

Madeleine MEUDEC

Laboratoire de Psychophysiologie,
Parc de Grandmont,
Université de Tours,
37200 Tours

LE COMPORTEMENT D'ÉMIGRATION
CHEZ LA FOURMI *TAPINOMA ERRATICUM*
(DOLICHODERINAE).
UN EXEMPLE DE RÉGULATION SOCIALE

EMIGRATORY BEHAVIOUR
IN THE ANT *TAPINOMA ERRATICUM* (DOLICHODERINAE).
AN EXAMPLE OF SOCIAL REGULATION

PREMIÈRE PARTIE

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	322
TECHNIQUES D'ÉLEVAGE.....	323
TECHNIQUE DES TEST.....	324
CHAPITRE I. FACTEURS ÉCOLOGIQUES INDUISANT LE DÉMÈNAGEMENT D'UNE COLONIE DE <i>Tapinoma erraticum</i>	326
I. Quelques données bibliographiques.....	326
II. Nidification chez <i>Tapinoma erraticum</i>	329
III. Observation d'un déménagement.....	329
IV. Causes du déménagement.....	336
V. Choix du nouveau site de nidification.....	339
CHAPITRE II. ÉTUDE DU COMPORTEMENT DE TRANSPORT DU COUVAIN AU NIVEAU DE LA RÉPONSE INDIVIDUELLE.....	344
I. Description d'un test de déménagement.....	345
II. Étude du comportement de transport individuel dans 5 fondations pendant 2 mois.....	346
III. Variations individuelles du comportement de transport.....	351
1° Mise en évidence de l'hétérogénéité des réponses : variabilité inter- individuelle.....	351
2° Constance du niveau d'activité individuel dans un même groupe : varia- bilité intraindividuelle.....	354
IV. Initiative du déménagement et niveau d'activité individuel.....	355
V. Technique de transport. Stratégie.....	356
CHAPITRE III. INTERCOMMUNICATION ET DÉMÈNAGEMENT.....	364
I. Signaux des ouvrières et recrutement.....	364
Rappel bibliographique.....	364
II. Signaux du couvain. Rappel.....	373



RÉSUMÉ

Le but des recherches présentées ici 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.

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.

ABSTRACT

The aim of the study described here was to examine the way in which individual work is integrated with collective effort in an Insect society. The study species was the Ant *Tapinoma erraticum*, and the task was the removal of brood during nest transfer.

The behaviour of each worker within a group was observed under controlled experimental conditions. This revealed the permanent influence exerted on each individual by its congeners and by the work accomplished, apart from the relative importance of experience and maturation.

The level of activity of each worker seemed to depend on the physical and social context as well as internal factors. Qualitative and quantitative analysis of this phenomenon, suggested that social regulation determined the distribution of the work forces within a group.

INTRODUCTION

Après un examen préliminaire de quelques traits biologiques de *Tapinoma erraticum* [en partie publié, Meudec (1973)], on s'est attaché à l'étude d'un comportement précis typique de cette espèce : le changement de lieu de nidification. Lorsqu'elles sont perturbées, les ouvrières déménagent emportant tout leur couvain vers un nouveau nid plus propice.

La plupart des expériences ont été réalisées en 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 retenue 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. Dans un premier temps on a observé le phénomène d'émigration sur des colonies entières. Les observations ont été faites dans la nature ou au laboratoire; elles permettent une description globale du phénomène. Quelques signaux ont été testés quant à leur valeur attractive ou répulsive dans une telle situation.

On analyse ensuite plus particulièrement dans des petites colonies ou des groupes la réponse de chaque ouvrière lors d'une émigration, et les variations individuelles du comportement de transport du couvain. L'existence du groupe social est basée sur l'intercommunication : celle-ci est étudiée chez *T. erraticum* pour les signaux visuels tactiles et chimiques, en relation avec le développement et l'expérience des animaux.

L'analyse causale de la variabilité interindividuelle et de la plasticité du comportement de transport est menée en tenant compte des facteurs d'âge, d'expérience et d'environnement social. Les études abordent enfin les phénomènes de régulation sociale en fonction de la composition de la société (sexués, ouvrières et couvain); elles conduisent à une discussion sur la dynamique de ces phénomènes.

Bien que des études biochimiques et neurophysiologiques restent à réaliser, la confrontation de nos résultats permet toutefois d'affirmer l'importance de l'environnement social comme facteur du milieu et son influence sur le comportement individuel.

TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

1. Les conditions d'élevage sont les suivantes :

- pièce climatisée à 25° constant, H.R. 70 %, lumière naturelle;
- boxes climatisés thermopériode : 25° pendant 15 h, 20° pendant 9 h; photopériode : 15 h de jour, 9 h de nuit;
- conservateur à l'obscurité 80 % H.R. 10° constant pour l'hibernation.

2. Les enceintes d'élevage sont d'un type fréquemment utilisé pour l'observation des Fourmis, à savoir un tube en verre de 20 cm de long et 1,5 cm de diamètre entouré d'un cache noir, muni d'un abreuvoir à une extrémité, et à l'autre d'une boîte en polystyrène ($20 \times 10 \times 10$ cm) figurant le milieu extérieur au nid où sont déposés les aliments. Ces nids, mis au point par Chauvin (1947) pour l'élevage de *Leptothorax nylanderi*, ont l'avantage de présenter un gradient d'humidité. Ce gradient permet aux Fourmis de s'établir avec leur couvain dans un endroit assez sec, ce que permettent moins bien les nids en plâtre.

3. La nourriture mise deux fois par semaine dans le milieu extérieur est constituée de miel et d'insectes fraîchement tués (Grillons, Phasmes, Drosophiles, larves de *Tenebrio*).

Les colonies expérimentales sont récoltées en Touraine et élevées au laboratoire pendant 1 mois avant les tests. Les ouvrières testées sont donc — sauf cas particuliers — issues de colonies ayant hiberné au moins une fois dans la nature. Les expériences sont réalisées de mai à septembre.

Photo 1 : dispositif d'élevage.

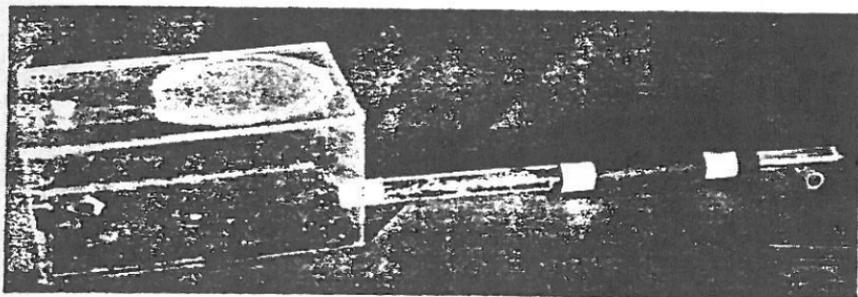


Fig. 1. — Dispositif d'élevage.

TECHNIQUE DES TESTS

Au moment de l'expérience, le tube de verre A où est élevé le groupe testé est mis en continuité avec un tube B de diamètre identique; l'abreuvoir et le cache sont enlevés. Le tube A contenant le matériel vivant est alors posé sur une platine chauffante, ce qui provoque une élévation lente et graduelle de la température jusqu'à 40°. Les courbes d'élévation de température à l'intérieur du tube A et du tube B sont présentées sur la figure 2. Les relevés ont été faits avec un thermohygromètre à sonde (Wallac EP 400). Le test commence dès que le tube est posé sur la platine; on observe alors à la loupe binoculaire les déplacements de chaque Fourmi, c'est-à-dire les explorations effectuées dans le nouveau tube, le nombre de charges — œufs, larves ou nymphes — transportées et le rang de chaque transport. Quand tout le déménagement est terminé, le tube B qui contient alors le matériel vivant peut être pourvu d'un abreuvoir et mis en continuité avec le milieu extérieur initial. Il servira alors de tube d'élevage jusqu'au test suivant (fig. 3 : un dispositif de test).

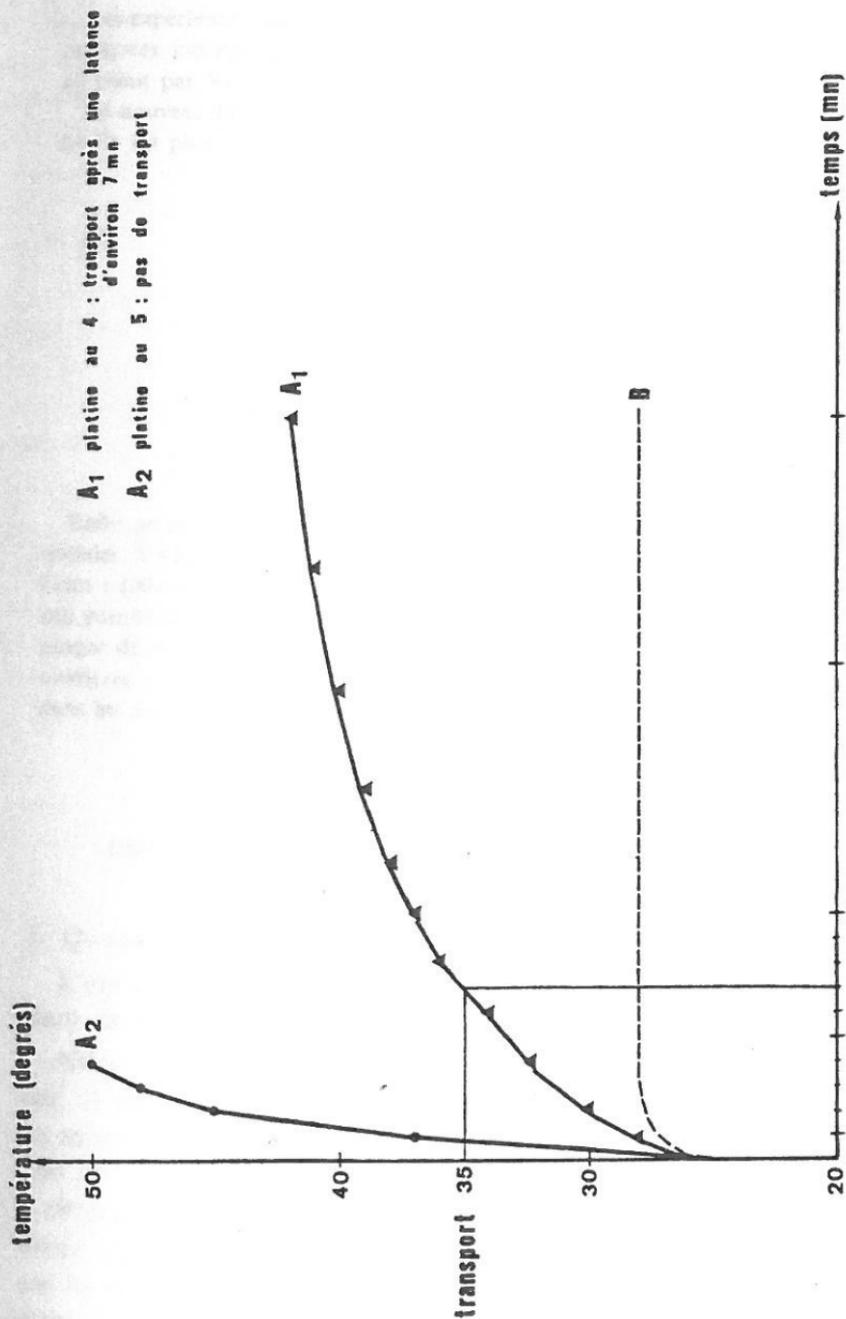


Fig. 2. — Élévation de la température. A, $\Delta\theta$ dans le tube d'origine; B, $\Delta\theta$ dans le tube d'accueil.

Les expériences sont faites sur des colonies entières ou sur des lots d'ouvrières souvent marquées individuellement à l'aide de pastilles de nickel numérotées (technique mise au point par Verron et Barreau, 1975) ou de numéros photographiés.

Le nouveau lieu de nidification, généralement figuré par un tube d'élevage B comme on l'a dit plus haut est parfois présenté sous la forme d'un labyrinthe en T.

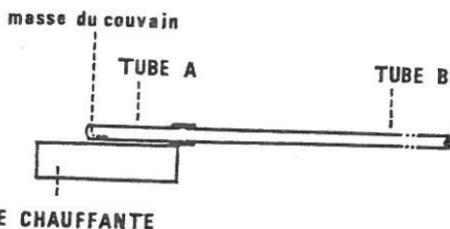


Fig. 3. — Schéma d'un des dispositifs expérimentaux.

Enfin un dispositif particulier a été utilisé pour étudier l'importance des interrelations sociales. Il s'agit d'une boîte d'élevage en polystyrène à 2 compartiments d'égales dimensions : $100 \times 10 \times 5$ mm, jointifs dans le sens de la longueur. Ils sont séparés par un tamis qui permet les transmissions de messages chimiques et visuels à distance, soit par une plaque de verre ce qui supprime la communication olfactive; chacun contient un groupe ouvrières — couvain. La communication entre les 2 groupes est éventuellement possible dans les 2 cas par les vibrations transmises par le substrat.

CHAPITRE I

FACTEURS ÉCOLOGIQUES INDUISANT LE DÉMÉNAGEMENT D'UNE COLONIE DE *TAPINOMA ERRATICUM*

I. Quelques données bibliographiques

L'une des principales caractéristiques des Insectes sociaux est de vivre dans un nid, refuge permanent ou temporaire.

Ainsi « les Insectes sociaux sont intéressants d'un point de vue écologique car ils combinent certaines caractéristiques des plantes et des animaux. Ils sont le plus souvent sédentaires mais d'une façon moins caractéristique que les plantes et contrairement à de nombreux animaux ils n'ont pas à déplacer la totalité de leur masse partout où ils vont. Comme de nombreux animaux ils ont réalisé l'homéothermie et ceux qui ne l'ont pas fait ont les moyens de vivre dans les microzones les plus chaudes à leur disposition. Leurs unités sont comparables, en dimension, taille et en importance de métabolisme, aux mammifères de taille moyenne et aux gros Oiseaux. En fait, ils forment un facteur important et caractéristique de la plupart des écosystèmes » (Brian, 1965).

L'habitat d'une espèce particulière, d'une sous-espèce ou d'une variété est sélectionné en premier lieu par la reine fertile quand elle fonde sa colonie. Si l'environnement, physique et biologique, est convenable et relativement stable, la colonie dans la grande majorité des cas reste stationnaire mais si les conditions deviennent défavorables elle émigre vers un nouveau site. Dans de tels cas ce sont les ouvrières qui sélectionnent le nouvel habitat et qui aussi sont responsables de l'initiative et de l'organisation du déménagement.

