

REPARTITION ET COMPETITION SUR LE TERRAIN DES DEUX FOURMIS  
LEPTOTHORAX NYLANDERI ET L. PARVULUS

par  
Luc PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,  
105 boulevard Raspail, F-75006

Résumé: Les deux espèces sont observées dans les bouts de bois morts de trois zones boisées à Jouy-en-Josas. *L. nylanderi* habite toutes les zones, bien ou mal exposées. *L. parvulus* manque dans le versant Ouest et existe sur le versant Sud et le sommet plan, où elle régresse d'année en année à cause de l'accroissement de l'ombrage par le développement des jeunes arbres. En effet, en forêt de Fontainebleau, *parvulus* n'est présente que dans les zones boisées à sol suffisamment éclairé. En été *nylanderi* essaima à une heure chaude (fin d'après midi), sous un éclairage plus faible que celui nécessaire à l'essaimage de *parvulus* à l'heure fraîche du matin. Les deux espèces sont inégalement favorisées, dans leur compétition, par les sols plus ou moins chauds et plus ou moins éclairés, tout en réalisant des équilibres démographiques différents.

Mots-clés: *Biotope, bois mort, compétition, éclairage, équilibre démographique, espèces voisines, essaimage, forêt, Leptothorax, Lever du soleil, mésoclimat, ombrage, température, Formicidae.*

Summary: Repartition of the two ants *Leptothorax nylanderi* and *L. parvulus* and competition in the field between them.

*Leptothorax nylanderi* and *L. parvulus* live together in biotops of underwood in the parisian district. The wood of the "Dead man" in Jouy-en-Josas has been observed from 1969 to 1983 and includes three zones all containing *nylanderi*: a west side, comparatively fresh and shady and devoid of *parvulus*, a warmer and lighter flat top and a south side containing some *parvulus*. The decrease of *parvulus* during the time of the observations is correlated with the increase of shade due to the development of young trees. Effectively, observations in the forest of Fontainebleau from 1980 to 1983 show a lack of *parvulus* in a thickly wooded and quite shady zone and in another one with distant tall trees and a lot of brackens, while this species can be found in well-lighted wood without brackens.

This repartition is linked with the circumstances of the aestival swarming: *nylanderi* swarms at the end of the afternoon (warm time) under a rather weak and decreasing lightning, *parvulus* swarms at the rising of the sun (cold time) under a quickly increasing lightning. In the competition, *nylanderi* is favoured by rather shady biotops and don't tolerate a strong heat; *parvulus* is favoured by biotops well-lighted in the morning and a higher temperature. The two species realize somewhat different demographic balances.

Key-words: *biotop, compétition, lightning, demographic balance, Formicidae, Leptothorax, swarming, temperature, shade.*

