



CARNETS
DE
SCIENCES

Éric Darrouzet
Bruno Corbara

Les insectes sociaux

éditions
Quæ

Éric Darrouzet
Bruno Corbara

Les insectes sociaux

Éditions Quæ

Collection Carnets de sciences

Cap sur le grand continent blanc
Sylvain Mahuzier, Jean-Pierre Sylvestre
2016, 184 p.

Les déchets, du big bang à nos jours
Christian Duquennoi
2015, 168 p.

Les insectes, histoires insolites
Patrice Leraut
2015, 120 p.

Oiseaux marins, entre ciel et mers
Fabrice Genevois, Christophe Barbraud
2015, 200 p.

Anatomie curieuse des vagues scélérates
Michel Oलगnon, Janette Kerr
2014, 176 p.

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex, France
www.quae.com

© Éditions Quæ, 2015
ISBN : 978-2-7592-2428-9
ISSN : 2110-2228

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6°.

SOMMAIRE

Avant-propos.....	5
La socialité dans le monde des insectes.....	7
Ce qu'est la socialité chez une espèce animale	9
Le fonctionnement des sociétés d'insectes.....	13
Des traces fossiles des sociétés passées	21
Organisation sociale et origine des sociétés.....	25
Reproduction et organisation sociale	27
La création de colonies	35
La division du travail chez les non-reproducteurs.....	38
L'altruisme et l'évolution des comportements sociaux	42
La communication.....	45
Communiquer est risqué !	47
La communication « corporelle »	48
Un langage par l'odeur	50
La coopération.....	61
Des Lego® vivants	63
Coopération et approvisionnement alimentaire.....	65
Coopération et capture de proies.....	67
Coopération et défense de la société	73
Choix du site de nidification	74
Coopération et construction.....	76
Des modèles d'intelligence collective	81

De remarquables architectes et ingénieurs	87
Des matériaux de construction très divers	89
Des nids pour se protéger des aléas climatiques.....	93
Des nids pour se protéger des prédateurs et parasites.....	99
Des ingénieurs de l'écosystème.....	106
Interactions avec les micro-organismes et les plantes	109
Interactions avec les champignons et les micro-organismes.....	111
Interactions avec les plantes.....	115
Interactions avec les animaux	131
Interactions avec les arthropodes non sociaux	133
Interactions entre insectes sociaux.....	135
Interactions entre fourmis.....	139
Des fourmis qui cohabitent	142
Interactions avec les vertébrés.....	145
Les insectes sociaux et l'homme	151
Hommes et abeilles, 10 000 ans de cohabitation	153
L'entomophagie	156
Les insectes dans la médecine traditionnelle.....	159
Des sources d'inspiration pour nous.....	163
Les termites, de véritables fléaux pour l'agriculture et les constructions.....	166
La piqûre détournée	166
Crédits photographiques.....	168

Cet ouvrage rédigé à quatre mains est le fruit d'un labeur ayant nécessité, à l'instar des tâches réalisées par les insectes sociaux, coopération et division du travail. Les contributions respectives des deux « ouvriers » impliqués se distribuent comme suit : « La socialité dans le monde des insectes » (ED), « Organisation sociale et origine des sociétés » (BC), « La communication » (ED), « La coopération » (BC), « De remarquables architectes » (BC & ED), « Interactions avec des micro-organismes et des plantes » (BC), « Interactions avec les animaux » (BC), « Les insectes sociaux et l'homme » (ED).

AVANT-PROPOS

Il existe de nombreux ouvrages sur les abeilles, les papillons, les coléoptères, les fourmis... En revanche, les organisations sociales que l'on rencontre chez les insectes n'ont guère été présentées dans la littérature pour le grand public. Sous la forme d'une synthèse très accessible, ce livre vous propose de partir à la découverte du monde multiforme et étonnant des insectes sociaux.