Quels sont les facteurs pouvant induire un tel déménagement? On va tout d'abord passer en revue les quelques données bibliographiques (aucune étude systématique ne semble faite à ce sujet sur aucune espèce). D'après Brian (1964), trois des principaux facteurs de distribution sont l'humidité, les facteurs trophiques et le vent, la première condition étant prépondérante.

Il faut ajouter la température (qui est en corrélation avec l'humidité relative), les parasites et les perturbations accidentelles (éboulement, lumière). On sait depuis Stumper (1921, 1922) que les températures compatibles avec l'activité sont caractéristiques pour chaque espèce de Fourmi, elles sont respectivement de 10 à 40° pour *Formica rufa*, de 10 à 28° pour *Lasius niger* et de 8 à 26° pour *Myrmica rubra*.

L'importance de ce facteur thermique et de l'humidité qu'il conditionne dans le nid est montrée par les travaux de Gupta (1966) qui induit le déménagement de colonies d'*Ecophylles* en plaçant les nids au soleil. Cet auteur remarque également que la position du nid varie avec la saison en fonction de la température et cite de nombreuses études ayant mis en évidence le rôle de la température dans la sélection de l'emplacement du nid (Wheeler 1926, Gregg 1947, Allee et coll. 1949, Creighton 1951, Brian 1952, Way 1954, Scherba 1958 et 1961, Vanderplank 1960, Kendeigh 1961, Wilson 1963, Gupta 1964).

L'ombre induit également le déménagement de certaines Fourmis : Carlson et Gentry (1973) en plaçant un écran au-dessus des nids de *Pogonomyrmex badius* déclenchent après 2 ou 3 jours la migration de toutes les colonies ainsi perturbées. Notons que ces Fourmis moissonneuses ont une très forte tendance naturelle à émigrer, puisque 60 à 97 % des colonies émigrent au moins une fois en une saison.

Burns (1973) a également observé cette tendance chez *Dolichoderus taschenbergi* dont l'emplacement des nids change d'une année à l'autre, il remarque l'importance de l'ombrage mais ne fait pas d'étude précise.

Dobrzanska (1973) étudiant le phénomène de migration chez *Formica exsecta* retient les différentes hypothèses formulées plus haut. Dobrzanska et Dobrzanski (1976) soulignent la difficulté d'observation sur le terrain des petites colonies de *Myrmica laevinodis*, que la moindre perturbation — tel un léger déplacement de la mousse ou de la litière aux abords du nid — fait déménager. Il semble, selon ces auteurs, que la tendance à émigrer et à construire des nids rudimentaires caractérise pour cette espèce les jeunes colonies peu peuplées et qu'elle décroît quand les colonies grossissent.

Chez les Fourmis nodames le problème de l'induction du déplacement est plus complexe : pour Schneirla (1971) les alternances de phases de nomadisme et de phases stationnaires sont en relation avec le cycle, le nomadisme étant corrélatif de la présence des larves et de l'ensemble des interrelations qu'elles impliquent. Il distingue les processus d'« émigration » dus à des causes internes à la colonie, de ceux de déplacement (shift) dus à des causes externes. Topoff (1971) pense que ce phénomène est assez rigide chez les espèces polymorphes comme *Eciton* ou *Hamatum* mais que les espèces ayant une population plus uniforme comme *Aenictus* sont plus instables : tous les individus réagissent en même temps aux stimuli perturbants, n'importe quelle excitation comme un manque de nourriture ou une perturbation temporaire à l'extérieur du bivouac peut déclencher une migration.

Quelques auteurs ont travaillé au laboratoire sur les phénomènes de déménagement chez les Fourmis : l'induction des déménagements étant produite par un éclairage brusque sur la colonie (Le Masne 1953, *Ponera eduardi*) (Möglich 1978, *Leptothorax*), par le dépôt d'une piste artificielle (Wilson 1962, *Solenopsis*), par des conditions de nidification « moins optimales » que celles du nouveau nid proposé (Möglich et Hölldobler 1974, *Formica sanguinea* et *Camponotus sericeus*), par la combinaison de plusieurs stimuli désagréables : abreuvoir et nourriture enlevés, lumière sur le nid (Abraham 1976, *Myrmica rubra*), par le dessèchement du nid d'origine (Hölldobler et Wilson 1978, *Oecophylla longinoda*).

Pour tester expérimentalement les Fourmis de façon standardisée, on a élevé lentement la température du nid initial ce qui induit un déménagement rapide (voir technique expérimentale de test). L'objet de ce chapitre est d'examiner les modalités de migration de colonies complètes en conditions naturelles, puis de tester au laboratoire quelques-uns des stimuli pouvant induire l'exode et déterminer le choix du nouveau site.

II. Nidification chez *Tapinoma erraticum*

Il semble que les exigences en ensoleillement soient strictes chez cette espèce (Donisthorpe 1927, Brian 1964, Bernard 1968, Gaspar 1972). Brian remarque que la limite de distribution de cette Fourmi en Angleterre est presque exactement celle des 7 h d'ensoleillement en juin.

Pour Bernard, ce facteur est responsable en partie (avec le peu de fécondité des reines) de la non-dominance de cette espèce dans les régions froides, car elle est par ailleurs très combative; elle vient parfois à bout des *Formica* et repousse les *Lasius*.

Ce caractère serait peut-être la cause des déménagements fréquents — nous y reviendrons — mais il est aussi sans doute à mettre en corrélation avec la grande variété des types de nids qu'a décrit Santschi (1908); soulignant la plasticité du comportement de construction chez *Tapinoma erraticum*, il répertorie 11 modalités différentes de nidification, plusieurs d'entre elles pouvant être utilisées pendant la même année par la même colonie.

Nous avons constaté en Touraine l'apparition au printemps de dômes pour les espèces nidifiant dans les prés. Les récoltes ont montré que dans cette région *Tapinoma erraticum* nidifie dans les endroits secs protégés du vent : sous les pierres dans les carrières (la pierre étant bordée par endroit d'une légère maçonnerie), dans les landes ou les prés abrités et bien exposés au soleil. L'exposition préférée est souvent le sud.

Rappelons que le nid est petit, peu profond, facile à circonscrire, en forme de cuvette de 1 à 2 dm³ de volume.

III. Observation d'un déménagement

1° SUR LE TERRAIN

a) Migrations naturelles

Cette espèce est décrite comme déménageant fréquemment (André 1881, Forel 1920, Donisthorpe 1927) et l'on a pu observer sur le terrain 4 de ces migrations. La première au mois de juin vers 11 h avait lieu sur un terrain caillouteux, à pente abrupte, exposé à l'est, les Fourmis descendant 2 m plus bas.

Les causes probables de ce déménagement semblaient être un éboulement ou une situation de compétition car la densité des nids était très forte (il faut remarquer à ce propos que les biotopes sont très localisés, souvent

quelques dizaines de mètres carrés, avec une densité parfois importante, les nids pouvant être distants de 2 à 5 m).

Le 2^e déménagement a été observé au mois d'août vers 10 h. Le nid quitté était dans un chaume, il avait 3 orifices, aucune maçonnerie; les ouvrières se dirigeaient vers un caillou ombragé en permanence, recouvert de mousse sèche à la lisière d'un bois, 5 m plus loin.

Il se peut que la sécheresse et la recherche d'un endroit relativement plus humide, soient les causes de la migration.

Le 3^e déménagement a été vu en fin de matinée également, après un violent orage, en juin. Les ouvrières transportaient leurs nymphes d'un caillou A vers un caillou B, à très peu de distance l'un de l'autre, à peine 1 m. La pluie a probablement provoqué le déménagement.

Nous n'avons pas vu de transport de petit couvain qui se trouve après vérification entièrement sous le caillou B; et nous nous demandons s'il ne s'agit pas d'un retour à l'ancien nid après déménagement partiel des nymphes.

Le 4^e déménagement observé a eu lieu également après un orage, vers 14 h; il a fait l'objet d'une étude quantitative approximative (voir plus loin).

Le nid déserté était situé sous une pierre, et présentait 2 orifices visibles, 1 (ou plusieurs) sous la pierre; 3 pistes à la sortie du nid fusionnaient 50 cm plus loin en une seule piste étroite de 1 cm sur presque tout le parcours (un élargissement à 5 cm en passant au pied d'une plante sur des feuilles desséchées). La colonie a descendu une butte, traversé un fond mousseux, passé sous une vieille bassine, et s'est installée dans un cailloutis épais à 4 m du nid d'origine.

Le déménagement semble dû à la destruction du nid par la pluie. On n'a pu voir le début d'aucun de ces déménagements, cependant la durée d'observation jusqu'à la fin du transport a rarement dépassé 1 h.

Laissons à Forel le soin de décrire le phénomène : « Les *Tapinoma* changent très souvent de demeure. Je ne puis en donner la raison. Il n'y a aucune Fourmi qui sache déménager avec une rapidité pareille. Elles ne vont quelquefois qu'à 2 ou 3 dm de distance de leur premier nid, mais d'autres fois à plusieurs mètres. Lorsqu'on les voit, on dirait une armée de *P. rufescens* revenant du pillage chargées de nymphes. Il est très rare en effet que les ouvrières se portent les unes les autres. Il y en a 2 à 4 de front et presque toutes portent des nymphes nues car dans ce genre la larve ne

file jamais de cocon. Si l'on revient 2 h plus tard on ne trouve ordinairement plus rien : le déménagement est terminé. A peine 1 ou 2 ouvrières courent encore entre les deux nids. Les reines et les mâles savent suivre les ouvrières à la file dans ces migrations ».

Au cours de l'un des déménagements, nous avons fait trois relevés à une demi-heure d'intervalle. Vu l'intensité du trafic, on a relevé pendant 5 mn la succession des ouvrières chargées et non chargées, allant du nid d'origine A vers le nouveau nid B puis les 5 mn suivantes les ouvrières allant de B vers A. Une ouvrière chargée peut transporter une nymphe, une larve ou un paquet d'œufs ou de petites larves. Le temps que met une ouvrière pour aller de A vers B est de l'ordre de 2 à 3 mn, et les ouvrières ne sont comptées qu'une seule fois dans un même sens à chaque relevé.

On a relevé l'alternance (dans le sens A vers B) des ouvrières chargées et libres ce qui donne une succession du type (L = libre, ch = chargée) : 4 ch, 5 L, 4 ch, 1 L, 4 ch, 1 L, 7 ch, 2 L, etc. On peut remarquer que les ouvrières chargées sont souvent par groupe de 4 à 8 ouvrières (7 groupes et 3 ouvrières isolées sur 10 observations). Ce phénomène est moins net pour les ouvrières sans charges (3 groupes sur 10 observations). Cette remarque sera précisée plus loin après enregistrement au magnéscope d'un déménagement. Le premier relevé a montré en 5 mn, 71 passages de A vers B (37 ouvrières chargées et 34 non chargées), et 43 ouvrières de B vers A (toutes sans fardeau). Le deuxième relevé une demi-heure plus tard a donné un résultat comparable avec un léger accroissement des allers sans charges (31 ouvrières chargées, 49 libres soit 80 passages de A vers B), le trafic retour est un peu plus lent, 34 ouvrières en 5 mn, toutes sans fardeau. Au 3^e relevé — donc 1 h après le début de l'observation — le déménagement est presque terminé, on relève 29 passages de A vers B en 5 mn dont 2 seulement avec transport et 8 retours de B vers A.

Le comptage des ouvrières de A vers B a eu lieu pendant 15 mn, en 1 h et demie d'observation. Si l'on considère que le trafic décroît régulièrement le nombre de transports effectués est de l'ordre de 350. Le lendemain on a déterré la colonie et estimé la population qui comptait environ de 250 à 300 charges pour autant d'ouvrières. On a donc observé presque tout le déménagement, puisqu'on est arrivé au début de la phase de transport.

Ces quelques observations montrent : 1^o que le déménagement est rapide (ce qui recouvre les estimations de Forel et de Donisthorpe qui sont de 1 à 2 h); 2^o que de nombreuses ouvrières non chargées effectuent

le voyage, donc toutes les ouvrières ne semblent pas participer au transport (ici la moitié). Le déménagement est massif et le trafic s'arrête brusquement dès que le couvain est transporté (37 aller-retour lors du dernier relevé, contre 114 au relevé précédent, une demi-heure plus tôt, alors que le transport n'était pas terminé).

b) *Migration induite, étude de la phase précédant le déménagement*

Le nid observé est situé sous une pierre au fond d'une ancienne carrière, à l'extrémité sud près de la paroi (hauteur 2 à 3 m). Les alentours immédiats sont dégagés, ce qui facilitera l'observation. Celle-ci a lieu au mois de juin, en début d'après-midi. La colonie semble au repos : en 5 mn d'observations préliminaires, on note le retour d'une seule ouvrière. Elle vient directement de « l'espace dégagé » et rentre au nid suivant une direction de 20° est.

Après avoir doucement soulevé puis reposé la pierre pour vérifier l'existence de la colonie, nous interposons une lentille optique de 25 cm de distance focale et 20 cm de diamètre entre le soleil et le nid, afin d'élever la température de celui-ci. Les mesures sont faites avec la sonde du thermohydromètre Wallace. La température initiale du nid est de 38°C. Lorsqu'elle atteint 40°C on observe quelques sorties d'ouvrières. Le temps 0 étant le début de l'expérience, ce phénomène se produit après 8 mn. 1 ouvrière sort à 20° est. Elle effectue un aller-retour de 5 cm de longueur à partir du bord de la pierre. L'observation est décrite sur la figure 4.

A 24 mn, le transport commence du nid *n* vers le caillou *b*. On compte en 1 mn 26 ouvrières chargées sortant du nid et 16 non chargées. Quelques comptages ultérieurs toutes les 4 mn, des ouvrières sortant du nid, ont confirmé l'évolution du trafic déjà décrite sur d'autres colonies.

De 28 à 29 mn, 34 ouvrières chargées, 14 non chargées; 32-33 mn, 16 ouvrières chargées, 18 non chargées; 36-37 mn, 16 ouvrières chargées, 28 non chargées (nombreux retours).

39 mn, passage de la reine.

40-41 mn, 10 ouvrières chargées, 30 non chargées; 44-45 mn, 8 ouvrières chargées, 20 non chargées; 48-49 mn, 10 ouvrières non chargées; 52-53 mn, 5 ouvrières non chargées.