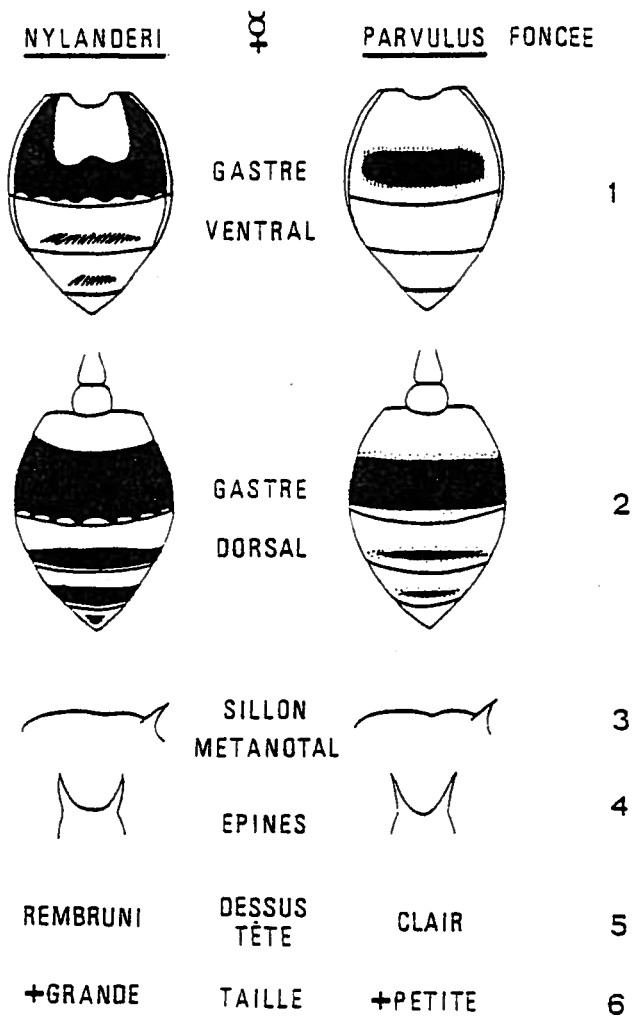


Figure 1: *Caractères distinctifs des Leptothorax nylanderi et parvulus, ouvrières.*

NOTA: Ce travail a été réalisé avec la participation des étudiants des années successives du Diplôme d'Etudes Approfondies de Biologie Evolutive (Université Paris VI), puis de Génétique, option Biologie Evolutive (Université Paris VII), et la contribution de mon collègue M.SOLIGNAC. Les étudiants prenaient part à l'exploration des morceaux de bois, les déterminations de fourmis étant assurées par moi-même dans la plupart des cas, mais aussi par M.SOLIGNAC.

## INTRODUCTION

Les deux espèces *Leptothorax nylanderi* et *L. parvulus* établissent leurs nids fréquemment dans les branchettes de bois mort gisant sur le sol des forêts. Les sociétés de ces fourmis déménagent facilement et leur mobilité incite à réaliser leurs recensements dans des conditions comparables d'une année à l'autre. Ces recensements sont tous faits dans le bois mort à terre, au mois de mai (plus exactement du 21 avril au 2 juin).

### I. COMPARAISON MORPHOLOGIQUE DES ESPECES

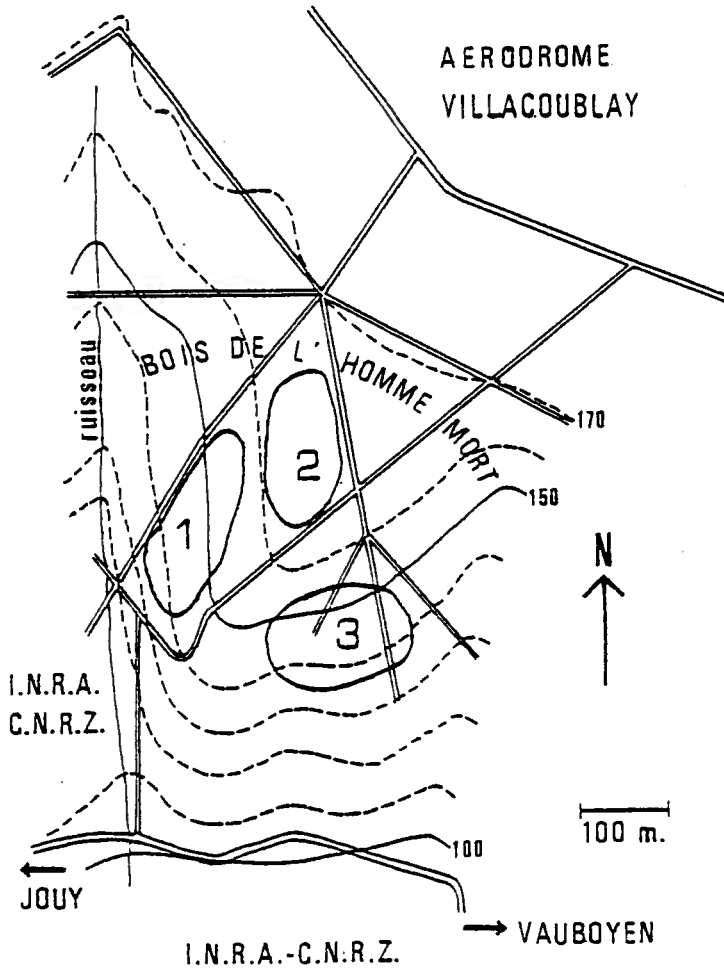
Les deux espèces ont des ouvrières du type fauve à bande abdominale sombre, comme de nombreux *Leptothorax*. *L. nylanderi* porte une bande sombre nette et large; *parvulus* s'en distingue par quelques caractères que la figure 1 présente par ordre de valeur discriminante. Le meilleur caractère est ventral et peu visible sur le terrain, mais on peut alors se fier au second caractère en tenant compte aussi des deux derniers. La température de nymphose subie en juin par les *parvulus* réalise des reines et ouvrières foncées (température basse) ou claires (température modérément élevée). Les reines et ouvrières claires ont la face ventrale entièrement jaune. La coloration de *L. nylanderi* est aussi affectée par la température de nymphose, mais beaucoup plus faiblement.