Le qualificatif « sociaux » n'est pas surfait, car ces insectes vivent dans des sociétés, certes très différentes de la nôtre, où des interactions ayant une finalité cohésive et communautaire s'opèrent entre les membres. Ils ont colonisé des milieux très divers du globe, devant sans doute à cette vie en société leur remarquable succès dans les écosystèmes terrestres. Ainsi, dans certaines forêts d'Amérique tropicale, la biomasse des fourmis et des termites dépasse celle, cumulée, de tous les autres animaux ; sur le même continent, les fourmis champignonnistes consomment plus de feuilles que tous les autres herbivores réunis ; quant aux abeilles mellifères, leur rôle fondamental dans la pollinisation de nombreuses plantes à fleurs n'est plus à démontrer.

Capables de modifier leur environnement, tous ces insectes sociaux communiquent entre eux et prennent soin de leur descendance. Certains ont inventé des formes d'agriculture et d'élevage bien avant l'apparition de l'homme sur Terre.

Parmi leurs espèces, nombreuses sont celles qui partagent des caractéristiques communes, d'autres ont des spécificités inattendues. Comment se construit une fourmilière, un nid de guêpes ou une termitière de structure et de taille si spectaculaires qu'on la dénomme « termitière cathédrale » ? Comment ces insectes vivent-ils ensemble dans leurs sociétés ? On parle de véritable coopération et d'altruisme. Quelles relations entretiennent-ils avec les espèces vivantes, microorganismes, champignons, plantes, autres animaux ? Quelles sont celles que l'homme, au cours de son histoire, a établies avec eux ? Enfin, que peut apporter leur étude à nos propres sociétés ? Ce livre en indique quelques pistes, mais les insectes sociaux sont loin d'avoir révélé toutes leurs énigmes...



A close-up photograph of several wasps in their nest. The wasps are brown and yellow, with their heads and thoraxes visible. They are positioned in their respective cells, which are made of a light-colored, fibrous material. The wasps are arranged in a cluster, with some in the foreground and others in the background. The lighting is bright, highlighting the texture of the wasps' bodies and the structure of the nest.

La socialité
dans le monde
des insectes

Chenilles grégaires
de *Malacosoma neustria*
(Lépidoptères) vivant
dans un nid de soie tissé.



La socialité dans le monde des insectes

L'apparition et l'évolution de la socialité au sein du règne animal intriguent depuis bien longtemps les biologistes. En effet, le passage d'une vie solitaire à une vie sociale avec d'autres individus est considéré comme l'une des transitions majeures dans l'histoire de la vie sur Terre, au même titre que l'apparition du code génétique (inscrit au cœur de l'ADN) ou de la

reproduction sexuée. Actuellement, les espèces dites sociales ont atteint divers degrés de spécialisation et de complexité. Parmi celles-ci se distingue tout particulièrement l'espèce humaine, mais aussi les autres grands primates, de petits mammifères comme les rats-taupes, et même des crevettes !

Par ailleurs, il existe un autre grand groupe d'espèces qui vivent en sociétés, quelquefois fort complexes, et dont les individus ne peuvent pas vivre isolément. Ignorées et mal connues pour certaines, ou *a contrario* très proches de l'homme à l'instar de l'abeille mellifère, ces espèces sont parfois inquiétantes et souvent mal aimées : il s'agit des insectes sociaux.



■ Page précédente

Jeunes ouvrières du frelon *Vespa crabro*,
prêtes à sortir de leurs alvéoles.



■ Ce qu'est la socialité chez une espèce animale

Des degrés de socialité bien différents

Toute espèce vivant en groupe est-elle une espèce sociale ? La réponse est non. En effet, un rassemblement de plusieurs individus de la même espèce n'est pas forcément lié à une vie en société. Par exemple, la présence de nombreuses huîtres ou moules accrochées sur un même rocher est la conséquence non pas d'une vie en société, mais de la recherche par chaque individu d'un environnement adéquat à sa survie et à son développement (présence de ressources nutritives, d'un support pour se fixer et résister aux mouvements des vagues, etc.).

