et ils estiment que l'édification du système reproducteur en est la cause.

Les deux autres différences peuvent s'expliquer en fonction des modalités de la reproduction et de la fondation d'une nouvelle société. En effet, KELLER et PASSERA (1989a, 1989b) ont montré que la teneur en lipides des reines dépendait étroitement du mode de fondation des sociétés. Dans le cas d'espèces à fondation dépendante, le pourcentage de lipides par rapport au poids sec augmente très peu entre l'émergence et le moment de l'essaimage (pourcentages moyens respectifs de 10 et 14 %), ce qui se traduit par une augmentation de 30 % du contenu énergétique initial (à l'émergence). Dans le cas d'espèces à fondation indépendante, la teneur en lipides augmente considérablement depuis l'émergence (16 et 57 %, respectivement), de

sorte que les reines au moment de l'essaimage ont augmenté leur contenu énergétique initial de 284 % ! Enfin, chez *Manica rubida* (LATREILLE), espèce à fondation indépendante non cloîtrée (la reine quitte le nid pendant la fondation pour fourrager), les teneurs en lipides sont intermédiaires et valent respectivement 10 % et 43 % (à l'émergence et à l'essaimage ; 46 % à l'essaimage chez *L. nylanderi*) pour les teneurs en lipides, et le contenu énergétique au moment de l'essaimage a augmenté de 129 % par rapport au contenu initial.

Comme *L. nylanderi*, *L. unifasciatus* est une espèce à fondation indépendante non cloîtrée. Cette absence de claustration est en fait fort relative car la reine fondatrice de *L. unifasciatus* ne sort que très rarement pour fourrager en cours de fondation (MARTIN, données non publiées). Il devrait en résulter que l'enrichissement en lipides des jeunes reines fondatrices est proche de ce qui est connu pour les espèces à fondation indépendante cloîtrée. Effectivement, les jeunes reines proches de l'essaimage ont une teneur élevée en lipides, soit 65 % (également 65 % chez *Lasius flavus* (FABRICIUS) : WRIGHT, 1989), mais l'accumulation d'énergie entre l'émergence et l'essaimage ne correspond qu'à 60 % du contenu énergétique initial !

Ce paradoxe s'explique par le type particulier de stratégie adopté par *L. unifasciatus*. En effet, contrairement aux cas connus actuellement des Dolichoderinae, Formicinae et Myrmicinae étudiées par KELLER et PASSERA (1989a, 1989b), les reines accumulent une grande quantité de lipides pendant la vie larvaire, de sorte que le taux de lipides est le plus élevé pendant le stade prénymphal (60 % contre 23 % chez *I. humilis* : PASSERA et KELLER, 1987, 1988) et que les adultes ont 49 % de lipides à l'émergence (contre 10 à 16 % dans les autres cas, 12 % chez *I. humilis* : PASSERA et KELLER, 1987) ! Il en résulte que l'accumulation d'énergie entre l'émergence et l'essaimage est beaucoup moins marquée et plus proche des espèces à fondation dépendante comme *I. humilis* (79 % : PASSERA et KELLER, 1987).

Compte tenu des coûts de production d'une ouvrière (12,7 J pour les larves qui n'hibernent qu'une fois : MARTIN, 1990, 1991b), la différence de 22,6 J entre une jeune reine proche de l'essaimage et une reine fondatrice mature peut rendre compte de l'énergie nécessaire à la fondation d'une nouvelle société. Pareille accumulation d'énergie depuis l'émergence jusqu'à l'essaimage est connue également chez les sexués de Termites (BARONI-URBANI *et al.*, 1978) dont les imagos ailés possèdent un contenu énergétique jusqu'à 65 % supérieur à celui des jeunes sexués fondateurs (JOSENS, 1982). Quant aux reines fondatrices matures, elles retrouvent un pourcentage de lipides et un contenu énergétique spécifique semblable à ceux des ouvrières plus âgées.

Coût relatif des sexués

Se basant sur la « kinship theory » (HAMILTON, 1964) et la « sex ratio theory » (FISHER, 1958), TRIVERS et HARE (1976) suggèrent que, chez les insectes eusociaux, la reine est en conflit avec ses filles ouvrières dans la quantité d'investissement en descendance reproductive (voir PASSERA et KELLER, 1987 ; PASSERA, 1984, et DAWKINS, 1976, pour un exposé de la théorie). En première approximation, ces auteurs ont supposé que le poids sec des sexués était une bonne estimation de cette quantité

d'investissement. PASSERA et KELLER (1987) ont très justement fait remarquer que cette hypothèse était trop simplificatrice et qu'une estimation correcte devait tenir compte non seulement du contenu énergétique des sexués au lieu de leur poids sec mais aussi de l'énergie dissipée dans leur respiration et de l'accumulation lipidique des jeunes reines avant l'essaimage.