### II. RECOLTES EN BIOTOPES PLUS OU MOINS CHAUDS

1°) Lieux de récoltes: La figure 2 montre un plan de la région explorée, à Jouy-en-Josas (Yvelines), subdivisée en trois zones: la zone 1, exposée à l'Ouest, est assez ombragée, avec beaucoup de châtaigniers. Au bas du versant, un ruisseau entretient une humidité élevée. La zone 2 forme un plan au sommet des pentes; elle est plantée surtout de chênes. Plus claire et mieux exposée que la zone 1, elle est un peu plus chaude (une mesure de températures donne un écart d'environ 1°C le 3 septembre 1983). La zone 3 est un versant Sud, avec châtaigniers et chênes. Un peu plus ombragée que la zone 2, elle est sans doute aussi chaude, du fait de son exposition.

2°) Résultats globaux: Le tableau 1 rassemble les sommes des quinze recensements annuels effectués dans chacune des zones de 1969 à 1983. Il n'y a pratiquement pas de *parvulus* en zone 1, les deux seules sociétés observées provenant d'un point atypique, peu ombragé et situé haut sur le versant, d'aspect assez semblable à celui de la zone 2.

Les zones 2 et 3 contiennent des *parvulus* en nombre appréciable: la différence est hautement significative avec la zone 1. Cela concorde bien avec les différences écologiques entre les deux espèces.



*Figure 2: Carte des trois zones, d'expositions différentes, étudiées dans la région de Jouy-en-Josas.*

	<u>nylanderi</u>	<u>parvulus</u>
Zone 1	278	2*
Zone 2	404	21
Zone 3	235	10

Tableau 1: Sommes des récoltes réalisées au bois de l'Homme mort de 1969 à 1983. (nombres de nids).

\* En espace clair au 1/4 supérieur de la zone 1 (facies cf. zone 2).

Différences: zone 2-zone 1 = Hautement significative  
zone 3-zone 1 = Hautement significative

Toutes deux supportent bien les froids hivernaux : on a récolté *nylanderi* dans les morceaux de bois gelés et la présence de *parvulus* ne semble pas avoir diminué à la suite de l'hiver très froid de 1962-1963. Les différences entre les espèces se manifestent plutôt en été.

Plus nordique, *nylanderi* est plus adaptée aux biotopes frais et humides, avec un préférendum hygrométrique voisin de 85% H.R. (PLATEAUX, 1959). Elle est limitée au Sud par les chaleurs estivales excessives (PLATEAUX, 1978). Plus méridionale, *parvulus* est mieux adaptée aux biotopes relativement chauds et un peu moins humides (mais non secs). Aux températures moyennes de 20 à 24°C, *parvulus* se développe un peu plus lentement que *nylanderi*. Les deux espèces essaient en août et début septembre, par des températures égales ou supérieures à 20°C, à des horaires très différents (PLATEAUX, 1978): le matin, à l'heure fraîche, pour *parvulus*; en fin d'après-midi pour *nylanderi* (CHAUVIN, 1947), donc à une heure chaude. Ainsi, l'essaimage de *parvulus* devient impossible lorsque la température matinale devient inférieure à 20°C, en septembre ou même en août certaines années, surtout si le biotope frais retarde le développement des sexués. La limite Nord de *parvulus* n'est pas très loin au Nord de Paris; elle monte plus au Nord dans les régions continentales à été chaud, comme la Rhénanie (BUSCHINGER, 1975). L'essaimage de *nylanderi* peut se prolonger jusqu'en septembre et la limite Nord de l'espèce passe en Angleterre (DONISTHORPE, 1927).