Arrêt de l'observation. Le déménagement *sensu stricto* a duré 20 mn. Cette observation porte surtout sur la phase préliminaire. Elle montre que l'exploration est brève (16 mn); une vingtaine de Fourmis tout au plus semblent actives lors de cette phase. Le déménagement se fait d'emblée dans une seule direction, et continue sans interruption jusqu'à ce que toutes les charges soient transportées. Un comptage très approximatif indique 900 ouvrières, 400 charges (couvain varié : œufs, larves, nymphes

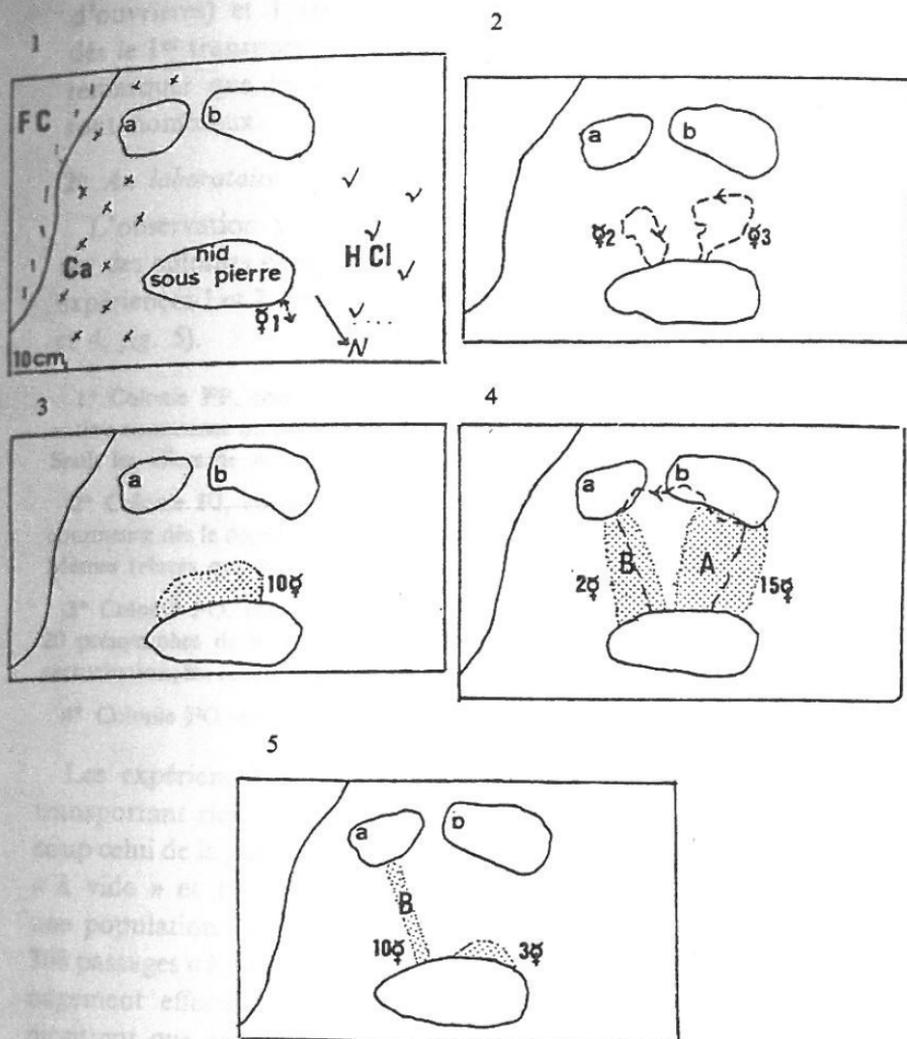


Fig. 4. — Étude d'un déménagement sur le terrain. (1) Ca, cailloutis; FC, flanc de la carrière; HCl, herbes clairsemées; (2) A 12 mn, 2 ouvrières sortent en direction opposée c'est-à-dire du côté de la falaise. Elles effectuent une boucle de 10 cm environ chacune; (3) A 16 mn, 10 ouvrières sont comptées sur l'aire indiquée en pointillés sur le schéma; (4) A 20 mn, le trafic s'intensifie et on peut distinguer deux zones explorées. 15 ouvrières sur la zone A, 2 ouvrières sur la zone B. On observe une ouvrière passant de la zone A vers la zone B sur les pierres. Peut-être d'autres ont-elles passé dessous; (5) A 22 mn, une orientation préférentielle semble se faire pour la zone B qui se rétrécit. 10 ouvrières en zone B. On observe, dans cette zone, deux ouvrières revenant lentement, ensemble jusqu'au nid. Leur démarche est plus lente, hésitante. Peut-être la piste est-elle marquée à ce moment. Dès le retour de ces « recruteuses » supposées, le trafic s'intensifie et 20 ouvrières sortent du nid en 15 s. Elles se dirigent d'emblée dans la zone B, et remontent le parcours des « recruteuses ».

d'ouvrières) et 1 reine. Les ouvrières empruntent toutes la même piste dès le 1^{er} transport; certaines étant chargées et d'autres non. Enfin on peut remarquer que les retours d'ouvrières non chargées vers l'ancien nid *n* sont nombreux.

2° Au laboratoire

L'observation a porté sur 4 expériences : induction de déménagement sur des colonies entières et observation du phénomène global (soit directe : expériences 1 et 2, soit après enregistrement au magnétoscope : expériences 3 et 4, *fig. 5*).

1° Colonie FP, composition : 193 ouvrières, 150 charges (couvain varié). L'observation commence au début du transport et s'arrête 10 mn après la fin du déménagement. Seuls les allers de A vers B sont comptés ainsi que la nature des charges transportées.

2° Colonie FJ, composition : 1 femelle, 124 ouvrières, 108 charges. L'observation commence dès le début de la perturbation. On a pu ainsi observer la phase de recrutement. Mêmes relevés que précédemment.

3° Colonie FO, composition : 100 ouvrières marquées, 50 ouvrières non marquées, 20 prénymphe de sexués, 14 larves. L'enregistrement commence avec le début de la perturbation; les aller et retour sont comptés en fonction du temps ainsi que les transports.

4° Colonie FO *bis*; le test est répété 24 h après sur la même colonie.

Les expériences 1 et 2 montrent qu'un grand nombre d'ouvrières ne transportant rien font le voyage. Ce nombre de voyages dépasse de beaucoup celui de la population totale. Pour la colonie FP on compte 349 voyages « à vide » et 150 « chargés » pendant la durée du déménagement pour une population de 193 ouvrières. De même pour la colonie FJ on compte 368 passages « à vide » et 108 passages « chargés » pendant les 20 mn de déménagement effectif pour une population de 124 ouvrières. Ces nombres montrent que certaines ouvrières effectuent des aller et retour de l'ancien nid au nouveau sans rien transporter. Ces ouvrières participent-elles à l'entretien de la piste?

Cette question sera discutée dans le chapitre sur le recrutement. Un grand nombre d'explorations sans transport précède le phénomène de changement de nid.

Ce phénomène est visible dans la colonie FJ qui a été observée depuis le début d'application du stress. On observe d'abord un premier pic d'explorations pendant le quart d'heure qui suit le stress (maximum atteint : 87 ouvrières dans l'intervalle 5 à 10 mn), puis un second pic (durée 5 mn) rapide et beaucoup plus important (200 ouvrières dans l'intervalle 25 à

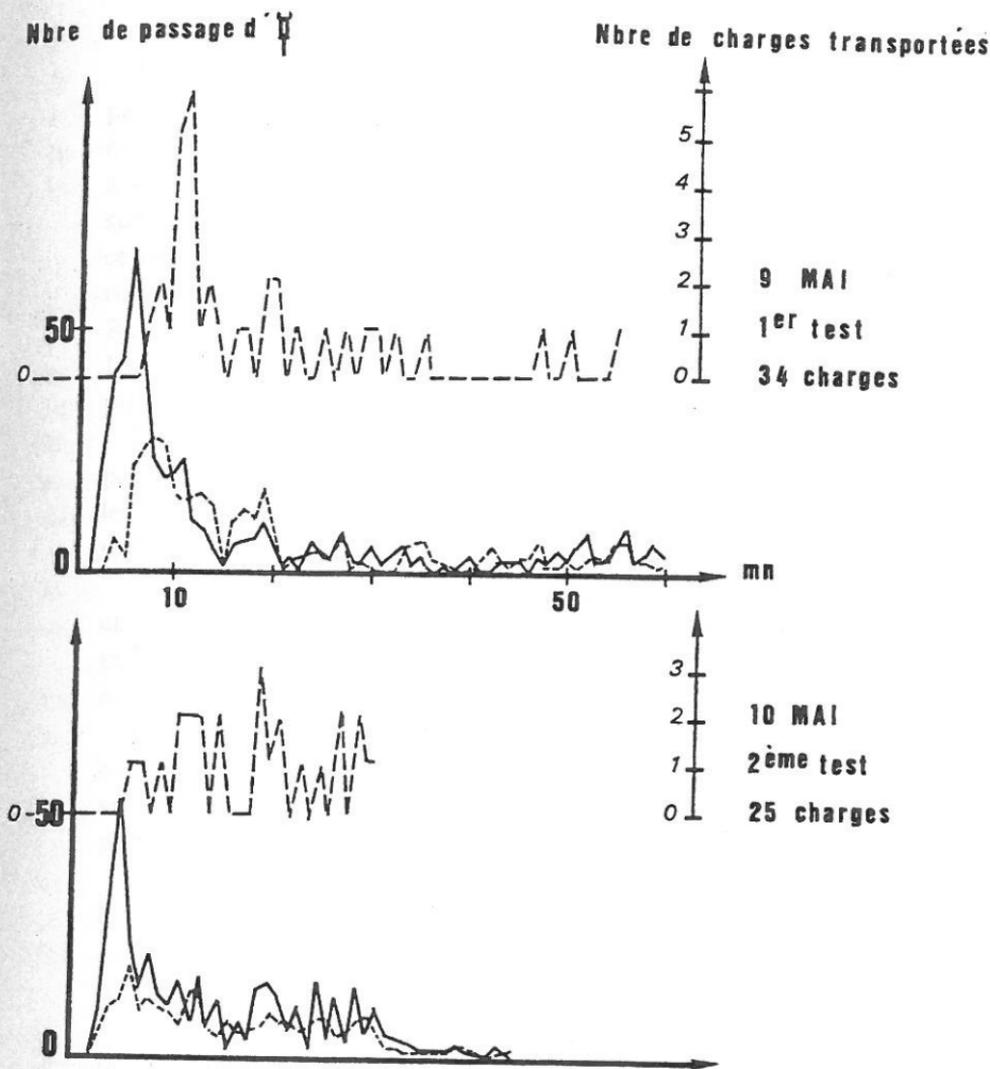


Fig. 5. — Trafic complet pendant un déménagement (colonie Fo 150 ♀ — couvain de sexués, filmée à mi-parcours au magnétoscope) : ——— trafic « Aller » = nombre de passage d' ♀ — chargées ou non — par minute, de l'ancien nid vers le nouveau nid; - - - - - trafic « Retour »; nombre de charges déménagées par minutes (larves et nymphes de sexués).

30 mn) qui correspond au début de la phase de transport, enfin un troisième pic (durée 20 mn) qui s'étale pendant toute la durée du déménagement et atteint son maximum pendant que celui-ci est le plus intense (maximum : 142 ouvrières dans l'intervalle 35 à 40 mn).

La figure 5 confirme ce pic d'exploration préalable. Elle permet d'autre part d'affiner l'analyse, car elle a été obtenue à partir d'enregistrement continu au magnétoscope. L'analyse du trafic peut alors être détaillée à souhait. Elle a été regroupée ici par intervalles de 1 mn, ce qui semblait suffisant pour apprécier les oscillations du nombre d'ouvrières en déplacement. On a compté les ouvrières allant de l'ancien vers le nouveau nid, celles revenant vers l'ancien nid et le nombre de charges transportées. Remarquons qu'il s'agissait ici de couvain de sexués, peu abondant (FO : 150 ouvrières, 34 charges au premier test, 25 au second test effectué 24 h plus tard, quelques prénymphe étant rejetées, mortes).

Le premier pic d'exploration décrit précédemment n'est pas remarqué, peut-être à cause de la lumière qui accompagne la caméra et qui perturbe les ouvrières, peut-être aussi à cause de la composition différente du lot testé.

Le deuxième pic très important d'exploration par des ouvrières non chargées, précède immédiatement le début de transport (de 1 mn, ce qui peut expliquer l'absence de « pic exploratoire » sur l'expérience précédente à intervalles de 5 mn pour la colonie FP).

L'analyse des retours permet de préciser qu'il s'agit bien d'ouvrières exploratrices auxquelles s'ajoutent un grand nombre d'ouvrières qui seront inactives par la suite : elles passent de l'ancien nid vers le nouveau, puis ne bougent plus.

On peut remarquer surtout pour FO *bis* que les transporteuses passent en quelque sorte par « bouffées » de 10 à 15 toutes les 2 ou 3 mn (ce qui avait été déjà deviné dans la nature). Le nombre de retours semble peut-être plus continu.

On peut enfin remarquer que le trafic cesse rapidement dès que le transport est terminé : en 5 à 10 mn, il tombe de 10 passages/mn à 1 ou 2 passages/mn. Les différentes phases qui viennent d'être décrites — exploration et recrutement, transport du couvain, trafic entre les deux nids après ce transport — seront analysées plus en détail ultérieurement. Mais c'est surtout la deuxième partie — à savoir le déménagement SS — qui sera approfondie.

IV. Causes du déménagement

1° ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE QUELQUES STIMULI

12 colonies ont été testées au laboratoire, en leur appliquant séparément les stimuli suivants : 1° chute de l'humidité : l'abreuvoir est enlevé;

2° lumière : le cache recouvrant le tube d'élevage est enlevé; 3° moisissure : le tube d'élevage et l'abreuvoir sont sales et recouverts de déchets, de « champignons » (de nature non déterminée); 4° distance de la nourriture : la nourriture du milieu extérieur adjacent est enlevée et placée 1 m plus loin.

Dans les trois premiers cas la colonie doit traverser la boîte plastique qui lui sert de monde extérieur (15/12 cm) pour rejoindre le nouveau tube d'élevage présentant les conditions optima.

Dans le quatrième cas un nouveau monde extérieur pourvu de nourriture est connecté au premier sans nourriture par un tube de verre de 1 m de long; 2 nouveaux nids optimaux sont proposés simultanément à la colonie : B₁ connecté au premier monde extérieur et B₂ connecté au second monde extérieur (ceci pour voir si l'éloignement de la nourriture oriente le déplacement).