Au cours de l'évolution, la transition entre une forme de vie solitaire et une forme de vie sociale complexe a nécessité différentes étapes de socialité qui se caractérisent par des comportements sociaux de plus en plus complexes. Des paramètres tels que l'attraction entre individus, l'existence de comportements dits parentaux, la coopération entre adultes pour le soin aux jeunes, la spécialisation des tâches et enfin l'existence d'individus spécialisés dans la reproduction permettent de répartir les espèces vivantes selon leur degré de socialité. Six stades de socialité peuvent être ainsi définis : solitaire, grégaire, subsocial, colonial, communal et eusocial.

- En bas de l'échelle de la socialité se trouvent les animaux dits solitaires. Chaque individu vit seul sans s'occuper de ses congénères, hormis lors de la recherche d'un partenaire sexuel pour la reproduction chez les adultes. En général, après avoir copulé, les deux partenaires se quittent. Dans certaines occasions, de tels animaux se retrouvent en nombre, sans pour autant interagir les uns avec les autres, par exemple pour chercher de la nourriture ou pour s'abreuver. Seule une ressource environnementale les a attirés.

Adultes et larves de gendarmes, ou pyrrhocores (*Pyrrhocoris apterus*). Ces insectes grégaires se rassemblent pour se reproduire et s'alimenter.



- Dans le cas des animaux grégaires, stade suivant sur l'échelle de la socialité, des individus de la même espèce peuvent se rassembler à certains moments de leur vie. Cette concentration est liée à des phénomènes d'attraction réciproque. L'environnement n'intervient pas. Les individus eux-mêmes en sont à l'origine, en produisant des phéromones. Ces molécules sont volatiles, c'est-à-dire qu'une fois produites elles sont transportées à distance par voie aérienne. Elles sont ensuite perçues par d'autres individus de la même espèce qui, en réponse, changent de comportement et se rassemblent. Les blattes qui se regroupent dans un abri en constituent l'exemple type.

- L'étape supérieure est le stade subsocial. À la différence des animaux précédents, les adultes reproducteurs présentent des comportements parentaux. Ils investissent du temps et de l'énergie pour s'occuper des jeunes en développement. Ces comportements permettent d'accroître la survie de leur descendance, comme chez les oiseaux, qui couvent leurs œufs et s'occupent ensuite des oisillons.

- Au-dessus du stade subsocial se trouve le stade colonial. Dans ce cadre, les individus se rassemblent sur un site de nidification commun. Les parents s'occupent de leur progéniture en ignorant celle de leurs voisins.

- Chez certaines espèces, les individus peuvent s'occuper non seulement de leur descendance, mais aussi de celle d'autres congénères. On parle cette fois de stade communal. Une coopération des femelles pour le soin aux jeunes se met en place, sans spécialisation des tâches.

- Enfin, le stade ultime de la socialité est représenté par les animaux dits eusociaux – les biologistes parlent de « vraie socialité » ou d'« eusocialité ».

L'eusocialité, le stade ultime de la socialité

Les animaux dits eusociaux sont caractérisés par trois critères bien précis. Tout d'abord par la division du travail, avec en particulier l'existence d'un nombre réduit d'individus (parfois un seul !) assurant la reproduction. Le deuxième critère est l'entraide, la coopération entre les individus pour s'occuper des jeunes. Le dernier critère est le chevauchement de plusieurs générations au sein du groupe.

Par simplification de langage et conformément à l'usage, nous appellerons désormais « insectes sociaux » les insectes qui correspondent à ces critères.

Chez ces insectes, au sein de la colonie, il y a entre les individus une coopération qui se caractérise par une répartition des tâches. Une caste de « reproducteurs » assume la reproduction, c'est-à-dire de la production de l'ensemble des individus constituant la colonie, alors qu'une caste dite



de non-reproducteurs se charge d'élever la descendance des premiers. Ces non-reproducteurs ont « sacrifié » leur production de descendants pour s'occuper de ceux qui leur sont génétiquement proches (leurs frères et sœurs). On parle même de comportement altruiste.

