

COMPORTEMENT D'EMIGRATION CHEZ LA FOURMI *TAPINOMA ERRATICUM*
(FORMICIDAE - DOLICHODERINAE) - UN EXEMPLE DE REGULATION SOCIALE.

M. MEUDEC[†]

Psychophysiologie, Tours.

Le but des recherches est d'étudier dans une société d'insectes l'intégration du travail individuel dans l'accomplissement d'une tâche collective. Le matériel adopté est la fourmi *Tapinoma erraticum*, la tâche est le déménagement du couvain lors d'un changement de lieu de nidification. Selon GRASSE (1959) "les insectes sociaux paraissent avoir un comportement dominé :

- par l'interattraction,
- par le fait que le compagnon social joue comme un ensemble de stimuli significatifs,
- par la stigmergie en rapport avec l'industrie exercée par les ouvrières".

Le comportement de chaque ouvrière à l'intérieur d'un groupe a été observé dans des situations de test contrôlées. Ceci a permis de mettre en évidence, outre une relative importance de l'expérience et de la maturation, l'influence permanente exercée sur chaque individu, par les congénères et par le travail accompli.

Le niveau d'activité de chaque ouvrière semble dépendre du contexte physique et social. A l'issue d'une analyse quantitative et qualitative de ce phénomène, il semble qu'une régulation sociale régit la répartition des forces de travail à l'intérieur d'un groupe. La fourmi *Tapinoma erraticum*, espèce fréquente dans nos régions, a été choisie parce qu'elle émigre fréquemment. Cette fourmi appartient à la famille des Formicidae, sous-famille des Dolichoderinae ; phylogénétiquement, cette sous-famille évoluée fait partie du complexe myrmécioïde comme les Formicinae (WILSON, 1971).

L'observation de déménagements de colonies de *Tapinoma erraticum* sur le terrain et au laboratoire permet de distinguer dans ce phénomène 3 phases :

- une phase d'exploration et de recrutement,
- une phase de transport du couvain,
- une phase terminale où un certain trafic entre les deux nids a encore lieu, les ouvrières n'étant pas chargées.

Dans la première phase, la perturbation du nid est suivie d'une agitation des ouvrières. Quelques pionnières très actives explorent l'environnement et leur retour au nid provoque la sortie

[†] Thèse de Doctorat d'Etat, Tours, 1979.

d'un nombre important de leurs congénères. Dès cet instant, une piste semble exister car les déplacements de toutes les ouvrières sont focalisés vers une même cible (qui va devenir le nouveau nid). Certaines d'entre elles seulement vont revenir de ce site. On observe alors un transport continu de tous les éléments du couvain par les ouvrières. L'examen de cette deuxième phase a soulevé différentes questions. Certaines ouvrières sont chargées, d'autres ne le sont pas, ce qui montre une variabilité interindividuelle de la réponse. Le trafic retour du nid d'accueil vers le nid d'origine est important : certaines ouvrières semblent faire la navette entre les deux nids en effectuant plusieurs transports. Dès que tout le couvain est transporté dans le nouveau nid, le trafic diminue rapidement : cette troisième phase pose, comme la première, le problème d'une communication de masse lors d'un déménagement chez *T. erraticum*.

Les causes du déménagement peuvent être multiples. Différents stimulus ont été expérimentalement reconnus efficaces : une baisse de l'humidité, un éclaircissement du nid, l'existence de moisissures dans celui-ci ou un éloignement de la source d'approvisionnement suffisent à induire une migration de la colonie vers un site plus propice. Les stimulations provenant du nouveau site jouent également un rôle important lors de la "sélection" effectuée par la ou les premières exploratrices (Tigmotactisme - éclaircissement - température - présence de couvain du même nid). Lors de l'émigration, chaque ouvrière est donc soumise à un ensemble de stimulations de nature physique - provenant du milieu - et chimique - provenant des congénères et du couvain. La réponse dépendra de l'intégration de ces signaux au niveau de la société.

Une observation régulière de 5 petites colonies pendant 2 mois montre que chez *T. erraticum* le déménagement n'est pas effectué par des spécialistes comme chez certaines espèces de fourmis. Ce sont des ouvrières réalisant différentes fonctions à l'intérieur du nid (nourrices ou pourvoyeuses) qui sont les "meilleures" transporteuses et ceci indépendamment de leur âge (travail en collaboration avec A. LENOIR).