L'analyse des résultats montre que *toutes les hypothèses sont probables : la sécheresse, la lumière, les parasites et les conditions alimentaires peuvent induire le déménagement chez Tapinoma erraticum.*

Il faut regretter l'absence de lot témoin (2 nids proposés — pas de perturbation), et l'absence de tests relatifs à l'influence d'un autre nid de la même espèce ou d'une espèce étrangère, situé à proximité.

Ceci est un sujet intéressant qui demanderait évidemment de nombreuses investigations relatives à l'importance : 1° des colonies en présence; 2° des territoires à leur disposition; 3° de l'abondance des différentes sources de nourriture. La latence entre l'application du stimulus et le déménagement est très variable : de 4 à 51 jours (le test a duré 2 mois, du 20 juillet au 20 septembre).

L'absence d'humidité à l'intérieur du nid semble le facteur prépondérant (il sera ultérieurement employé pour voir la distance limite de déménagement). Le nombre trop faible de tests ne permet pas d'analyser l'importance de la présence de reine, ni celle de la composition de la colonie, ces facteurs restant à analyser : les petites colonies déménagent-elles plus rapidement que les autres (Dobrzanska et Dobrzanski 1976, sur *Myrmica*), la composition et la quantité du couvain interviennent-elles (Schneirla 1971)? Et réciproquement, la répétition des déménagements peut-elle influencer le comportement et la structure de la société?

2° PROBLÈME DE SEUIL (TEMPÉRATURE)

Comme on l'a décrit dans la méthode expérimentale, les tubes d'élevage qui contiennent les ouvrières à tester sont posés sur une platine chauffante,

et leur température élevée lentement. Si la température croît trop brusquement, les ouvrières vont rapidement dans le tube B adjacent et non réchauffé mais ne déménagent pas le couvain, la trop forte chaleur semble les empêcher de revenir vers leur nid initial A.

Quand la température s'élève graduellement, le transport commence après une latence comprise entre 3 et 10 mn, c'est-à-dire lorsque la température du nid s'élève entre 30 et 37°. Le seuil de température à partir duquel commence l'alerte et le seuil nécessaire au transport effectif du couvain dépendent-ils des conditions thermiques dans lesquelles ont été élevées les Fourmis?

Les expériences ont porté sur 6 colonies entières, et 36 groupes de 10 ouvrières : 2 colonies et 12 groupes ont été maintenus pendant 1 mois (juin), soit à 10°, soit à 20° et soit à 25°. Ces lots sont testés dans la pièce climatisée à 25°, un quart d'heure après être sorti de leur étuve. Les colonies ont eu du couvain en permanence et les lots de 10 ouvrières ont été groupés avec 10 nymphes, 24 h avant le test.

La température de l'enceinte A est estimée de la façon suivante : la sonde du thermomètre est introduite dans un tube en verre vide de même dimension que A ayant la même température initiale et posé sur la platine au même instant.

Le seuil de température au-delà duquel s'effectue le déménagement ne semble pas en relation avec les conditions d'élevage, ou alors ce phénomène est masqué par la composition variable des colonies testées (présence d'une reine ou non, importance du couvain).

Par contre le déroulement du déménagement semble plus lent pour les ouvrières sortant de l'étuve à 10° qui sont encore un peu « engourdis » et ont des mouvements ralentis. Ce phénomène est accentué sur les petits groupes, l'isolement relatif affecte beaucoup leur comportement à de faibles températures : aucun des 12 tubes élevés à 10° ne déménage en 30 mn d'observation, les ouvrières passant simplement dans le tube B sans emporter de charge. Les ouvrières élevées à 20° transportent dans 9 cas sur 12, et les ouvrières élevées à 25° dans 12 cas sur 12.

La privation de couvain ne semble guère affecter dans ces derniers cas son pouvoir attractif lors du test (cf. chap. III).

La température ne semble pas ici influencer le phénomène de rétention : on sait en effet que le froid protège chez les Insectes la trace mnémonique (Medioni et Robert 1969). Les ouvrières à 25° en permanence sont légèrement plus rapides que les ouvrières maintenues à 20°. Début du transport

après 282 s ($s = 116$, $N = 12$) contre 382 s ($s = 240$, $N = 9$, écart non sign.). Ceci est dû à l'augmentation du métabolisme général et de l'activité locomotrice en fonction de la température.

Une baisse de température induit-elle aussi le déménagement? Un essai a été fait en posant 10 tubes expérimentaux, comprenant 10 ouvrières et 10 nymphes, sur une platine refroidissante (Fryka-Kaltetechnik KP 250) qui sert à engourdir les Fourmis lors des triages des colonies.

La température du tube en verre a baissé trop brutalement (de 25 à 10° en 3 mn) et les ouvrières se sont immobilisées à l'intérieur de ce tube sans organiser de déménagement vers le tube B adjacent, posé à l'extérieur de la platine donc non refroidi et plus propice.

Par contre, lorsqu'on a éteint la platine et que les ouvrières se sont « réchauffées » graduellement, elles se sont animées et ont déménagé leur couvain. La température de A était alors de 15° dans 2 cas (arrêt de la platine depuis 3 mn), 16° dans 2 cas (arrêt depuis 14 et 15 mn), 17° dans 2 cas (arrêt depuis 20 mn), 3 tubes n'ont pas présenté de déménagement, en 1 h d'observation (les ouvrières sont restées en A avec leur couvain).

Ce test préliminaire permet simplement de présager que des conditions défavorables, tel un refroidissement de la température au niveau du nid, peuvent également induire un déménagement — si ce refroidissement n'est pas trop brutal et si évidemment un lieu plus chaud se trouve accessible. Ce phénomène bien connu conditionne d'ailleurs les déplacements permanents du couvain à l'intérieur du nid en fonction d'impératifs thermiques précis (Wheeler 1910, Wilson 1971).

V. Choix du nouveau site de nidification

1° VALEUR DE QUELQUES SIGNAUX (LABYRINTHE EN T)

On convient facilement que dans la nature les ouvrières qui déménagent leur nid choisissent un emplacement correspondant à certaines caractéristiques. Les critères de choix seront entre autre l'obscurité, le degré hygrométrique et thermique, la nature du sol, et lorsque le déménagement est commencé la présence de congénère et de couvain. Nous avons essayé de préciser la signification de ces différents signaux par une étude expérimentale sur de petits groupes.

Méthode : Test de choix.

Un tube d'élevage de 10 cm de long est mis en continuité avec un petit labyrinthe en T recouvert d'une plaque de verre permettant l'observation.

10 ouvrières et 10 nymphes blanches sont groupées et laissées au repos pendant 24 h avec de la nourriture dans le tube d'élevage; 70 lots sont ainsi formés.

Le lendemain, le tube est mis en continuité avec le labyrinthe. L'une des branches du labyrinthe est pourvue à son extrémité du signal dont on veut étudier la valeur. Ce signal peut, en effet, être attractif, répulsif ou indifférent pour des ouvrières en train de déménager leur couvain. Rappelons que les ouvrières de *Tapinoma* mesurent environ 3 mm de longueur, ainsi une branche de labyrinthe correspond à 10 fois la longueur des individus testés (pour un rat, le même dispositif aurait des branches de 2 m chacune ce qui semble une dimension raisonnable pour un test de choix).

Résultats

Pensant qu'une élévation relativement rapide de la température peut perturber trop violemment les ouvrières, et masquer ainsi un choix possible lors du déménagement, nous essayons d'induire le déménagement par des stimuli moins brutaux :

1° Le cache du tube d'élevage est enlevé et placé à une extrémité du T, l'autre extrémité restant découverte : sur 10 lots d'ouvrières testées aucun n'a déménagé après 24 h. En effet, les ouvrières de *Tapinoma* s'habituent très bien à la lumière, et l'odeur de leur tube semble les retenir dans leur ancien lieu de nidification (10 lots supplémentaires sont testés avec une lampe au-dessus du tube : après 24 h tous les lots ont déménagé vers l'obscurité).

2° L'abreuvoir du tube d'élevage est enlevé et placé à une extrémité du labyrinthe, l'autre extrémité étant fermée par un coton sec; sur 10 lots testés aucun ne déménage : le dispositif ne présente peut-être pas un gradient d'humidité suffisant à l'expression d'un préférendum; de toute façon les ouvrières de *Tapinoma* aiment les biotopes assez secs et l'humidité du tube d'élevage est sûrement suffisante dans la nouvelle situation.

Un « stress thermique » a été appliqué au tube d'élevage et le déménagement observé lors d'une situation de choix.

Différentes conclusions peuvent être déduites des 70 tests réalisés :

1° Lors d'un déménagement les ouvrières choisissent à 100 % un lieu obscur, l'obscurité étant pour les Fourmis un stimulus très attractif.

2° La branche du labyrinthe comportant un abreuvoir est peu attractive, sans doute pour les raisons invoquées précédemment dans les expériences sans stress.

3° On a testé comme stimulus une ouvrière issue du groupe, retenue prisonnière à l'extrémité d'une branche du T. Sur 9 tests avec déménagement aucun n'est effectué vers l'ouvrière prisonnière, 6 sont faits dans

la branche opposée et 3 au croisement des allées. Il semble donc que la substance d'alerte émise par l'ouvrière vivante prisonnière n'a pas pour des ouvrières en train de déménager leur couvain une valeur attractive. Le déménagement étudié ici est un comportement à caractère de survie et une ouvrière en alerte, donc dans de « mauvaises conditions », n'attire pas ses congénères en train de chercher un abri favorable pour le couvain. Le test statistique n'étant pas significatif, on peut supposer une indifférence des ouvrières testées à l'égard de l'ouvrière prisonnière.

4° Enfin on a testé la valeur-signal du couvain. 10 ouvrières sont mises dans un tube d'élevage avec 13 nymphes blanches. Ces nymphes proviennent, selon les tests, de la même colonie que les ouvrières ou d'une colonie étrangère. Le groupe est laissé au repos sous un cache avec de la nourriture (miel + morceau de Tenebrio). 24 h après la composition du groupe, 3 nymphes sont délicatement retirées du tube avec un pinceau et placées à l'extrémité de l'une des branches du labyrinthe. Le tube d'élevage est aussitôt mis en continuité avec le labyrinthe et placé sur la platine chauffante.

Lors des 9 tests préliminaires ainsi effectués, les « nymphes appâts » provenant d'un nid étranger étaient peu attractives (2/6) et les « nymphes appâts » provenant du même nid que les ouvrières testées ne l'étaient pas du tout (0/3).

On a alors repris ces expériences, pensant que les ouvrières étaient perturbées par le retrait préalable des nymphes. Au lieu de tester le groupe aussitôt après le retrait des nymphes, un délai de 1 h a été observé entre les deux opérations.

Les résultats obtenus sur 24 expériences sont plus homogènes et intéressants. Lorsque les nymphes du lot testé — nymphes à transporter et « nymphes appâts » — proviennent d'un nid étranger, le transport a lieu dans 10 tests sur 10 mais jamais vers les « nymphes appâts ».

Lorsque les nymphes — à transporter et « appâts » — sont issues de la même colonie que les ouvrières, le transport s'effectue à 100 % et dans 10 tests sur 14 vers les « nymphes appâts ».

En conclusion, les ouvrières perturbées transportent toutes les nymphes homosécifiques, mêmes celles qui ne proviennent pas de la même colonie. Par contre seules les nymphes de la même colonie sont reconnues comme attractives pour un nouveau site de nidification.

N. B. — Nous avons effectué 2 tests complémentaires afin de vérifier que les nymphes fraîchement déplacées n'émettaient pas de substance d'alerte comparable à celle des ouvrières. Soit 10 ouvrières et 10 nymphes issues de la même colonie, donc adoptées dans un petit tube d'élevage. 24 h après, 1 nymphe est prélevée doucement avec un pinceau « sans odeur » (trempé dans l'alcool puis dans l'eau).

Cette nymphe est emprisonnée à l'extrémité d'une des branches du labyrinthe de telle sorte que les ouvrières puissent la toucher mais non la déplacer. Dans les deux cas 2 ouvrières essayent de libérer la nymphe prisonnière tandis que le regroupement s'effectue près de cette nymphe. Ce deuxième point indique une attractivité des « nymphes appâts ».

Enfin on a testé avec les transporteuses des stades de développement autres que le stade nymphal et, comme on pouvait s'y attendre, montré que les œufs et les larves du même nid que les ouvrières avaient une valeur attractive pour celles-ci lors du choix, du nouveau site.

En résumé, lors d'un stress thermique des petits groupes d'ouvrières de *Tapinoma erraticum* transportent tout le couvain de la même espèce qui leur est proposé. Le choix du nouveau site de nidification s'effectue en fonction de différents signaux; soit de nature physique provenant du biotope ss; soit de nature biochimique provenant de l'ensemble de congénères adultes ou du couvain. *L'obscurité, les nymphes ou les larves homospécifiques du même nid sont des signaux attractifs*; les nymphes homospécifiques d'un autre nid semblent répulsives. Les autres signaux testés ne donnent pas de résultats significatifs (congénère captive, humidité).

2° DISTANCE DU NOUVEAU SITE

Les observations faites dans la nature montrent que la distance séparant l'ancien nid du nouveau se situe entre 1 et 5 m. Aucun des auteurs déjà cités n'a donné de chiffres précis (Donisthorpe « une certaine distance », Forel « de 2 à 3 dm à plusieurs mètres »).

On a tenté en laboratoire de voir la distance limite qui pourrait être atteinte lors d'un déménagement. Pour cela on a connecté les nids d'origine A (auxquels on enlève l'abreuvoir) avec des nids favorables B situés à des distances variables. On a pour cela utilisé un cathéter de polyéthylène (chimiquement neutre) de 1 cm de diamètre et intercalé tous les 5 m, un milieu extérieur sous la forme d'une boîte en plastique (10×5×5 cm) avec un tamis pour l'aération, et de la nourriture (miel + larve de *Tenebrio*) mais pas d'abreuvoir.

Les colonies testées comprenaient 1 reine, 1 centaine d'ouvrières et du couvain; l'une d'entre elles (FR₂) avait une vingtaine de femelles ailées au moment du test. Les distances testées sont les suivantes : 1 m (colonie EY), 5 m (colonies FA, FD, FX, FK), 10 m (FB, FT et FS), 15 m (FR₂ et FJ), 20 m (FP et FR₁). L'exploration est progressive : le lendemain du test les ouvrières sont vues à 5 et 10 m dans tous les cas, et même 15 m pour les femelles ailées de FR₂; 3 jours plus tard 3 des 4 tubes qui en ont la possibilité explorent

jusqu'à 15 m (FR₂, FP et FR₁). Les 20 m sont atteints après 5 jours. Seule la colonie FJ n'a pas exploré jusqu'au maximum du terrain disponible; curieusement, elle n'a pas dépassé le milieu extérieur situé à 5 m.