L'existence de ce comportement altruiste explique aussi différents degrés de l'eusocialité. On parle d'espèces dites « primitivement eusociales » comparativement à d'autres, présentées comme « hautement eusociales ». En effet, cette perte de la capacité reproductive des individus non reproducteurs n'est pas forcément définitive chez les espèces primitive-

ment eusociales. Car les non-reproducteurs possèdent les organes dévolus à la reproduction, même s'ils ne sont pas fonctionnels. Ils ont conservé toutes leurs potentialités de se reproduire, mais elles sont mises en sommeil. Si les reproducteurs étaient amenés à disparaître, des individus non reproducteurs pourraient se mettre à se reproduire et, dans

certaines conditions, assurer la survie de la colonie. Par contre, dans le cas des animaux hautement eusociaux, les non-reproducteurs présentant une atrophie partielle ou totale de leurs organes reproducteurs ne pourront pas assurer la reproduction en cas de problème.

La caste des non-reproducteurs est majoritairement constituée d'ouvriers et/ou d'ouvrières. Ces individus assument des travaux généraux comme la recherche de nourriture, les soins prodigués aux jeunes, la collecte de divers matériaux pour élaborer le nid, etc. Chez certaines espèces d'abeilles et de guêpes, les ouvrières se chargent également de la défense de la colonie si le besoin s'en fait sentir, alors que parmi d'autres espèces, comme les termites, les ouvriers peuvent muer et se spécialiser en soldats en acquérant des modifications morphologiques adaptées à la défense de la colonie (mandibules de grande taille, etc.).

Pour se nourrir, cette ouvrière de frelon asiatique (*Vespa velutina nigrithorax*) stimule une larve qui, en retour, sécrète une gouttelette liquide riche en nutriments, que l'ouvrière va lécher.



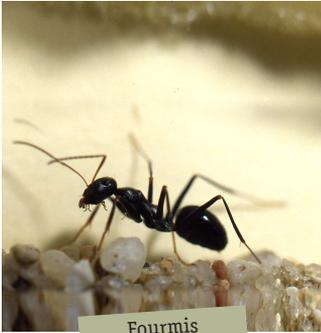
Avec ses grandes mandibules, le soldat termite (*Reticulitermes grassei*) assume la protection de sa colonie.

Enfin, le troisième paramètre de l'eusocialité est la coexistence de plusieurs générations à un instant donné au sein de la colonie. Les descendants vont aider leurs parents pendant au moins une partie de leur vie.

Qui sont les insectes sociaux ?

Il faut noter que seules quelques milliers d'espèces d'insectes sont sociales parmi les centaines de milliers d'espèces décrites à ce jour. Cette eusocialité ne concerne que certains Dictyoptères (les termites) et Hyménoptères (les abeilles, les fourmis, les guêpes). En effet, dans un même ordre de la classification animale, toutes les espèces ne sont pas forcément sociales. Par exemple, chez les Hyménoptères, toutes les fourmis vivent en sociétés plus ou moins complexes, alors qu'il existe des guêpes et des abeilles dites solitaires. Ces dernières vivent seules et n'établissent pas de sociétés composées de nombreux individus. Toutefois, à la différence des Hyménoptères, tous les termites sont des insectes sociaux.

Seuls quelques Hyménoptères et les termites constituent des sociétés complexes.





Pourquoi n'existe-t-il pas de termites solitaires ?

Chez les Hyménoptères, il existe des abeilles et des guêpes solitaires. Pourquoi n'y a-t-il pas de termites solitaires ? Cette socialité « obligatoire » pourrait s'expliquer en partie par leur alimentation à base de cellulose. La cellulose, constituant majeur des végétaux est, de ce fait, la molécule organique la plus abondante sur Terre. Il s'agit d'un polymère formé d'un enchaînement complexe de molécules de glucose (sucre simple). Le glucose, facilement absorbable au niveau de l'intestin, est un substrat énergétique directement utilisable par les cellules. Les molécules de glucose constitutives d'une molécule de cellulose sont reliées par de fortes liaisons chimiques.