La plupart des expériences ont été réalisées au laboratoire, ce qui a permis de contrôler :

- 1/ les causes du déménagement,
- 2/ la composition des groupes testés,
- 3/ le comportement de chaque ouvrière par marquage individuel.

Quels sont les mécanismes qui déclenchent et orientent le déménagement d'une colonie ? Quel est, à l'intérieur du groupe, le rôle de l'individu ?

La démarche adoptée est la suivante : on a d'abord mis au point un test qui permet d'induire le déménagement dans des conditions standards puis on a relevé les indices comportementaux utilisables. C'est ensuite le même type de test qui a été appliqué presque tout au long de ce travail, chacune des variables étant successivement modifiée.

L'étude au laboratoire du comportement individuel permet d'affirmer que dans une petite société ou dans un groupe d'ouvrières, tous les individus ne manifestent pas le même comportement à l'égard du couvain dans une situation de déménagement. Deux heures après l'éclosion, les ouvrières en situation d'alerte peuvent déjà prendre le couvain dans leurs mandibules et le déplacer. En cas de perturbation thermique du nid, ce déplacement est orienté vers un lieu plus frais dès que les ouvrières sont âgées de 8 jours. Rien ne permet alors de différencier le comportement de ces jeunes ouvrières de celui de leurs congénères. Lors d'un test de déménagement les nymphes sont saisies par le pétiole, les larves par le milieu du corps, les oeufs et les petites larves par paquets de 5 à 10. La transporteuse s'aide de ses pattes antérieures pour les charger dans ses mandibules. Certaines ouvrières sont plus actives que d'autres lors d'un déménagement et effectuent plusieurs transports alors que d'autres ouvrières ne transportent rien. Si l'on effectue plusieurs tests consécutifs sur le même groupe d'individus on voit que la plupart ont un niveau d'activité de transport fluctuant. Cependant 10 % des ouvrières testées restent actives en permanence, et 27 % restent totalement inactives. Ces pourcentages sont calculés pour un groupe expérimental stable où le nombre de charges est égal au nombre d'ouvrières. L'examen suivi de fondations -où la quantité de couvain et d'ouvrières varie- montre le phénomène suivant :

Quand le travail augmente, quelques ouvrières ayant manifesté précédemment un niveau d'activité fluctuant peuvent intervenir, mais l'effectif total de la population n'est jamais engagé dans l'activité de transport. On commence à percevoir l'existence d'une régulation entre les comportements des différents éléments d'un groupe. On est alors conduit à poursuivre les investigations dans deux directions :

1/ l'étude des mécanismes d'intercommunication qui permettent la cohésion du groupe et l'expression d'une "réponse globale" lors d'un test de déménagement ;

2/ l'étude de la réaction de chaque individu en fonction de la composition du groupe social.

Les observations sur le terrain montrent l'existence d'une piste entre l'ancien nid A que quittent les ouvrières, et le nouveau nid d'accueil. Les expériences en laboratoire sur des individus marqués ont apporté peu d'informations complémentaires. Les ouvrières exploratrices sont en général de fortes transporteuses ; on peut supposer d'après les observations qu'elles marquent la piste en revenant au nid d'origine A avant le premier transport. Rien, ensuite, ne permet de dire si toutes les ouvrières transporteuses renforcent cette piste, ni si des ouvrières non transporteuses marquent également leur passage.

La perception par les ouvrières des signaux provenant du couvain est par contre mieux élucidée. On a tenté de caractériser les principaux signaux intervenant lors de la "reconnaissance" des nymphes par les ouvrières de *Tapinoma*. Le critère retenu pour quantifier cette attraction est un critère comportemental : c'est