Des ouvrières vivantes et des cadavres d'ouvrières sont retrouvés dans tous les milieux extérieurs, mais il n'y a jamais de cadavres dans le tube : s'agit-il d'ouvrières mortes, transportées jusque-là par leurs compagnes ou d'exploratrices n'ayant pas retrouvé le chemin du retour?

Quoiqu'il en soit, les exploratrices ont été incapables d'organiser un déménagement à une distance supérieure à 5 m. Le nid B situé à 1 m a été occupé après 8 jours par EY; les nids situés à 5 m ont été occupés après 8 jours par la colonie FK, après 13 jours par la colonie FX, et après 15 jours par la colonie FA. FD n'a pas déménagé, ni les autres colonies qui avaient des nids B à leur disposition à 10, 15 et 20 m : toutes les ouvrières de ces nids étaient mortes 3 mois plus tard, faute d'humidité (sauf 5 femelles ailées survivant en FR₂ dans le nid B = 15 m).

Lorsque le nid favorable B était situé à 10, 15 ou 20 m du nid initial A asséché expérimentalement, les ouvrières mourraient en A sans déménager.

Ainsi on n'a pas pu induire, au laboratoire, de transport de couvain par les ouvrières à une distance supérieure à 5 m. Ce chiffre est cependant considérable, puisque 1 000 fois la longueur de l'animal est comparable à une distance de 200 m pour un rat. Cette distance-limite est due sans doute à l'incapacité des ouvrières de recruter au-delà de 5 m, ceci est peut-être dû dans cette expérience à l'effacement de la piste sur le support plastique utilisé. (Wilson 1962, a noté que les phénomènes de trace de *Solenopsis* persistaient 2 mn sur le verre, et 20 mn sur le papier filtre.)

Ainsi, l'observation de déménagements de colonies de *T. erraticum* sur le terrain et au laboratoire permet de distinguer dans ce phénomène 3 phases :

- 1° Une phase d'exploration et de recrutement.
- 2° Une phase de transport du couvain.
- 3° 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. Leur retour au nid provoque la sortie 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 des ouvrières 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 font sans doute 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, et les différents stimuli que nous avons testés ont été 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 de ce 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.

CHAPITRE II

ÉTUDE DU COMPORTEMENT DE TRANSPORT DU COUVAIN AU NIVEAU DE LA RÉPONSE INDIVIDUELLE

L'étude bibliographique et la discussion concernant cet aspect du comportement seront faites dans le chapitre V sur la régulation sociale, à la lumière de toutes les données.

Après avoir décrit un test-type, ce chapitre analyse d'abord le comportement de 5 fondations de *Tapinoma erraticum* (fig. 6) lors d'un test de

déménagement du nid à raison d'un test par semaine pendant 2 mois. Cette observation permet de soulever différents problèmes quant à l'évolution du comportement individuel des ouvrières âgées et des ouvrières écloses pendant la durée des expériences.

Ces questions seront ensuite précisées par des tests complémentaires, de plus courte durée, portant sur des lots de composition déterminée qualitativement et quantitativement.

Lors d'expériences décrites aux chapitres IV et V, on fera varier expérimentalement soit l'âge des individus (groupes d'âge homogènes, groupes de structure d'âge déterminée), soit la proportion de couvain par rapport au nombre d'ouvrières, soit l'effectif global du groupe, le rapport du nombre de transporteurs au nombre d'éléments transportés restant constant. L'ensemble de ces tests permettra de discuter de façon plus approfondie les résultats que l'on va maintenant décrire.

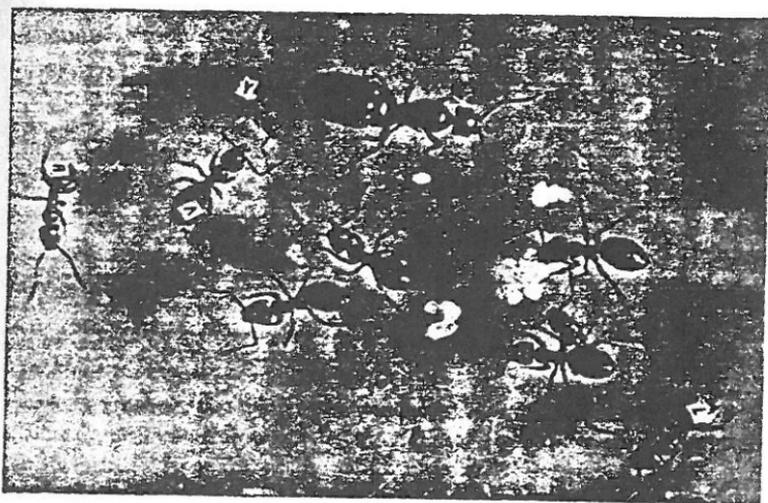


Fig. 6. — Fondation de *Tapinoma erraticum*.

I. Description d'un test de déménagement

10 ouvrières et 10 nymphes, prélevées dans la même colonie, sont groupées dans un tube d'élevage. 24 h plus tard le tube est déposé sur la platine chauffante, et le manchon retiré. L'observation commence à ce moment t_0 . Elle dure jusqu'à ce qu'on n'observe plus aucun trafic d'ouvrière pendant 3 mn consécutives après la fin du transport de toutes les charges. Dans le déroulement du déménagement on peut considérer 4 phases :

1^{re} phase (durée t_1) : les ouvrières ne prennent aucun élément du couvain dans leurs mandibules. On observe parfois de légers sursauts (comportement d'alerte) des ouvrières, qui restent sur le couvain.

2^e phase (durée t_2) : après un temps variable, ici égal à 2 mn, on observe un premier type de mouvement désordonné. 3 ouvrières (M, P et S) prennent chacune une nymphe dans leurs mandibules. Elles font subir à leur charge quelques faibles déplacements, mais toujours à proximité de la masse du couvain (éloignement de 1 cm au maximum). L'une des ouvrières, M, plus agitée, effectue 2 aller-retour vers le tube B respectivement à 7 puis à 4 cm de la jonction des tubes A et B. Puis elle revient et prend une nymphe dans ses mandibules.

3^e phase (durée t_3) : la Fourmi exploratrice M transporte la nymphe qu'elle vient de saisir, et la dépose dans le tube B à 4 cm de la jonction AB. Le moment du dépôt de la première charge est séparé ici du temps t_0 par un intervalle de 7 mn 15 s; puis une orientation du mouvement se dessine. 1 s plus tard l'ouvrière P transporte une nymphe dans le tube B. Les transports ont alors lieu dans l'ordre suivant M, P (déjà observé), M, I, P, M, J, M, J, Z. Le transport s'est effectué sans interruption, tout le couvain est remis en tas sur la première charge et se trouve donc regroupé d'emblée. La durée du transport de tout le lot expérimental est ici égale à $t_3 = 4$ mn 35 s.

4^e phase (durée t_4) : tout le transport est terminé, les ouvrières M et I effectuent de nombreux aller-retour entre A et B. Au bout de 12 mn les ouvrières se calment et ne font plus d'aller-retour pendant 3 mn.

Cette description montre les éléments qui seront quantifiés au cours de cette étude. En fait, on a focalisé ici notre attention sur la 3^e phase décrite, c'est-à-dire celle du transport *sensu stricto*, et c'est surtout le comportement individuel des transporteuses qui a retenu notre attention.

II. Étude du comportement de transport individuel dans 5 fondations pendant 2 mois (mai-juin) (tableau I)

A la sortie de l'hiver, on a marqué à l'aide de numéros les individus de 5 petites colonies de *Tapinoma erraticum*, fondées l'été précédent au laboratoire.

Chacune comprend 1 reine, et 5 à 15 ouvrières ayant survécu à la période d'hivernation. Chaque colonie contient un peu de couvain hivernant, soit 15 à 20 larves qui, dès le premier mois d'élevage, se transforment en nymphes puis en jeunes ouvrières. Notons que la reine ayant recommencé à pondre l'effectif des charges à transporter a par moments, triplé.

Il faut enfin remarquer qu'un grand nombre des ouvrières âgées n'ont pas terminé la série d'expériences (la manipulation étant probablement la cause de leur mort prématurée). L'effectif de ces 5 petites groupes a donc été constamment fluctuant : morts, éclosions, ponte (la métamorphose et le développement du couvain fait également varier les conditions expérimentales, car les œufs et les petites larves sont transportés par paquets, alors que les grosses larves sont transportées isolément).

Les 5 groupes, observés pendant 7 semaines, ont donné les résultats notifiés au tableau I. Sur ce tableau sont indiqués le numéro de chaque individu et le nombre de transports effectués par celui-ci lors de chaque test. L'apparition et le comportement des jeunes ouvrières a également été noté. Ceci permet de faire quelques observations préliminaires.

1° Si l'on considère un seul test pour un seul tube, on voit que les ouvrières ne présentent pas toutes le même niveau d'activité : ainsi dans le tube IV il y a eu au 1^{er} test 6 transporteuses sur les 9 ouvrières testées, elles ont déménagé respectivement 5, 3, 1, 1, 1 et 1 charges; dans le tube V au premier test l'ouvrière n° 73 seule a effectué les 11 transports à réaliser.

2° Si l'on considère l'ensemble des 7 tests pour un même tube, on voit que certaines ouvrières ont un niveau d'activité constant (fort ou faible) alors que d'autres ont une activité beaucoup plus variable (ainsi pour le tube V l'ouvrière n° 32 a une activité presque nulle — nombre de transports à chaque test : 0, 0, 0, 2, 0, 0 — l'ouvrière n° 73 a une activité permanente : 11, 6, 7, 4, 4 et 2 transports).

3° 25 % des jeunes ouvrières nées pendant la durée de l'observation transportent dès le 1^{er} test, moment où elles sont âgées de 6 jours au plus. 91 % des jeunes ouvrières transportent au 1^{er} ou au 2^e test (chiffre calculé sur 20 ouvrières observées pendant 3 semaines au moins). Ceci indique qu'une semaine de maturation suffit à la plupart des individus pour exprimer un comportement de transport du couvain dans une telle situation, 5 % des ouvrières transportent après 15 jours et 4 % restent inactives pendant la durée des tests. Les jeunes ouvrières actives entrent en compétition avec les vieilles pour effectuer le travail de déménagement, ce qui réduit évidemment la tâche accomplie par les ouvrières âgées survivantes.

4° Dans les 5 fondations étudiées, le maintien de la reine et le cycle de la population larvaire causent, comme on l'a dit, une fluctuation de l'effectif à transporter. Comment se répartit le travail lorsque la quantité de charges varie? Des expériences complémentaires seront décrites par la suite, mais on peut dégager des résultats les deux notions suivantes :

— Le nombre de transporteuses semble croître lorsque la quantité de couvain passe de 0 à 2 charges par ouvrière. Par contre la totalité de l'effectif des ouvrières est rarement engagée dans l'activité de transport (exemple : tube II, 2^e test : 4 charges 3 transporteuses; 5^e test : 23 charges 8 transporteuses).

— Que se passe-t-il au niveau individuel, quand le nombre de charges à transporter dépasse 2, par ouvrière. Ceci s'est produit dans 10 cas sur 36. Dans un seul de ces cas (colonie IV, 3^e test) toutes les ouvrières ont été actives, dans les autres tests le surcroît

TABLEAU I
 Activité individuelle, fondations I à V

N°♀	Date des tests					Tapinoma I		Nb total de transport/7 S.	Nb d'initiative
	30 avril	6 mai	13 mai	27 mai	4 juin	11 juin	18 juin		
48	1	1	0	0	1	0	m	(3) (□)	-
51	1	-	4	4x	7x	1	4	21 *	2
54	1	1	3	2	1	3	1	12	-
61	-	-	3	8	1	1	3x	16 *	1
vieilles				44	-	1	-		-
				67	-	-	-		-
				72	-	2x	2		1
				74	-	-	-		-
				75	-	-	-		-
				81	-	-	-		-
				83	4	-	-		-
				38	2	m			-
n°♀ jeunes								44 : 1 45 : x2 9 60 : 1 x3 x4 62 : 0 0 2 66 : 2 0 0	

Tapinoma II									
00	-	-	1	2	-	1	1	5	-
5	-	-	3	-	3	-	1	6	-
9	1	-	-	-	-	-	-	1 □	-
16	1	-	-	-	-	-	-	1 □	-
18	-	-	-	2	-	-	m	(2)	-
24	-	1	1	-	-	-	3	5	-
27	1	-	3	1	-	-	1x	6	1
42	1	2	-	5	1	5	-	14	-
49	-	-	2	-	4	-	3	9	-
70	-	-	-	8x	3	1	m	(12)	1
71	1	-	1	-	6	1	1	10	-
77	-	-	4	-	1	9x	1	15 *	1
84	2x	1x	-	-	2	8	1	14	2
				74	-	-	-		-
				93	3	2	-		-
				25	-	-	-		-
				40	-	m	(8 : 0 0 x3 0 x3)		-

□ faible transporteuse NT < 1 par test

* forte transporteuse NT > 2 par test

m : ouvrières mortes

TABLEAU I (Suite)

Tapinoma III

88	2	-	3	3	-	-	m	(8)	-
98	2	6	1	4	-	-	m	(13)	*
1	1	-	4	7	1x	1	-	14	1
91	1	-	7x	9	12	1	-	30	*
		58	-	2	1	-	-	-	-
		72	1	3	3	-	-	1
		5	-	7	1	1	-	-
		8	-	3	-	2	-	-
		74	3	-	3	-	-	-
		59	-	-	-	-	-	-
		35	-	-	-	-	-	-
		97	-	-	1	-	-	-
		93	-	1	1	-	-	-
		92	2	5	1	-	-	-
		66	-	1	7x	-	-	1
		95	-	-	10	-	-	-
		79	1	3	-	m	2 : 1	-
		91	2x	-	-	-	82 : 4x 5 3 5 0	-
								90 : 0 1x	1

Tapinoma IV

76	-	2	5	1	10	3	2	23	*	1
92	3	1	1	1	-	-	-	6	-	-
00	1	-	1	-	-	m	-	(2)	□	-
87	1x	1	3	1	-	m	-	(6)	-	1
82	5	2	2	4	-	1	-	14	-	-
20	1	-	3x	2	6	3	1	16	*	1
			69	1	-	1x	-	-	-	1
			36	3	-	1	2	-	-	-
			54	-	2	-	-	-	-	-
			57	-	2	3	-	-	-
			87	-	-	1	-	-	-
			77	-	-	1	-	-	-
			73	-	-	1	-	-	-
			80	-	-	2x	-	-	-
								m	71 : 0 0 1	-
								-	77 : 0 0	-
								-	93 : 1 10x 1 5x	-

Tapinoma V

6	-	2	-	2	-	-	-	4	□	-
32	-	-	-	2	-	-	-	2	□	-
45	-	2	-	-	2	2	-	6	-	-
62	-	2	-	-	-	-	-	2	□	-
73	11x	6x	7	4x	4	2	-	34	*	3
88	-	2	3	1	-	m	-	(6)	-	-
		84	-	6	-	4	-	-	-	-
		85	3x	-	-	-	-	-	1
		82	-	5x	-	-	-	-	1
		92	-	1	-	-	-	-	-
		90	1	1	-	-	-	-	-
		76	3	1	-	-	-	m	13 : 0
		33	-	-	-	-	-	-	36 : 0 0 8x
									-	89 : 0 0 0

de travail a été effectué grâce à la contribution plus forte d'une ouvrière qui a présenté une activité importante et stable au cours de tous les tests. Cette ouvrière a transporté alors plus du tiers des charges (ouvrière n° 61, colonie I, 4° test; ouvrière n° 91, colonie III, 3°, 4° et 5° test; ouvrière n° 93, colonie IV, 2° test; ouvrière n° 73, colonie V, 2° test; ouvrière n° 84, colonie V, 4° test = jeune ouvrière de 15 jours). Notons que dans 2 tests, le surcroît de travail a été effectué par un léger accroissement de l'activité de plusieurs ouvrières moyennement actives (ouvrières n°s 51, 54, 60 et 61, colonie I, 3° test, et ouvrières n°s 76, 87, 20, colonie IV, 3° test). Voir tableau I.