Pour digérer la cellulose, c'est-à-dire casser ces liaisons et libérer les monomères de glucose, un organisme vivant a besoin d'enzymes spécifiques. Les termites ne disposent pas d'un système enzymatique assez performant. Ils font appel à des organismes avec lesquels ils vivent en symbiose (bactéries, flagellés et/ou champignons). Ces derniers réalisent cette digestion à leur place. Les molécules de glucose libérées par ces symbiotes sont ensuite digérées par les termites. Ces organismes symbiotes sont donc nécessaires aux termites. Ils sont transmis entre termites de génération en génération, une transmission grandement facilitée par la vie en société.



Cette femelle d'abeille maçonne (*Osmia cornuta*) est un Hyménoptère solitaire. Elle pond ses œufs dans des cavités où elle dépose aussi des réserves pour le développement de sa descendance. Elle se sert de boue pour former un opercule.

■ Le fonctionnement des sociétés d'insectes

Seul le groupe compte !

Les insectes sociaux sont présents depuis le temps des dinosaures, et ils ont persisté jusqu'à nos jours. Le fait d'avoir traversé les âges montre une véritable réussite évolutive. Elle est en grande partie liée au comportement coopératif des individus de la colonie. Quand une tâche doit être faite (construire et agrandir le nid, aller chercher des matériaux de construction, chasser des proies pour assurer la subsistance de la colonie et en particulier des nombreuses larves en développement, s'occuper des reproducteurs, les nourrir, etc.), chaque individu peut assumer une fonction en coordination avec ses frères et sœurs pour assurer la réalisation de celle-ci. L'activité des ouvriers est caractérisée par leur capacité à changer de tâche selon les besoins de la communauté.

Tous les ouvriers réalisent diverses activités de manière collective, et cela en totale coopération. Il est difficile à un humain de comprendre la réalisation de ces activités sans l'intervention de chefs, de maîtres d'œuvre ou de contremaîtres, c'est-à-dire sans ordres donnés par des individus qui se chargent de la coordination de chacun. Les scientifiques parlent d'un phénomène d'auto-organisation. Chaque individu de la colonie participe à une action particulière de son propre chef. En fait, chacun participe à une action collective en fonction de son degré de sensibilité à celle-ci. Une action est comme un stimulus qui recrute des insectes pour l'accomplir. Prenons l'exemple du nid. Au début, celui-ci est de petite taille et constitue de ce fait un stimulus assez faible. Certains insectes vont être sensibles à ce stimulus et vont donc participer à la construction. D'autres insectes n'y seront pas sensibles et soit collaboreront à d'autres tâches, soit resteront en attente d'être recrutés. Le nid va croître en taille et le stimulus qu'il représente augmenter en intensité. À ce moment, d'autres insectes y deviendront sensibles, et par conséquent participeront à la construction, et ainsi de suite.

Les ouvrières du frelon asiatique *Vespa velutina* collectent sur des troncs d'arbre des fibres végétales qu'elles malaxent avec de la salive. Elles déposent sur le nid cette pâte à modeler sous la forme d'une languette humide qui, en séchant, se solidifie.





En fait, les insectes sont influencés par le stimulus de l'action à entreprendre. Dans les années 1950, le terme « stigmergie » a été proposé pour expliquer ce phénomène d'auto-organisation où la construction influence les insectes. Ainsi, sans avoir besoin d'un chef, toutes les actions individuelles de chaque individu de la colonie forment un ensemble cohérent. On parle d'ailleurs d'intelligence collective et même de superorganisme au sujet des colonies.