la façon dont les ouvrières transportent différents objets qui leur sont proposés. Ces objets sont des nymphes homosécifiques, hétérosécifiques, ou différents leurres. Deux types de tests sont généralement utilisés lors de telles études : un comportement de retour des objets vers le nid et un comportement de déménagement des objets lors d'un changement de nid ; c'est le 2ème test qui est ici utilisé. Les résultats obtenus classés "par ordre décroissant de reconnaissance" sont les suivants : les ouvrières transportent à 100 % les nymphes homosécifiques et les nymphes de *Tetramorium* ; les nymphes de *Solenopsis* plus petites imprégnées d'extraits de nymphe de *Tapinoma* sont transportées à 77 % ; les nymphes de *Solenopsis* avec leur seule odeur à 12 %, des morceaux de papier imprégnés d'extraits de nymphe de *Tapinoma* à 12 %, des nymphes de *Tapinoma* "sans odeur" et des papiers "neutres" à 0 %. Ces différentes expériences montrent le rôle de facteurs physiques et chimiques : le seuil de signification des signaux et leur sommation hétérogène dépend de la situation et de son caractère perturbant. Ils dépendent également des différents objets mis en présence : les ouvrières de *Tapinoma* transportent beaucoup moins bien le couvain hétérosécifique lorsqu'elles sont en présence de leur propre couvain. Le pouvoir attractif des nymphes ne semble pas un phénomène de tout ou rien. Lors de l'étude de l'adoption de nymphes homosécifiques d'un autre nid, cette gradation est caractérisée par la disposition topographique dans le nid des nymphes adoptées et par leur ordre de transport au cours d'un test de déménagement : certaines nymphes sont laissées à l'écart les trois premiers jours de mise en présence ; ces nymphes sont transportées parmi les dernières et par les ouvrières les plus actives. Ainsi la perception du couvain par les ouvrières peut se situer à différents niveaux :

- perception d'un facteur peu différencié qu'on appellera "objet de transport" ;
- perception de l'espèce ;
- perception de la colonie.

L'ouvrière de fourmi acquiert au cours de sa vie, par familiarisation, une certaine "connaissance" de son propre couvain qui se manifeste par des comportements de soins spécifiques mais son attention en cas de stress, bien que privilégiant ce couvain, ne sera pas exclusive.

Les ouvrières aveuglées sont capables de transporter leur couvain contrairement aux ouvrières antennectomisées, ce qui confirme l'importance du signal olfactif. Les ouvrières ont un comportement variable selon la quantité de couvain qu'elles ont manipulé bien avant la situation de test. Le rôle de l'expérience est également démontré par l'évolution de la vitesse de réponse et de la stratégie utilisée lors de la répétition des tests.

On a étudié les divers effets de l'environnement social sur le développement du comportement de transport du couvain et les relations entre l'âge et les divers composants de cet environnement : couvain, odeur de couvain, autres ouvrières, reine. Les jeunes ouvrières sont inhibées dans l'expression de ce comportement

par la présence de la reine, ou au contraire facilitée par la présence de congénères ou par une certaine "expérience" préalable du couvain. Les vieilles ouvrières sont sensibles à la présence du couvain et à la présence de congénères. La confrontation de plusieurs ouvrières peut avoir un rôle facilitateur ou inhibiteur sur le comportement individuel selon les situations. La variabilité de la réponse individuelle observée lors des tests de déménagement est donc la résultante de la variabilité interindividuelle -caractéristiques intrinsèques- et de la plasticité de chaque sujet chez des sujets âgés. Les causes de la variabilité interindividuelle sont principalement le génotype et les facteurs liés à l'expérience. Celle-ci peut varier suivant la composition de la colonie et la situation de la fourmi dans le nid : proximité de la reine, proximité du couvain et importance de celui-ci, densité et âge des congénères. L'expérience ne semble pas déterminer le comportement de l'ouvrière de façon absolue. De nombreuses interactions mettent en jeu la plasticité individuelle du comportement : la réponse de chaque fourmi dépendant à chaque instant des relations constantes existant entre les différents éléments de la société.

Ainsi :

1/ Le nombre d'ouvrières participant au déménagement croît avec l'importance de la tâche à accomplir. Néanmoins le pourcentage d'ouvrières actives dépasse rarement 70 % de l'effectif total ;

2/ Chaque ouvrière observée au cours de plusieurs tests, présente au sein de son groupe un niveau d'activité qui lui est propre. La proportion d'individus d'un niveau donné semble stable pour différents groupes de même composition (nombre d'ouvrières, quantité de couvain). Un accroissement du nombre de charges fait varier significativement ces proportions.

3/ Le niveau d'activité de chaque ouvrière dépend de celui de ses compagnes. Lorsqu'on rassemble expérimentalement des ouvrières considérées comme "inactives", il se produit au sein du nouveau groupe un phénomène de régulation et certaines de ces ouvrières effectuent un grand nombre de transport. Inversement, quand on regroupe des ouvrières présentant toutes un fort niveau d'activité, certaines deviennent totalement inactives.