Ainsi, quand la quantité de couvain augmente au-delà du rapport 2 charges/1 ouvrière, il n'y a pas augmentation du nombre de transporteuses mais augmentation du niveau d'activité de 1 à 4 ouvrières parmi les plus actives (pour un groupe d'une dizaine d'ouvrières).

Ceci pose le problème d'un phénomène de régulation sociale en fonction de l'ampleur de la tâche à effectuer, et sera précisé ultérieurement.

Rappelons que dans la nature le nombre de charges à transporter par les ouvrières est en moyenne de 0,55 avec un écart-type égal à 0,48. Les moyennes mensuelles extrêmes étant 0,11 au début du printemps et 1,13 en mai-juin. Ces données ont été obtenues par l'inventaire de 28 colonies, qui ont permis d'étudier le cycle de *Tapinoma erraticum*.

La valeur maximale a été observée pour la colonie AU avec 2,93 (juillet) soit jusque 3 charges par ouvrière et le score minimal pour la colonie AN 0,03 (avril), il s'agit d'une colonie dont la reine est morte pendant l'hiver sans doute et qui n'a que quelques grosses larves. Ce rapport est bien sûr approximatif, le petit couvain a été regroupé à raison de 10 éléments pour 1 charge.

En ce qui concerne la durée des différentes phases du test, elles ne varient guère d'une expérience à l'autre. Sur les 34 tests effectués, la phase d'alerte et d'exploration ($t_1 + t_2$) qui précède le premier transport effectif dure en moyenne 290 s avec un écart-type $s = 305$. La durée totale du test jusqu'à la fin du transport a une moyenne de 418 s ($s = 274$, $N = 34$). La reine change de nid au début du « trafic » : latence moyenne depuis le début de la perturbation 297 s ($s = 230$, $N = 34$). Elle transporte rarement; la reine IV a effectué 1 transport au 5° test et 2 transports au 7° test, la reine V a effectué 1 transport au 4° essai. Tous les groupes répondent avec une rapidité comparable dans la même situation de perturbation (de quelques minutes à 10 mn). C'est la composition du groupe d'individus transporteurs qui varie.

Reprenons maintenant, point par point, chacune des questions soulevées par l'étude des fondations : l'hétérogénéité et la constance des niveaux

d'activité individuels vont être abordés dès maintenant. L'importance de la structure d'âge du groupe testé et les phénomènes de régulation sociale seront étudiés aux chapitres IV et V.

III. Variations individuelles du comportement de transport

1^o MISE EN ÉVIDENCE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DES RÉPONSES : VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE

Deux types d'expériences ont été réalisés sur des individus adultes pris au hasard dans une colonie, marqués individuellement et rassemblés par groupes de 10 avec 10 nymphes issues de la même colonie, dans des petits tubes d'élevage A.

Dans la première série d'expériences, 17 groupes ont subi 10 tests de déménagement consécutifs. Dès que les ouvrières ont déménagé les 10 charges du tube A vers le tube B adjacent non chauffé, le tube A maintenant vide est remplacé par un nouveau tube propre C. Pour le 2^e test le tube B, qui contient alors le couvain et les ouvrières, est placé sur la platine chauffante et les ouvrières déménagent de B vers C. Le tube B est ensuite changé par un tube D. Cette opération est réalisée 10 fois de suite sans interruptions.

Dans la 2^e série de 26 groupes, les ouvrières transporteuses sont retirées du tube à l'aide d'un microaspirateur dès qu'elles ont effectué un transport. Le catheter situé à l'extrémité de celui-ci est mobile dans le tube B et permet de prélever l'ouvrière dès qu'elle a déposé sa charge. Le test est unique, chronométré et arrêté à 30 mn.

L'analyse des résultats montre que les transports ne s'effectuent pas de la même façon dans les deux séries d'expériences : quand les ouvrières sont laissées dans l'enceinte (1^{er} type d'expérience), le transport s'effectue sans discontinuer et les 10 charges sont transportées rapidement, les ouvrières les plus actives effectuant des aller-retour pour transporter plusieurs charges.

Lorsqu'on enlève les ouvrières transporteuses dès qu'elles ont effectué un transport (2^e type d'expérience) il se produit un étalement des transports dans le temps.

Dans les expériences de 2^e type, chaque ouvrière a la possibilité de transporter une nymphe mais une seule. Les résultats indiquent une hétérogénéité de la réponse des ouvrières devant une même situation, le temps de latence avant le transport effectif d'une nymphe variant fortement selon les ouvrières.

Dans cette situation, 36 % des ouvrières n'effectuent aucun transport en 30 mn : $N = 26$, moyenne 3,6/10, écart-type 2,5. Ainsi on peut mesurer, dans cette situation de test, le niveau d'activité de chaque ouvrière par le temps de latence qui sépare la mise en condition de stress et le transport d'un élément du couvain vers un nouveau site de nidification : ce niveau varie d'une ouvrière à l'autre.

On considère plus en détail la 1^{re} série d'expériences, où les ouvrières sont laissées dans le tube et l'expérience répétée 10 fois consécutivement : pour chaque essai, on note le nombre d'ouvrières réellement transporteuses à ce moment et le nombre d'ouvrières ayant effectué au moins un transport depuis le début de la série d'essais consécutifs. L'expérience dure 1 h.

Les résultats obtenus sont groupés dans la figure 7. Ils montrent que lorsqu'on observe sans interruption pendant 1 h un lot de 10 ouvrières mises en présence d'un lot de 10 nymphes dans un gradient thermique, les ouvrières capables de transporter une nymphe sont de plus en plus nombreuses. Dans chaque tube une moyenne de 9 ouvrières sur 10 ont pu exprimer un comportement de transport lors des 10 tests successifs (moyenne 9,18 $N = 17$, écart-type 1,01).

Le pourcentage d'ouvrières réellement transporteuses à chaque instant croît légèrement au cours des premiers essais, puis se stabilise autour de 60 %. Le nombre réel de transporteuses lors du 10^e essai est en moyenne de 6 sur 10 ouvrières (moyenne 6,65, $N = 17$, écart-type 1,41).

Ce résultat (figuré par la dissociation entre les deux courbes de la figure 7) correspond à une hétérogénéité du niveau des ouvrières dans le comportement de transport (pendant la durée de l'observation).

En effet, si toutes les ouvrières étaient au même niveau une fois qu'elles commencent à transporter, il y aurait à chaque essai autant d'ouvrières transporteuses que d'ouvrières ayant montré une aptitude au transport (c'est-à-dire superposition des deux courbes).

Du fait que les ouvrières les plus actives ont ici la possibilité de revenir vers les nymphes et d'effectuer plusieurs transports à elles seules, il ne reste plus de charge pour les ouvrières les plus lentes même si elles ont montré qu'elles étaient aptes au transport.

Il se produit ici une compétition pour la prise des charges, au bénéfice des ouvrières les plus rapides (qui transportent constamment pendant la série de 10 essais) tandis que les ouvrières à faible niveau d'activité effectuent une sorte de roulement au hasard, les charges étant en nombre insuffisant

pour leur permettre d'intervenir. Enfin certaines ouvrières (pendant l'heure d'observation) n'effectuent aucun transport.

N. B. — Une contre-expérience a été faite avec 10 lots de 3 ouvrières et 3 nymphes, laissées en présence (expérience de 1^{er} type). Le transport est terminé en moins de 30 mn dans toutes les expériences. Le nombre de transporteuses représente 60 % de l'effectif testé (nombre moyen par tube 1,8/3, $s = 0,78$, $N = 10$).

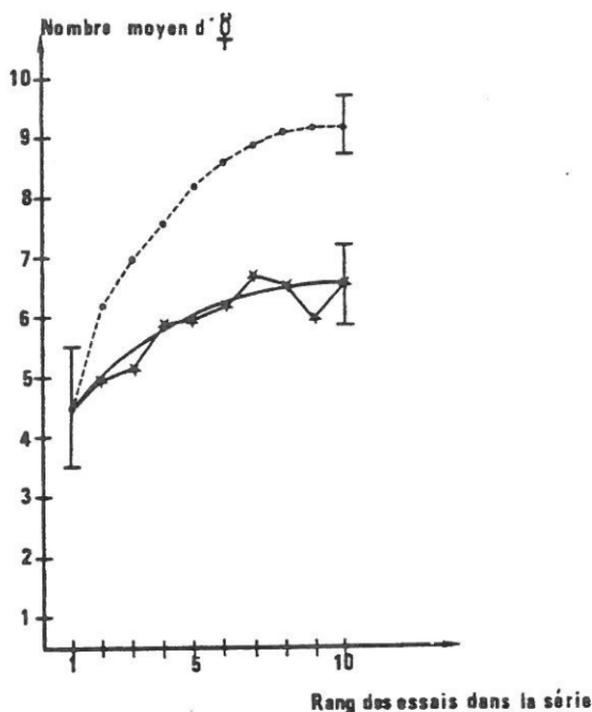


Fig. 7. — Évolution du comportement de transport des nymphes par les ouvrières au cours de 10 essais consécutifs : - - - - - ouvrières ayant effectué au moins un transport depuis le début de la série d'essai; — × — ouvrière transportant effectivement au cours de l'essai. — — — Intervalle de confiance à 5 % (chaque courbe représente 17 séries de 10 essais consécutifs).

Cette expérience montre que ce n'est pas le faible nombre d'ouvrières en présence qui empêche la réalisation complète de la tâche dans les expériences de 2^e type et confirme l'existence d'ouvrières momentanément « inaptées » au transport (« inapte » = n'effectuant pas de transport en 30 mn sans compétition). Nous verrons plus loin si cette propriété est constante, si elle dépend de la situation expérimentale et si elle varie dans le temps pour un même individu.

2° CONSTANCE DU NIVEAU D'ACTIVITÉ INDIVIDUEL DANS UN MÊME GROUPE : VARIABILITÉ INTRAINDIVIDUELLE

Parmi les 17 groupes utilisés précédemment (10 ouvrières et 10 nymphes) ayant subi 10 tests consécutifs, 4 groupes ont été maintenus en élevage et ont subi un test quotidien pendant 10 jours.

Sur les 40 ouvrières éprouvées, 10 % ont été actives le premier jour et le sont restées pendant les 10 jours d'expérimentation; et 27 % éprouvées comme faibles le 1^{er} jour (10 expériences consécutives) le sont restées dans la 2^e série d'expérience.

On a, pour chaque ouvrière, mesuré la variabilité de la réponse en fonction des différents tests et considéré comme constante toute Fourmi dont la moyenne des niveaux à 10 jours différents est comprise dans l'intervalle de confiance qu'elle a obtenu lors de la première série d'expériences (10 expériences consécutives le même jour).

Arbitrairement, les ouvrières sont, d'après leur réponse, classées dans l'une des trois classes suivantes :

— faible activité de transport $NT < 1$; NT : nombre moyen de transports sur les 10 expériences (faites soit le même jour, soit à 10 jours différents);

— moyenne activité de transport $1 \leq NT < 2$;

— forte activité de transport $NT \geq 2$.

(Rappel : une activité identique pour toutes les ouvrières donnerait un nombre de transports égal à 1 pour chaque ouvrière; dans chaque expérience, étant donné que 10 ouvrières sont en présence des 10 nymphes, chacune prendrait alors sa charge.)

Donc dans un groupe de composition stable certaines ouvrières semblent plus « performantes » dans l'accomplissement du transport des charges. Il existe par ailleurs dans un lot de Fourmis tous les niveaux intermédiaires entre la quasi constante activité et l'inactivité permanente observée (sur 10 jours) dans ce type de comportement.

N. B. (fig. 8). — Le nuage de points représentant la variance du niveau d'activité de chaque ouvrière par rapport à son activité moyenne sur 10 expériences consécutives a une allure caractéristique. La dispersion des variances augmente en même temps que le niveau d'activité. Contrairement à ce qu'on aurait pu attendre d'une telle analyse, ce ne sont pas les ouvrières à niveau d'activité intermédiaire qui présentent la plus forte variance. Les variances les plus fortes et les plus hétérogènes correspondent aux ouvrières les plus actives. Ceci pourrait signifier qu'à chaque instant une ouvrière a une activité de transport d'un niveau très variable compris entre 0 et son activité maximale propre.

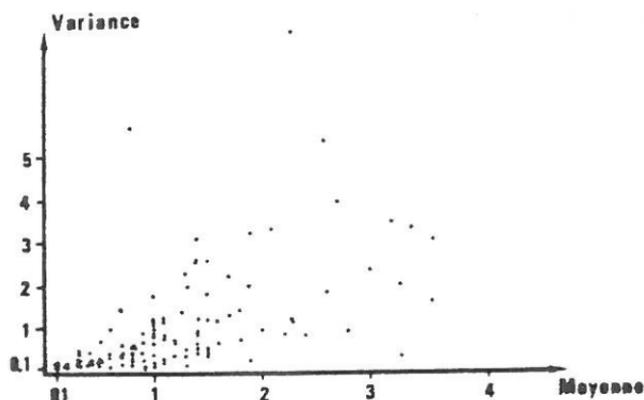


Fig. 8. — Relation pour 1 jour entre le niveau d'activité moyen d'une ouvrière et sa variance (N = 170 ouvrières).