Toutefois, cela n'explique pas tout, car l'analyse des recensements annuels fait apparaître un autre phénomène.

3°) Variations annuelles: La figure 3 rassemble les pourcentages complémentaires de *nylanderi* et *parvulus* en zone 2 (années en abscisses, pourcentages en ordonnées). La faiblesse des effectifs recensés a conduit à faire les comparaisons statistiques sur des regroupements des données par tranches de trois années consécutives. La différence est hautement significative entre (\*) l'ensemble des deux premiers triennats et celui des trois derniers. Il y a donc une régression de *parvulus*. A quoi peut-elle correspondre? L'examen de la végétation de la zone 2 nous montre

\* Le premier triennat et les suivants, très hautement significative entre

une futaie de chênes peu denses, qui produit un ombrage relativement faible, mais sous cette futaie des arbrisseaux (âgés d'environ cinq à vingt ans) augmentent l'ombrage. Le sous-bois n'étant pas coupé depuis plusieurs années, l'éclairement du sol diminue par suite de la croissance des arbrisseaux. Les fougères, peu nombreuses jusqu'à présent, menacent d'envahir la surface. Le sol de la zone 2 est donc soumis à un assombrissement progressif qui suggère l'existence d'un rapport entre l'éclairement et la présence de *parvulus*.

Cela nous conduit à une étude comparée de zones d'éclaircissements différents, mais d'expositions assez semblables.

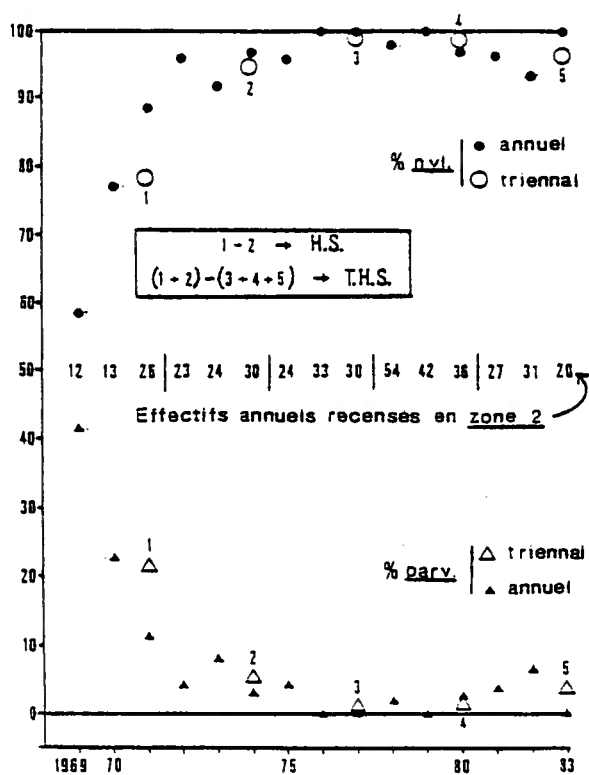


Figure 3: Effectifs et pourcentages annuels de *nylanderi* et *parvulus* relevés en zone 2 de Jouy-en-Josas