Il semble cependant qu'on ait souvent perdu de vue que la kinship theory se base sur des *quantités d'investissement*, ce qui implique non seulement une dimension énergétique mais également une dimension temporelle dans leur évaluation !

En ce qui concerne la dimension énergétique, il est nécessaire d'établir le coût réel que doit supporter une société pour produire les sexués. Ceci suppose la quantification de, non seulement, l'énergie totale utilisée par un individu, mais aussi des éventuels recyclages internes dans la société (consommation des cadavres et d'oeufs alimentaires, par exemple).

Dans le cas de la dimension temporelle, il faut tenir compte du temps de développement éventuellement plus long des reines (ce qui est le cas des *Leptothorax* : PLATEAUX, 1970) et du temps de maturation des jeunes reines qui accumulent des lipides. Ces deux facteurs peuvent être gourmands en temps (quelques jours dans le premier cas mais trois semaines dans le second pour *L. unifasciatus* : MARTIN, données non publiées), et comme ils mobilisent la force ouvrière au profit d'un seul sexe, ils doivent être compatibilisés au même titre que le coût énergétique de production des sexués. Enfin, le sex ratio doit être idéalement établi pour la durée de vie totale d'une société et non pas à un moment donné de son développement. En effet, d'une part les sociétés en phase de croissance commencent à produire les mâles bien avant les reines (jusqu'à trois ans chez *L. nylanderi* : PLATEAUX, 1980, 1982), et d'autre part, la production relative des deux sexes peut fluctuer d'année en année (cas de *L. nylanderi* : PLATEAUX, 1982).

En ce qui concerne *L. unifasciatus*, ce travail ne fournit que les contenus énergétiques. Une comparaison de ceux-ci reste toutefois intéressante mais il faut garder en mémoire que, dans le cas des sexués et en raison de ce qui vient d'être discuté, ils ne consistent qu'en une approximation grossière de la quantité d'investissement réalisée par la société. Pour les raisons exposées dans « Matériel et méthodes », la comparaison est faite entre les prénymphe des différentes castes, moment où le contenu énergétique est supposé le plus proche du maximum.

Par rapport à une ouvrière, un mâle et une reine ont un contenu énergétique maximal respectivement 1,4 fois et 6,2 fois plus élevés, (compte tenu, chez la reine, de l'accumulation de lipides après l'émergence, ce qui porte son contenu énergétique total à 51,5 J). Chez *I. humilis*, ces rapports respectifs sont estimés à 3,1 pour les mâles et 7,5 pour les reines (PASSERA et KELLER, 1987). La faible différence entre le contenu énergétique des ouvrières et des mâles explique vraisemblablement pourquoi une société de *L. unifasciatus* est déjà capable de produire des mâles pendant sa phase de croissance, à partir d'un effectif d'environ cent ouvrières (MARTIN, 1990). Par contre, la production de reines n'apparaît pas avant que la société ait atteint un seuil minimal d'environ 500 ouvrières (MARTIN, 1990), soit 5 fois plus. Or, par rapport à un mâle, une reine a un contenu énergétique maximal 4,6 fois

plus élevé. Ces valeurs similaires sont étonnantes mais, dans l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible de préciser si cette coïncidence témoigne d'un phénomène significatif ou non.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement Claudine Devries-Duchène qui a préparé les figures et le Fonds National belge de la Recherche Scientifique qui m'a octroyé un mandat grâce auquel j'ai pu réaliser ce travail.