IV. Initiative du déménagement et niveau d'activité individuel

L'étude précédente a montré que certaines ouvrières sont plus actives pendant les 10 expériences consécutives. Ces ouvrières effectuent souvent le 1^{er} transport. Ainsi, si l'on considère la population totale des 170 ouvrières observées (17 tubes de 10 ouvrières) certaines ont, pendant la série de 10 essais, effectué 6 fois le premier transport, d'autres 5, 4, 3, 2 et 1 fois, et un grand nombre d'ouvrières n'ont évidemment jamais eu l'initiative du 1^{er} transport effectif vers le tube B.

On a mis en évidence une relation entre cette initiative et le niveau moyen de transport de ces mêmes ouvrières pendant la série d'essais. Le niveau moyen de l'activité est représenté par la moyenne des nombres de nymphes transportées à chaque essai par l'ouvrière étudiée.

Les résultats montrent que les ouvrières qui prennent l'initiative de commencer le transport (c'est-à-dire de prendre une nymphe dans un tube et de la transporter dans l'autre tube adjacent moins chaud) se montrent actives pour transporter les nymphes pendant les différents essais.

L'initiative n'est pas due au hasard. Elle est le fait d'ouvrières plus actives qui poursuivent leur effort et continuent le transport.

Les ouvrières les plus efficaces pendant le déménagement n'ont pas obligatoirement l'activité exploratrice la plus forte.

On a noté pour chaque individu le nombre d'explorations dans le tube B avant le 1^{er} transport effectif. Il faut entendre par exploration tout passage d'une ouvrière du tube A (qui contient le couvain et le groupe expérimental

depuis plusieurs heures donc milieu connu des ouvrières) vers le tube B (milieu inconnu), suivi d'un retour dans le tube A.

Pour chaque ouvrière, le nombre d'explorations varie de 0 à 5, atteignant parfois 6, 7 et 8, pour la série de 10 expériences consécutives : le comportement de transport du couvain commence en général après un nombre réduit d'explorations effectuées par une ou plusieurs ouvrières (au plus 4 ou 5). Cependant la répartition du nombre de transports en fonction du nombre d'explorations effectuées par chaque ouvrière ne semble pas aléatoire.

Elle se présente sous la forme d'une courbe en cloche comme si la plus forte activité de transport présentée par une ouvrière correspondait à un nombre d'explorations optimal caractérisant l'état de l'ouvrière (3 ou 4 explorations sur une série de 10 essais). Au-dessus et au-dessous de ce niveau exploratoire, le comportement de transport du couvain serait moins « efficace ».

Les résultats, établis à partir du 1^{er} essai de chacun des 17 tubes analysé précédemment, montrent que l'exploration du tube B précède le transport effectif des nymphes vers ce tube dans 99,5 % des cas. La première transporteuse explore avant de transporter dans 31 % des cas (soit 10 % seule, soit 21 % avec d'autres ouvrières).

Toutefois, la plupart du temps ce ne sont pas les ouvrières exploratrices qui effectuent le premier transport. L'exploration précède donc toujours le transport, mais elle n'est pas obligatoirement faite par la transporteuse. Ceci pose le problème de la communication entre les ouvrières exploratrices et les ouvrières transporteuses : les phénomènes de recrutement seront abordés au chapitre suivant.

V. Technique de transport. Stratégie (tableau II)

On a étudié la technique utilisée par les ouvrières transportant différentes charges (œufs, larves, nymphes d'ouvrières ou nymphes de sexués) et analysé l'influence de l'âge de la transporteuse sur cette technique (ouvrières âgées prélevées au hasard, ouvrières de 12 h environ et ouvrières de 1 à 2 h). L'effet de l'isolement le jour de la naissance a été également testé.

1^o MÉTHODE

Rappelons le mode de prélèvement des ouvrières : une colonie récoltée dans la nature est maintenue au laboratoire pendant environ 1 mois (voir technique d'élevage).

Des nymphes pigmentées de cette colonie sont regroupées dans une boîte de Petri, ou isolées dans des petits tubes à essai. Les enceintes sont humidifiées et observées à intervalles réguliers. Chaque ouvrière issue de chacune de ces nymphes est considérée

comme « née » lorsqu'elle est complètement sortie de son exuvie et capable de locomotion.

Les tests relatifs aux jeunes ouvrières « nées en groupe » sont faits dans la boîte de Petri qui les contient, les tests relatifs aux jeunes ouvrières « nées isolées » sont faits dans le tube où elles sont nées : dans ce cas, 5 nymphes de la même colonie sont adjointes à chaque ouvrière au moment de sa naissance.

En ce qui concerne le comportement de déménagement que nous étudions, les ouvrières sont considérées comme « âgées » lorsqu'elles ont au moins 8 jours de vie imaginale : nous avons déjà vu dans l'étude des fondations qu'elles transportaient dès cet âge comme leurs congénères âgées de plusieurs mois.

Le terme « âgé » est ici employé relativement au comportement étudié. Cette notion sera précisée au chapitre IV dans l'étude de l'ontogenèse de la réponse de transport du couvain. Pour obtenir de telles ouvrières âgées de plus de 8 jours, les jeunes ouvrières écloses à l'intérieur de la colonie sont prélevées chaque jour pendant 1 semaine. Les ouvrières âgées sont testées en groupe dans leur nid. La perturbation appliquée ici aux différents lots jeunes et âgés consiste en un ébranlement des parois de l'enceinte qui les contient (un léger coup toutes les 30 s, observation pendant 5 mn). Placées dans une telle situation, les ouvrières se saisissent des nymphes situées à côté d'elles : c'est ce comportement qui est ici étudié.

Les ouvrières de *Tapinoma erraticum* transportent leur couvain de façon très stéréotypée comme la plupart des Fourmis (voir bibliographie ultérieure). Les ouvrières âgées transportent les œufs et les petites larves L_1 par paquets de 5 à 10 s'aidant des pattes antérieures pour les grouper. Les larves plus volumineuses ainsi que les nymphes sont prises vers le milieu du corps.

Les jeunes ouvrières de *Tapinoma*, dès qu'elles sont capables de se déplacer aisément, c'est-à-dire 1 à 2 h après leur sortie de la mue imaginale peuvent éventuellement transporter des nymphes de congénères. Ce transport s'effectue alors presque toujours de la même manière, la technique de prise étant la même que celle d'ouvrières plus âgées.

Il faut cependant remarquer que cette prise n'a pas lieu automatiquement pour toutes les ouvrières en situation d'alerte. Le phénomène du déménagement orienté a été étudié dans le chapitre relatif à la maturation du comportement de déménagement IV, on le distingue de la prise et du déplacement non orienté étudiés ici.

2^o RÉSULTATS

Pourcentage de prises : Les jeunes ouvrières âgées de 12 h et nées en groupe sur la masse du couvain se saisissent d'une nymphe en cas d'alerte dans 59 % des cas; les jeunes ouvrières de 1 à 2 h nées dans les mêmes conditions dans 53 % des cas; les jeunes ouvrières de 12 h nées isolément sans contact avec le couvain dans 58 % des cas; les jeunes ouvrières de 1 h nées dans les mêmes conditions dans 38 % des cas. Seule la naissance s'est faite en isolement ainsi que les 3 à 4 jours qui précèdent celle-ci.

On observe donc les phénomènes (déjà décrits par ailleurs) de maturation du comportement des ouvrières vis-à-vis des nymphes : les stimulus émis par le couvain ne déclenchent pas toujours un comportement de prise chez

TABLEAU II
Technique de transport

TRANSPORTEUSES	OBJET DE TRANSPORT Pourcentage de prises	NIVEAU DE LA PRISE		FACE		X ²	ORIENTATION DE L'OBJET Tête devant Abd. devant	X ²			
		Tête	Pétiole Abd.	Dos	Ventre				Côté		
♂ âgées	Nymphes ♂ (N ₁ =N ₂ =91)	0%	99%	1%	29%	21%	51%	48%	52%	0,16 N.S.	
	Nymphes sexuées (N ₁ =N ₂ =100)	22%	71%	7%	39%	18%	43%	62%	38%	11*	
♂ jeunes	Nymphes ♂ (N ₁ = 80) (N ₂ = 47) 58%	8%	88%	9%	36%	28%	36%	52%	40%	3*	
		5%	90%	9%	22%	49%	26%	68%	32%	1*	
	Nymphes ♂ (N ₁ = 50) (N ₂ = 29) 59%	10%	79%	10%	41%	48%	10%	48%	48%	52%	2*
		0%	89%	11%	37%	26%	37%	53%	47%	47%	
Résultats globaux pour jeunes ♂	(N ₁ = 260) (N ₂ = 137) 52%	6%	86%	8%	35%	37%	28%	56%	49%	1,44 N.S.	

* , Nymphes non comptées pour calcul % (tirées de biais ou par plusieurs ♀).

N₁, Nombre de nymphes proposées.

N₂, Nombre de nymphes « prises » en 5 mn d'observation — transport non orienté.

les jeunes ouvrières en état d'alerte. Par contre, quand cette prise s'effectue, les schèmes moteurs semblent d'emblée « ajustés ».

Niveau de la prise : Les nymphes d'ouvrières sont en général saisies par le pétiole. Les jeunes ouvrières effectuent quelques prises au niveau de la « tête » de la nymphe à transporter (6 % sur 137 observations), alors que les ouvrières âgées n'en ont fait aucune sur 91 observations. Par contre, si l'on considère le point de prise de ces ouvrières âgées confrontées à des nymphes de sexués : on compte sur 100 observations 22 prises par la tête. Ces nymphes sont beaucoup plus volumineuses, et le point d'attaque par une extrémité doit permettre, une fois la charge soulevée, une meilleure répartition des forces dans l'espace (il faudrait étudier ici le problème de l'application des forces physiques).

Bien que fortement stéréotypé, le point de prise de la charge varie : 1° en fonction de la dimension de la charge à transporter ; 2° en fonction de l'âge de l'ouvrière transporteuse (légèrement).

Face saisie : Chez les ouvrières âgées, le transport des nymphes d'ouvrières se fait indifféremment « dans l'espace », la nymphe étant prise par le pétiole, dorsalement dans 29 % des cas, ventralement dans 21 % des cas et latéralement dans 51 % des cas ($X^2 = 1,30$ non significatif). Il semble que la prise des nymphes de sexués soit plutôt dorsale ($X^2 = 10,78$ hautement significatif à 0,01), mais ceci est sans doute dû à la forme légèrement recourbée de la nymphe et à la nature du substrat (verre) qui privilégie certaines orientations.

Orientation de la charge : Le transport de la nymphe prise de façon typique, c'est-à-dire par le pétiole, se fait l'abdomen vers l'avant ou la tête vers l'avant c'est-à-dire la « tête dans le sens de la marche ».

On peut penser que la répartition des charges diffère pour l'ouvrière avec la position de la nymphe transportée, ainsi nous nous sommes demandés si chaque technique correspondait à un apprentissage, si chaque ouvrière avait une façon privilégiée de transporter une charge déterminée, en l'occurrence une nymphe.

Rappelons qu'en situation naturelle, un tel transport est fréquent à l'intérieur du nid, et que l'expérience de certaines des ouvrières « âgées » que nous avons testées peut être grande à cet égard.

Si l'on considère les résultats globaux, on voit que les nymphes d'ouvrières sont indifféremment transportées tête vers l'avant ou vers l'arrière (48 et 52 %) par les vieilles ouvrières et par les très jeunes ouvrières (56 contre

44 %). Par contre les nymphes de sexués sont plus souvent transportées la tête vers l'avant par les ouvrières âgées (62 % des cas contre 38 %, $X^2 = 5,76$ significatif à 0,02). On peut rapprocher ce phénomène de la relation inertie de la charge/énergie potentielle.

Bien qu'étant fortement déterminé d'emblée, le comportement des jeunes ouvrières « s'affine », se modifie avec l'âge. Chez les jeunes ouvrières on observe outre les quelques prises par la tête et le transport « tête de la charge vers l'avant » légèrement plus fréquent, un transport des œufs « plus maladroit », isolément ou en plus petits paquets (2 ou 3) et surtout — fait difficile à quantifier — des gestes beaucoup plus lents. Ainsi la latence avant la première prise est de l'ordre de plusieurs minutes pour les jeunes ouvrières alors qu'elle est presque instantanée dans une telle situation d'alerte chez les ouvrières plus âgées. Ces résultats relatifs à la technique de transport chez les jeunes ouvrières posent les problèmes de maturation physiologique et d'expérience individuelle qui sont repris aux chapitres III et IV.

3° BIBLIOGRAPHIE

La technique de transport du couvain a été peu étudiée, Möglish et Hölldobler (1974) font une revue du transport des adultes, utilisé comme mode de recrutement chez de nombreuses espèces. Les adultes vivants ne sont jamais transportés chez *Tapinoma* sauf parfois les ouvrières âgées de quelques heures non pigmentées et très peu mobiles. L'analyse des données relatives au transport d'adultes peut cependant être confrontée avec nos résultats, car les nymphes des *Dolichoderinae* sont nues : ainsi le point de prise et la répartition de la masse de l'objet transporté, adulte ou nymphe, par rapport à ce point sont comparables. Möglish et Hölldobler (1974) soulignent la stéréotypie du comportement de transport, chaque type de transport étant spécifique pour certains groupes taxonomiques.

Les *Myrmecinae* ont été étudiées par Haskins et Haskins (1950). Ces Fourmis primitives transportent rarement leurs congénères, elles ne montrent pas de stéréotypie : ainsi les *Myrmecia* attrapent les mâles, les jeunes ouvrières ou les femelles désailées par les mandibules, les antennes ou une autre partie du corps et les tirent ainsi. Les *Dorylinae* transportent les adultes comme les larves ou les pupes « bouche à bouche », sous leur corps, entre leurs pattes, ventre contre ventre.

Schneirla (1971) indique que, outre la protection de la charge transportée, cette méthode de transport a plusieurs aspects adaptatifs : elle assure un contact intime entre la larve (par exemple) et l'ouvrière. En agrippant la larve dans la région la plus sensible où le principal ganglion neural est localisé, l'ouvrière l'immobilise pendant le voyage. De plus la relation établie ainsi entre le couvain et les ouvrières leur permet d'expérimenter un renforcement régulier et durable de l'odeur réciproque et des stimuli oraux : ce phénomène aidant à la formation du groupe social.