### III. RECOLTES EN BIOTOPES PLUS OU MOINS ECLAIRES.

1°) Lieux de récoltes: Divers biotopes de la forêt de Fontainebleau ont été choisis pour leur sols plus ou moins éclairés et leur exposition à plat ou en faible pente vers le Sud (zones 4 et 5). La carte de la figure 4 montre les cinq zones où des recensements ont été faits de 1980 à 1983; deux zones dépourvues

de *parvulus* (1 et 4), trois contenant *parvulus* (2,3 et 5). La zone 1 est ombragée et sombre, du fait de la disposition serrée d'arbres (chênes, charmes, bouleaux) en partie jeunes mais âgés de plus de vingt ans. La zone 2 est nettement plus claire, plantée de grands chênes espacés avec très peu de jeunes arbres et aucune fougère. Il en est de même de la zone 3, séparée de la zone 2 par une allée forestière. La zone 4 est plantée de grands chênes très espacés, mais son sol est fortement ombragé par des fougères très denses. La zone 5 est claire, avec grands chênes espacés et sol herbu.

2°) résultats: Le tableau 2 rassemble les données recueillies dans les cinq zones: nombre total de nids de *nylanderi* et de *parvulus* recensés en une, deux ou quatre années, éclaircissement du sol (à l'ombre) en début de septembre (fin de la période d'essaimage) à divers horaires, le zéro horaire étant le lever du soleil.

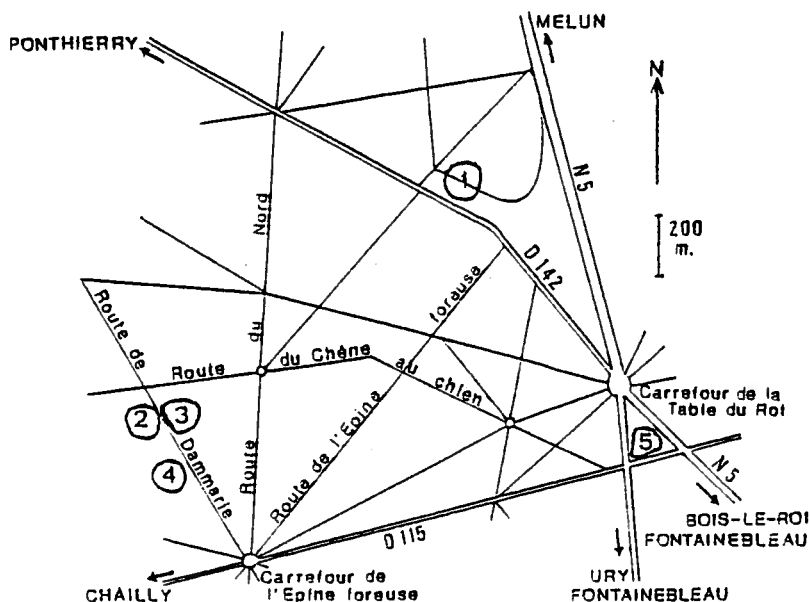


Figure 4: Carte des cinq zones, d'éclaircissements différents, étudiées en forêt de Fontainebleau.

Les zones dépourvues de *parvulus* reçoivent un faible éclaircissement, surtout dans les trois premières heures du jour, les zones à *parvulus* étant plus éclairées. La présence de *parvulus* est donc bien dépendante d'un éclaircissement élevé du sol. Comment cet éclaircissement intervient-il? Peut-être en partie en élevant la température, mais il n'y a guère de différence de température entre les zones 4 et 4 (en zone 3, 17°5 et 17°2 le 9.IX.33 à 11 heures, en zone 4, 17°7 à 11 h. 20). L'éclaircissement agit en fait de façon précise, par le truchement de l'essaimage.

	<i>nylanderi</i>	<i>parvulus</i>	lux 8.IX.80 (horaire)	lux 8.IX.83 (horaire)	lux 9.IX.83 (horaire)
Zone 1 (1980-83)	72	0	200-400 (+3H.30)	80-150 125-300 (-1H.45) (+3H.)	280-600 (+4H.30)
Zone 2 (1980-81)	91	12*	900-2250 (+2H.30)	-	500-1400 (+3H.30)
Zone 3 (1980-83)	182	64	1500 (+2H.30)	-	600-1000 (+3H.)
Zone 4 (1980)	21	0	-	-	200-400 (+4H.)
Zone 5	5	5	-	1000-1300 (+2H.30)	1400-3000 (+4H.20)

\* Ont 10 à moins de cinq mètres de l'allée séparant les zones 2 et 3.