RÉFÉRENCES

- ABBOTT, A. (1978) — Nutrient dynamics of ants. In : *Production ecology of ants and termites*. IBP 13, BRIAN (Ed.), Cambridge University Press : 233-244.
- BARONI-URBANI, C., G. JOSENS et G. J. PEAKIN (1978) — Empirical data and demographic parameters. In : *Production ecology of ants and termites*. IBP 13, BRIAN (Ed.), Cambridge University Press : 5-44.
- BOOMSMA, J. J. et J. A. ISAACS (1985) — Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 19-27.
- BRIAN, M. V. (1965) — *Social Insect Populations*. Academic Press, Publ., London, 135 pp.
- BRIAN, M. V. (1983) — *Social Insects. Ecology and behavioural biology*. Chapman and Hall, London, vii + 377 pp.
- DAWKINS, R. (1976) — *The Selfish Gene*. Oxford Univ. Press, Oxford : 179-202.
- FISHER R. A. (1958) — *The genetical theory of natural selection*. 2nd revised edn, Dover, New York, 291 pp.
- HAMILTON W. D. (1964) — The genetical evolution of social behaviour, I, II. *J. Theor. Biol.*, **7**(1) : 1-52.
- HORSTMANN, K. (1982) — Die energiebilanz der waldameisen *Formica polyctena* (FORSTER) in einem eichenwald. *Ins. Soc.*, **29** (3) : 402-421.
- JOSENS, G. (1982) — Le bilan énergétique de *Trinervitermes geminatus* WASMANN (Termitidae, Nasutitermitinae). I. Mesure de biomasses, d'équivalents énergétiques, de longévité et de production en laboratoire. *Ins. Soc.*, **29** (2) : 297-307.
- KELLER, L. et L. PASSERA (1988) — Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (MAYR) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Int. J. Invert. Repr. Develop.*, **13** : 31-38.
- KELLER, L. et L. PASSERA (1989a) — Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera ; Formicidae). *Oecologia*, **80** : 236-240.
- KELLER, L. et L. PASSERA (1989b) — Physiologie des sexués femelles de Fourmis (Hymenoptera ; Formicidae) en relation avec le mode de fondation. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5** : 63-68.
- MACKAY, W. P. (1985) — A comparison of the energy budgets of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). *Oecologia*, **66** : 484-496.
- MARTIN, P. (1988) — Cycle annuel de *Leptothorax unifasciatus* (LATR.) élevé en laboratoire. Résultats préliminaires. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **4** : 169-175.

- MARTIN, P. (1990) — Bilan énergétique de *Leptothorax unifasciatus* (LATR.) (Hymenoptera, Formicidae). Ph. D. Thesis, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, 114 pp.
- MARTIN, P. (1991a) — Respiration of the ant *Leptothorax unifasciatus* (Hymenoptera, Formicidae) at individual and society levels. *J. Insect Physiol.*, **37**(4) : 311-318.
- MARTIN, P. (1991b) — Estimation de la production d'une société de *Leptothorax unifasciatus* (LATR.) (Hymenoptera ; Formicidae). *Mém. Soc. r. belge Entomol.*, sous presse.
- MOROWITZ, H. J. (1968) — *Energy Flow in Biology (Biological Organisation as a Problem in Thermal Physics)*. Acad. Press, Inc., New York, London : 102-122.
- PAINE, R. T. (1971) — The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2** : 145-164.
- PASSERA, L. (1984) — *L'organisation sociale des Fourmis*. Bios, Privat, 360 pp.
- PASSERA, L. et L. KELLER (1987) — Energy investment during the differentiation of sexuals and workers in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (MAYR). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **60**(3-4) : 249-260.
- PASSERA, L. et L. KELLER (1988) — L'évolution des réserves énergétiques chez les ouvrières et les sexués de la Fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (MAYR) : une stratégie en relation avec le mode de fondation des sociétés. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **4** : 119-125.
- PASSERA, L., L. KELLER et A. GRIMAL (1989) — Accumulation des carbohydrates chez les sexués de plusieurs espèces de Fourmis en relation avec l'existence ou l'absence d'un vol nuptial. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5** : 55-62.
- PEAKIN, G. J. (1972) — Aspects of productivity in *Tetramorium caespitum* L. *Ekol. pol.*, **20** : 55-63.
- PETRUSEWICZ, K. et A. MACFADYEN (1970) — *Productivity of Terrestrial Animals. Principles and Methods*. IBP Handbook, 13, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 190 + XII pp.
- PHILLIPSON, J. (1964) — A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, **15**(1) : 130-139.
- PLATEAUX, L. (1970) — Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (FÖRSTER). 1. — Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool. Bio. An.*, **XII**(4) : 373-478.
- PLATEAUX, L. (1980) — Dynamique des sociétés de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (FÖRSTER). *Congrès Soc. Ins., U.I.E.I.S., sect. fr., Sénanque*, **VII**(3) : 195-196.
- PLATEAUX, L. (1982) — *Exposé de titres et travaux scientifiques*. Univ. P. et M. CURIE, Paris, VIII + 44 pp.
- PRUS, T. (1975) — Measurement of Calorific Value Using *Phillipson* Microbomb Calorimeter. In : GRODZINSKI, W., Z. KLEKOWSKI et A. DUNCAN (Eds) — *Methods for Ecological Bioenergetics*. IBP Handbook, 24, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 149-160.
- TRIVERS, R. L. et H. HARE (1976) — Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, **191**(4224) : 249-263.
- WRIGHT, P. J. (1989) — Energy turnover in a population of the ant *Lasius flavus* F. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5** : 69-73.