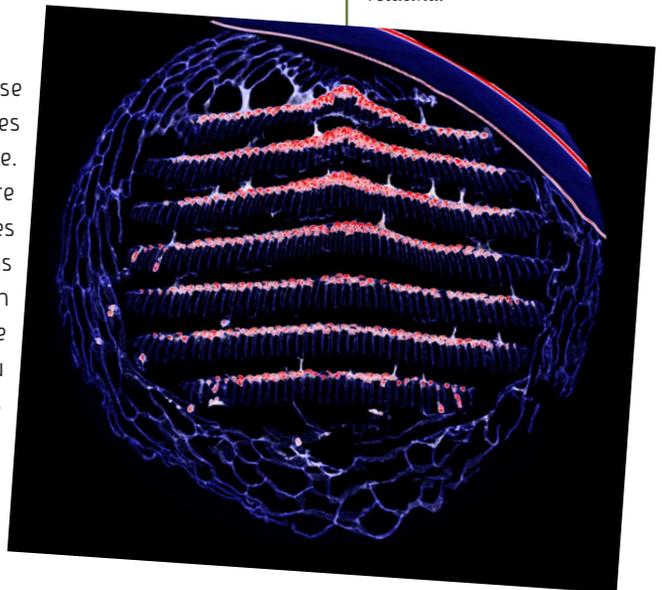
La capacité de chaque insecte à participer à la défense du groupe, parfois au détriment de sa propre survie, représente un autre facteur important caractérisant une colonie d'insectes sociaux. L'exemple le plus classique est la défense d'une colonie d'abeilles contre un intrus. L'attaque d'une abeille entraîne son suicide. En effet, lors de la piqûre, l'abeille ne pourra pas retirer son dard de l'épiderme de sa victime. À cause de sa forme en harpon, elle le laisse en place avec la glande à venin. L'abeille perd donc une partie de ses organes, ce qui entraîne rapidement sa mort.

Ce type de comportement suicidaire existe aussi chez certaines espèces de termites. Certains termites particuliers, appartenant à la caste des soldats, font, en contractant leurs muscles abdominaux, monter la pression au sein de leur abdomen jusqu'à entraîner son explosion. Ils font cela à proximité d'agresseurs, comme des fourmis, pour les asperger du contenu agressif d'une glande abdominale. Le produit tue l'agresseur, mais cette action entraîne aussi la mort du défenseur.

Un nid douillet et protecteur

La plupart des insectes sociaux se caractérisent par leur capacité à élaborer des nids, parfois avec une architecture complexe. Ces nids ont pour fonction de défendre l'ensemble des individus de la colonie contre les prédateurs mais aussi contre des conditions environnementales défavorables. L'élaboration collective d'une telle structure permet de créer un microclimat local favorable au développement des larves et à la survie des adultes, ainsi qu'à la culture, dans des loges dédiées, de champignons chez certaines espèces de fourmis et de termites dites champignonnistes.

Grâce à la tomographie à rayons X, on peut étudier finement l'architecture interne des nids sans les abîmer. Ici, un nid de frelons *Vespa velutina*.



Des associations symbiotiques très anciennes

Certains termites (famille des Macrotermitinae) vivent en symbioses avec d'autres organismes pour des bénéfices réciproques. Il s'agit par exemple des termites champignonnistes. Ceux-ci cultivent des champignons symbiotiques (*Termitomyces* sp.) sur une matrice organique, les meules à champignons. Cette culture leur prodigue une ressource nutritive nécessaire à la colonie. Les champignons dégradent les molécules complexes de la matrice végétale (lignine et cellulose) en substances que les termites peuvent utiliser. En échange, les insectes favorisent la reproduction du champignon.



Fragment d'une termitière africaine recelant des meules à champignons. Les termites se nourrissent de cellulose que le champignon qu'ils cultivent a dégradée.