Tableau 2: Récoltes et éclaircissements (forêt de Fontainebleau). Les variations entre les mesures d'éclaircissement faites dans une même zone dépendent des différences d'horaires de ces mesures, ainsi que du temps (clair mais à demi couvert). Les horaires de mesures sont comptés à partir du lever du soleil = zéro.

#### IV. ECLAIRCISSEMENT ET ESSAIMAGE.

Non seulement les horaires d'essaimage sont différents pour les deux espèces, mais ces différences d'horaire reposent sur des différences de réactions des espèces aux éclaircissements (PLATEAUX, 1978). L'essaimage de *nylanderi* est déclenché par la diminution vespérale de l'éclaircissement à partir d'un plafond minimum de 200 lux environ. Lorsque le sous-bois est sombre, les 200 lux peuvent n'être réalisés que pendant le milieu du jour et l'essaimage peut se mettre en route tôt dans l'après-midi, dès que l'éclaircissement faiblit. Dans certains sous-bois très sombres, les 200 lux ne sont jamais atteints, *nylanderi* ne peut essaimer et ne s'y trouve pas.

L'essaimage de *parvulus* est déclenché par l'accroissement matinal de l'éclaircissement au lever du soleil et il ne peut se réaliser que si, dans les deux ou trois heures qui suivent ce lever, l'éclaircissement s'élève assez rapidement à 300 lux au moins. Cela peut correspondre vers midi à des éclaircissements dépassant 1000 lux. On comprend donc que les sous-bois peu éclairés ne permettent pas l'essaimage de *parvulus*. Lorsqu'un sous-bois s'assombrit (comme la zone 2 de Jouy), les *parvulus* produisent de moins en moins de fondatrices fécondées et l'on retrouve des reines vierges dans les sociétés hivernantes. L'espèce diminue en nombre et peut disparaître. Les reines vierges hivernantes sont souvent



très foncées, lorsqu'une période fraîche à l'époque de leur nymphose a contribué à retarder l'essaimage. On peut observer des reines vierges de *nylanderi* hibernant dans les sociétés elles-mêmes, surtout dans des nids occupant des versants Nord par exemple. En général, ces reines vierges sont éliminées des sociétés au cours du printemps suivant.

#### V. COMPETITION NYLANDERI- PARVULUS

En élevage, une expérience a mis en présence un nid de *parvulus* et un autre de *nylanderi*, débouchant dans un même milieu extérieur de petites dimensions: cela assurait une hostilité latente sans combat général. Au bout de deux jours, il y avait dans le milieu extérieur 18 cadavres d'ouvrières *nylanderi* et 18 de *parvulus*. Les deux espèces semblent en mesure de résister l'une à l'autre et la compétition pourrait être réglée par des facteurs extrinsèques, par exemple climatiques. Parmi ces facteurs, on peut noter qu'un sol plus clair et plus chaud favorise *parvulus*, tandis que *nylanderi* est avantagée par une relative fraîcheur. Les variations annuelles estivales, tantôt dans un sens tantôt dans l'autre, aident au maintien de zones de coexistence. D'autres variations sont durables et modifient l'équilibre entre les deux espèces, par exemple lorsqu'un couvert devient plus dense ou lorsqu'une clairière se forme. De telles modifications durables de l'éclaircissement agissent surtout sur la fécondation des fondatrices donc sur le renouvellement de la population. Sur ce point, *parvulus* réagit plus vite que *nylanderi*, comme le montrent les données du tableau 3.

	Age fondation	effectif $\bar{N}$	% ♂♂/couvain	% ♀♀/nymphe ♀-♂
<i>nylanderi</i>	5-6 ans	environ 100	13,15	17,1
<i>parvulus</i>	environ 4 ans	50 à 30	14,7	20,5
test $X^2$	-	-	4.5.(2.1)	5.(5.95)

Tableau 3: Age des sociétés et effectifs moyens d'ouvrières lors des premières productions de reines (et de mâles). Pourcentages de reines produites, par rapport au couvain ayant hiverné et par rapport aux nymphes de sexe femelle (15 juillet 1966).