Le comportement migratoire étudié ici est certainement très primitif chez les fourmis. Sans être le fait d'une caste ou d'un groupe d'ouvrières strictement déterminé, le transport du couvain semble faire intervenir de préférence des sujets actifs. Toutefois, la plasticité du comportement individuel est telle qu'il s'ajuste en fonction de la quantité de couvain à transporter d'une part, et des caractéristiques individuelles des sujets composant le groupe d'autre part. Cet ajustement se traduit par le fait que le lot étudié présente toujours des individus à différents niveaux d'activité.

La présence quasi constante d'ouvrières inactives dans le groupe pose plusieurs problèmes : comment concilier cette observation avec la théorie de l'optimisation qui tend actuellement à

expliquer le système de castes et de division du travail (WILSON, 1975) ? Faut-il attribuer à l'existence d'ouvrières inactives une signification en rapport avec la régulation des comportements sociaux, une valeur sémantique inhérente à l'activité du groupe ? En outre, comment chaque ouvrière est-elle informée, en quelques minutes, de l'activité des autres éléments du groupe ? Chez les fourmis à la vue développée, le phénomène de kinopsis, c'est-à-dire la facilitation par imitation, a été étudié notamment par CHEN (1937). Rappelons toutefois que SUDD (1972) a repris ces travaux et trouvé des résultats opposés montrant que les ouvrières en groupe travaillent moins que les ouvrières isolées. Le phénomène de régulation tel que nous l'avons observé est probablement dû à une communication de masse analogue à celle que conçoit WILSON (1971) lorsqu'il étudie les substances de traces sur les pistes de *Solenopsis* et la valeur informative de ce message. On peut en effet penser que chaque individu perçoit à chaque instant le niveau d'activité du groupe par la densité du message chimique global émis. Des expériences complémentaires permettent de préciser cette hypothèse.

Pour une même quantité de couvain à transporter, le pourcentage de la population active varie quand les ouvrières testées sont confrontées avec des mâles, des femelles, des ouvrières antennectomisées ou des ouvrières intactes de l'autre côté d'un tamis.

Dans la situation expérimentale utilisée ici -stress et déménagement- tous les individus sont susceptibles de participer au travail de groupe. Les pourcentages de participant et leurs niveaux d'activité semblent définis pour une situation donnée. On peut donc considérer que ce phénomène constitue une "structure sociale" momentanée. Les éléments de cette structure ne sont pas fixes et peuvent changer quand la situation varie. Il est possible que les effectifs d'ouvrières actives et inactives dans une société de fourmis correspondent à une forme de régulation sociale en relation avec les problèmes énergétiques globaux de l'environnement.

Lors d'un test d'émigration, chaque ouvrière perçoit un complexe d'odeurs provenant de ses congénères et du couvain. Or il existe des relations structurelles entre les systèmes hormonaux et les systèmes de phéromones (SHOREY, 1976). Ne serait-il pas permis de prolonger la comparaison entre ces deux systèmes au niveau de leur "utilisation", les problèmes d'intercommunication par phéromones impliquant comme les systèmes hormonaux des notions de seuil et de feed-back. Une fourmi percevant une phéromone au-dessus d'un certain seuil de concentration émettrait elle-même en retour une certaine quantité de cette substance volatile, cette émission étant fonction de toutes les afférences internes et externes. Au-dessus d'une certaine concentration un phénomène en retour se produirait qui bloquerait la réponse d'émission.

Enfin on peut supposer que les phénomènes de régulation sociale observés, proviennent des sensibilités différentes d'un individu à un autre aux concentrations des phéromones perçues et ceci à l'intérieur d'un certain gradient, le niveau d'activité individuel augmentant au-delà d'un certain seuil et diminuant au

delà d'un autre. Il faut bien sûr rappeler que le comportement de transport correspond à un comportement de survie et a sans doute un caractère très primitif, tous les individus de la colonie étant, chez *Tapinoma erraticum*, capables de l'exprimer. Seul un marquage individuel pouvait permettre d'étudier comment chaque fourmi ajuste son comportement au contexte physique et social, participant ou non au transport du couvain selon les situations.