Cette « collaboration » entre termites et champignons se visualise facilement dans le nid par l'existence de la matrice servant à la culture des champignons. Celle-ci a la forme d'une éponge, constituée de fragments de végétaux sur lesquels poussent les champignons. Cette association symbiotique remonte à des temps très reculés. En effet, on a retrouvé des fossiles de nids dont certaines loges renfermaient des structures strictement comparables aux jardins de champignons actuels. Ces nids, retrouvés dans le désert du Tchad, remontent à sept millions d'années.



Les abeilles élaborent collectivement un nid sous la forme de galettes verticales portant sur les deux faces des alvéoles disposées horizontalement. Ces dernières reçoivent les œufs pondus par la reine ou servent à stocker de la nourriture sous forme de miel et de pollen. Cependant, cette structure est ouverte aux quatre vents, ce qui complique grandement le maintien d'une température optimale pour le développement des larves. Pour contrôler la température au sein du nid, quand la température extérieure se refroidit, les ouvrières se massent sur les galettes et font monter localement la température en battant des ailes. Ce travail musculaire dégage de la chaleur.



Le nid des abeilles *Apis mellifera* est constitué de galettes de cire verticales et parallèles.

Les guêpes et les frelons d'Europe construisent pour leur part des nids légèrement plus complexes. Ils élaborent des galettes disposées horizontalement, les unes accrochées aux autres par des piliers, portant sur la face inférieure les alvéoles ouvertes vers le bas. Le tout est enfermé dans une enveloppe constituée de plusieurs feuillets alternant avec des couches d'air. Finalement, l'être humain n'a pas inventé grand-chose en termes d'isolation !



guêpes (*Vespa* sp.) révélant des tablettes et des piliers, dont le rôle est d'assurer l'isolation du nid. Les guêpes s'y rassemblent à une température de 24 °C.

Les fourmis et les termites élaborent des nids avec des structures internes complexes. Dans de tels nids, la surface extérieure peut monter à 60 °C sous un soleil d'été, alors que l'intérieur de la structure reste à 25–30 °C. Dans la journée, quand le soleil tape sur le dôme et fait monter la température dans le nid, les ouvrières créent des trous d'aération et régulent la température grâce à un système de climatisation extrêmement efficace. Les ouvrières contrôlent les mouvements de l'air au sein du nid en ouvrant ou fermant tout un réseau de tunnels.



Le nid des fourmis des bois a la forme d'un dôme posé au sol. Il est principalement constitué de fragments de végétaux. Les trous visibles à la surface assurent la climatisation du nid.

À côté de ces fantastiques bâtisseurs, certaines espèces investissent peu dans la construction du nid, voire pas du tout, quand le nid n'est utilisé que de manière transitoire. Les fourmis légionnaires, que l'on trouve dans les régions tropicales d'Amérique et d'Afrique, sont dans ce cas, avec des colonies le plus souvent en mouvement et qui restent peu de temps

au même endroit. Elles représentent un véritable fléau car elles dévorent tout ce qui se trouve sur leur passage. Chez les fourmis *Eciton burchelli*, la colonie s'arrête régulièrement, environ tous les quinze jours, pour permettre à la reine de pondre. Elle est entourée par de nombreuses ouvrières agrippées les unes aux autres, constituant une boule de 50 cm de diamètre environ. La reine reste protégée plusieurs jours au centre de la boule.

Savoir choisir son site de vie

Les insectes sociaux vivent au sein d'un nid qui leur procure une protection efficace. Toutefois, il est nécessaire que certains individus quittent le nid pour aller chercher des matériaux de construction et de la nourriture. Cela implique un cahier des charges lourd de conséquences. Tout d'abord, le choix du site de nidification est primordial, car il va déterminer les chances de survie de la colonie. Il dépend des ressources de nourriture disponibles à proximité, des phénomènes de compétition avec d'autres colonies (de la même espèce ou d'autres espèces) pour l'accès et l'utilisation de ces ressources nutritives et enfin des conditions environnementales locales (degré d'ensoleillement, température, polluants...).