Les fondations de *nylanderi* deviennent productrices de sexués au bout de cinq ou six ans, avec un effectif d'une centaine d'ouvrière, et vivent une quinzaine d'années (PLATEAUX, 1980) en produisant un peu moins de jeunes reines. Les fondations de *parvulus* deviennent productrices de sexués au bout d'environ quatre ans, avec un effectif de 50 à 30 ouvrières et vivent dix à douze ans en produisant un peu plus de jeunes reines. Dans la région parisienne, la stratégie de *parvulus* semble donc plus proche du type  $\beta$ , celle de *nylanderi* plus proche du type  $\alpha$ .

L'effectif moyen des sociétés de *parvulus* demeure plus

faible que celui des sociétés de *nylanderi*, du moins dans la région parisienne, comme le montre le recensement du tableau 4.

	ouvrières au nid	nymphe et larves anciennes	oeufs et jeunes larves	$\chi^2$ général
<i>nylanderi</i>	73,8	114,7	210,7	$\gamma = 2$
<i>parvulus</i>	63,3	70,9	126,3	I.H.S.
test $\chi^2$	N.S.(0.80)	H.S.(10,3)	I.H.S.(21.1)	(32,3)

Tableau 4: Effectifs moyens de 24 nids de *nylanderi* et 24 nids de *parvulus* récoltés le 13 juillet 1966 dans la zone 3 de la forêt de Fontainebleau.

Le nombre d'ouvrières de *parvulus* est inférieur à celui de *nylanderi*, mais de façon non significative; le nombre de nymphes et larves anciennes de *parvulus* est inférieur de façon hautement significative. Quant au nombre d'oeufs et de jeunes larves, il est accru chez *nylanderi* par une ponte plus abondante des ouvrières que chez *parvulus*; mais beaucoup de ces oeufs d'ouvrières sont dévorés. Le  $\chi^2$  général, sur l'ensemble des effectifs d'ouvrières, de couvain ancien et de jeune couvain, est fortement influencé par les gros effectifs d'oeufs.

L'effectif relativement faible des sociétés de *parvulus* facilite leur mobilité par rapport à celle des sociétés de *nylanderi*. Certaines observations semblent confirmer cette mobilité dans la région parisienne (variation des recensements par temps humide ou sec). Dans cette région, *nylanderi* se comporte comme une espèce stable, bien implantée dans les biotopes convenables; tandis que *parvulus* se comporte comme une espèce plus mobile, profitant mieux par sa mobilité des situations favorables (formation de clairières, etc.) qui se réalisent occasionnellement dans un milieu ne lui convenant que partiellement. Il ne semble pas que *nylanderi* soit capable de faire obstacle localement à l'expansion éventuelle de *parvulus* dans une situation favorable.

## Références

- BUSCHINGER A., 1975.- Die Ameisenfauna des Bausenberges, der nordöstlichen Eifel und Voreifel (Hym., Formicidae) mit einer quantitativen Auswertung von Fallenfängen. *Beiträge Landespflege Rheinland-Pfalz*, Oppenheim, 1975, Beiheft 4, 251-273.
- DONISTHORPE J.K., 1927.- *British ants; their life history and classification* (2d edit.), Routledge, London.
- CHAUVIN R., 1947.- Sur l'élevage de *Leptothorax nylanderi* (Hyménoptère Formicide) et sur l'essaimage *in vitro*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 72, 151-157.
- PLATEAUX L., 1959.- Sur l'hygropréfèrentum de *Leptothorax nylanderi* Foerster (Hyménoptère Myrmicidae). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 93, 288-298.
- PLATEAUX L., 1978.- L'essaimage de quelques Fourmis *Leptothorax*: rôle de l'éclaircissement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12<sup>e</sup> série, 20, 129-164 et 165-192.
- PLATEAUX L., 1980.- Dynamique des sociétés de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). *Biologia- Ecologia Méditerranéenne*, 7, 195-196.