Les *Ponerinae* ont d'après Möglish et Hölldobler (1976) un comportement variable selon les genres. Certaines (*Bothroponera*, *Odontomachus*) transportent leurs congénères

en les portant devant elles, soulevées par n'importe quelle partie du corps. *Rhyditoponera* par contre a une technique stéréotypée, attrapant l'ouvrière transportée par la tête, « retournée par-dessus ». Duelli (1977), observant la similitude du comportement de transport de *Pseudomyrmex* et de certaines *Myrmicinae*, pose le problème des relations entre ce trait de comportement et la taxonomie.

Chez les *Myrmicinae* : Escherich (cité par Moglish et coll.) décrit la prise typique de *Crematogaster* : par la pétiole, tête et pattes vers l'avant. Chez la plupart des autres *Myrmicinae*, l'ouvrière transportée est saisie « au cou » ou à « la joue » et enroulée par-dessus la tête de la transporteuse.

Abraham (1976) étudiant le transport du couvain note que : « la larve ou nymphe est placée dans l'axe de l'ouvrière, partiellement sous celle-ci : généralement les deux-tiers à la moitié de son corps sont en dessous de la transporteuse. La tête peut indifféremment être orientée soit vers l'avant soit vers l'arrière ». Le transport d'adultes, stéréotypé, est décrit comme précédemment. Cet auteur observe un grand nombre de transports atypiques, l'ouvrière transportée étant prise par n'importe quelle partie du corps, le plus souvent le corselet. La fréquence des transports atypiques — bien que non chiffrée — ne semble pas à cet auteur plus élevée pour les jeunes transporteuses que pour les plus âgées.

Chez les *Formicinae* : le comportement est plus uniforme et stéréotypé. Ces Fourmis ont été étudiées d'une façon très précise par Möglish et Hölldobler (1974) qui ont notamment observé le « transport » des adultes sexués, ce qui sera un point intéressant de comparaison avec notre travail. Les ouvrières sont prises par les mandibules et enroulées sous la transporteuse en posture nymphale. Les ouvrières trop grosses pour être portées, sont saisies par les mandibules et tirées.

Transport de sexués : les mâles sont pris par n'importe quelle partie du corps et traînés : chez plusieurs espèces de *Camponotus* (*Formicinae*) ils sont pris par le cou et soulevés en position oblique devant l'ouvrière; chez *Novomessor cockerelli* et *Aphaenogaster floridanus* (*Myrmicinae*), ils sont pris entre le thorax et le gaster et portés sous le corps des ouvrières entre leurs pattes.

4° DISCUSSION

Aucune étude ne semble avoir été faite sur les modes de transport des *Dolichoderinae*. D'après nos résultats on voit que si le point de prise — le pétiole — est stéréotypé et semble un trait caractéristique de l'espèce, l'orientation de la charge est très variable. On a revu les résultats atypiques : prises à la tête et à l'abdomen, à la lueur de ces données bibliographiques.

Considérons les transports de nymphes sexuées par les ouvrières âgées : sur 22 prises à la tête, 13 transports ont été faits l'abdomen orienté vers l'avant c'est-à-dire en position oblique, comme les mâles de *Camponotus*; 1 prise a été faite de la même façon sur une partie du parcours puis l'ouvrière s'est retournée par rapport à sa charge et l'a tirée; 5 prises à la tête ont été faites lorsque 2 ouvrières transportaient la même nymphe; enfin 3 prises à la tête ont permis à la transporteuse de tirer sa charge comme le fait

l'ouvrière de *Camponotus* pour le transport de reine. La technique de prise est bien déterminée ici par l'importance de la charge.

Une même ouvrière peut appliquer plusieurs techniques soit pendant le même transport soit à des transports successifs (exemple : ouvrière D₂, 1^{er} transport : pétiole, dos, tête devant; 2^e transport : tête, côté, abdomen devant puis tiré; 3^e transport : tête, côté, abdomen devant; 4^e transport : pétiole, dos, tête devant). Ceci ne contredit pas l'hypothèse d'une individualité éventuelle de la technique de transport, car il s'agit ici d'un cas typique d'individu fluctuant.

Nous n'avons pas assez d'observations pour dire si les prises à la tête sont caractéristiques de ces individus labiles.

Si l'on considère maintenant les quelques cas de prise à la tête par les jeunes ouvrières, on constate que sur 8 cas, 4 concernent une nymphe transportée la tête devant (donc sous le corps de l'ouvrière), 1 concerne une nymphe prise à la tête puis à la taille (donc changement de stratégie), 4 concernent des nymphes poussées en biais, ou plus ou moins traînées obliquement sur le côté de la transporteuse. La prise à la tête, sans doute due à l'inexpérience et au manque de force de la jeune ouvrière, correspond à un comportement beaucoup moins stéréotypé indiquant peut-être une phase d'apprentissage (bien que les cas soient excessivement faibles 8/137).

Les prises par l'abdomen sont observées chez les espèces de Fourmis primitives ou lors du transport des mâles par certaines espèces de Formicines. Chez *Tapinoma*, cette technique est très rare; elle a été vue une seule fois sur 91 observations lors de transports de nymphes d'ouvrières par des ouvrières âgées: dans ce seul cas, la nymphe était toute entière sous le corps de la transporteuse. Lors du transport de nymphes de sexués plus volumineuses par les ouvrières âgées, on a vu 7 prises par l'abdomen sur 100 observations : les nymphes étaient transportées obliquement, poussées la tête vers l'avant dans 3 cas, et tirées dans 4 cas. Considérons enfin le comportement des jeunes ouvrières quand elles prennent les nymphes d'ouvrières par l'abdomen (11 cas sur 137) : dans 3 cas la nymphe était transportée devant l'ouvrière, dans 7 cas sous le corps de celle-ci et par traction 1 fois. Le transport de nymphes de sexués semble « plus difficile ».

Plusieurs ouvrières peuvent transporter ensemble une même grosse charge et ce problème d'une coopération éventuelle est étudié par ailleurs (publication à paraître). Un mécanisme d'intégration des schèmes moteurs plus élaborés semble en jeu, ce qui expliquerait que dans 29 % des cas les prises de ces grosses nymphes ne sont pas faites au niveau du pétiole.

En conclusion, cet examen des prises atypiques confirme l'hypothèse de la variabilité — relative — du comportement de transport chez *Tapinoma erraticum*. Mais une étude approfondie ferait peut-être apparaître le même phénomène chez la plupart des espèces dites stéréotypées, car en fait, pour les transports de nymphes d'ouvrières, on n'a observé que 1 % de comportement « atypique » chez les adultes et 13 % chez les jeunes de moins de 24 h.

On peut dire que dans une petite société ou dans un groupe d'ouvrières, tous les individus ne manifestent pas le même comportement vis-à-vis du couvain dans une situation de déménagement. Dès l'âge de 2 h, les ouvrières en situation d'alerte peuvent 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 œufs et les petites larves par paquets de 5 à 10, l'ouvrière s'aidant 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 :

Lorsque 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.

Nous poursuivrons les investigations dans deux directions : 1° quels sont les mécanismes d'intercommunication qui permettent la cohésion du groupe et l'expression d'une « réponse globale » lors d'un test de déménagement; 2° comment réagit chaque individu lorsque la composition du groupe social varie.

Dans ce chapitre, une analyse des tests de déménagement sera donc faite relativement aux problèmes d'intercommunication entre les différents éléments du groupe social : 1° alarme et élaboration d'une piste vers le nouveau site; 2° information en provenance du couvain.

La communication chez les Hyménoptères sociaux s'établit grâce à un système de phéromones souvent combiné avec certains actes moteurs spécifiques. Hölldobler (1977) dans la revue de synthèse de Sebeok « How animals communicate » analyse chez ces Insectes, en fonction des différentes espèces, la communication relative au sexe, à la présence de la reine, à l'alarme et au recrutement.

Nous ne considérerons ici que la bibliographie relative à la communication chez les Fourmis lors de déménagement de colonie et plus particulièrement le phénomène de recrutement.

CHAPITRE III

INTERCOMMUNICATION ET DÉMÉNAGEMENT

I. Signaux des ouvrières et recrutement

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Pour Wilson (1971), le recrutement peut être défini comme une « communication qui conduit les congénères dans un endroit précis où du travail est requis ».

Dans le comportement que nous étudions, ce recrutement consiste à indiquer le nouvel emplacement où le couvain doit être transporté et à inciter les ouvrières à déménager. La communication entre les ouvrières s'établit de différentes manières : 1° soit par la vue chez les Fourmis aux yeux développés; 2° soit par l'olfaction grâce à une ou plusieurs phéromones. Des signaux mécaniques peuvent également intervenir. Plusieurs de ces stimuli peuvent être utilisés simultanément ou successivement chez la même espèce; 3° enfin les ouvrières recruteuses peuvent transporter leurs compagnes vers le lieu cible.

On va d'abord passer en revue quelques modalités sensorielles impliquées dans le recrutement vers un nouveau nid chez différentes espèces : stimuli visuels et tactiles, stimuli tactiles et chimiques puis stimuli chimiques seuls. Dans un deuxième temps on précisera comment — à partir de systèmes de communication limités — le recrutement dans une situation de déménagement peut être différencié de celui de situations d'approvisionnement ou de défense. Enfin on verra comment chaque individu intervient dans ce phénomène social complexe.

Pasteels (1975), lors d'un symposium sur les phéromones des Insectes sociaux, souligne l'importance d'une approche éthologique précise — dans des conditions naturelles — des phénomènes de recrutement : « Ten years ago, research on pheromones was needed to help explain social behaviour. Now we are in a reversed position. What is most needed at this time is the analysis of collective activities, instead of just pheromones. This analysis begins with a thorough description of social behaviour taking in account caste and age polyethism. This should lead to the quantitative analysis of the various members of the society, for which only rather crude methods are presently available. »

a) Différents modes de recrutement lors de déménagements (un tableau synoptique a été fait, III)

Le recrutement par tandem (tandem running) est un des modes les plus primitifs de recrutement. Il a été étudié notamment par Möglish (1973) sur *Bothroponera tesserinoda* (Ponerine) et sur *Camponotus sericeus* (Formicine).

Ces deux espèces emploient la technique du tandem running pour recruter vers de nouvelles sources de nourriture ou de nouveaux lieux de nidification. La Fourmi recrutée suit l'initiatrice en la touchant de ses antennes : un système d'interrelations sensorielles s'établit entre les deux fourmis, les antennes de la suiveuse stimulent la Fourmi « de tête » qui lui envoie en retour un message chimique probablement dû aux phéromones de surface qui recouvrent son corps.

Möglish (1973) a montré que, chez *C. sericeus*, le tandem running est associé à une piste et précédé d'un signal d'invitation au déménagement. Ce signal consiste en une poussée sur les mandibules (Maschwitz, 1975).

C'est seulement le mouvement d'invitation qui détermine la suiveuse à courir derrière le leader car ce comportement persiste même quand l'extrémité de l'abdomen, où se situe l'orifice des glandes odorantes, est enduit de collophane.

Les ouvrières non recrutées par cette méthode sont simplement transportées.

Chez *Formica fusca*, tout le recrutement lors d'un déménagement se fait par transport; chez d'autres Formicines, les signaux visuels et tactiles

entre congénères sont renforcés par la constitution d'une piste entre le nid et la cible.

Hölldobler (1971) sur *Camponotus socius* montre que les exploratrices déposent une trace odorante de double origine : d'une part l'intestin postérieur (hindgut), d'autre part la glande à poison. L'intestin postérieur émet un signal d'orientation durable : plus de 5 jours. La glande à poison sécrète une substance d'alerte : l'acide formique dont l'action dure quelques secondes et qui attire les ouvrières en maintenant leur niveau d'excitation élevé.

Ce phénomène de persistance ou de fugacité de la piste est un phénomène important qui sera précisé. Soulignons que chez *Camponotus*, les ouvrières ne suivent la piste que si elles ont été précédemment recrutées activement par un comportement moteur spécifique (jerking).

Abraham (1976) étudiant le déménagement chez *Myrmica rubra* (*Myrmicine*) montre qu'après un comportement d'invitation de l'ouvrière recruteuse (saccade, projection du corps en tous sens), les congénères sortent du nid en formant des pelotons de 2 à 10 ouvrières : « il n'y a entre les ouvrières d'un peloton que des contacts très fugitifs et apparemment accidentels, c'est la communication chimique seule qui permet la cohésion du groupe ».

Une méthode d'enregistrement a permis à cet auteur de montrer l'existence d'une piste où interviennent sans doute la glande de Dufour et la glande à poison. Les ouvrières recrutées sont capables de suivre cette piste seules, en dehors du peloton pour gagner le nouveau nid. Ainsi pour Abraham, le rôle du comportement d'invitation pourrait être de diminuer le seuil de perception des phéromones émises pour recruter les compagnes.

Aucun comportement moteur d'alerte n'est observé par Fletcher (1971) sur les *Ponerines* du genre *Leptogenys* lorsque cet auteur induit expérimentalement un « déménagement ». Par contre l'établissement d'une piste due aux phéromones de la glande à poison est rapide. Le marquage de la piste se fait d'abord du milieu de la table où a été renversée la colonie vers le nid primitif, il est ensuite renforcé pendant le transport.

Une seule ouvrière recruteuse suffit à induire le mouvement de toute la colonie.

L'hormone qui constitue la piste est très puissante et l'auteur a démontré qu'une seule glande à poison pourrait suffire à faire une piste artificielle efficace de 170 m de long.

TABLEAU III
Recrutement lors d'émigrations (Synthèse bibliographique)

Signaux responsables du recrutement	Source glandulaire	Sens de marquage	Espèce	Auteur
Tandem running	odeur de l'abdomen		<i>Bothroponera tessarinoda</i> (Ponerine)	MOGLICH 1973
Poussée sur les mendi- bules + tandem running	intestin postérieur (piste=orientation)		<i>Camponotus sericeus</i> (Formicine)	MOGLICH 1973
Transport d'adulte	intestin postérieur (piste=orientation)		<i>Formica fusca</i>	MOGLICH 1973
"Jerking" + piste	intestin postérieur glande à poison		<i>Camponotus socius</i> (Formicine)	HÖLDOBLER 1971
"Antennation" + transport d'adulte	glande rectale	lors du retour au nid d'origine ou dans les 2 sens. (Ø minor)	<i>Decophylla longinoda</i> (Formicine)	HÖLDOBLER et WILSON 1978
Sursauts. + piste	glande de Dufour glande à poison	vers l'extr. attraction piste retour au nid	<i>Myrmica rubra</i> (Myrmicine)	ABRAHAM 1976
Piste	glande de Dufour	retour au nid d'origine	<i>Solenopsis saevissima</i> (Myrmicine)	WILSON 1962
* Piste	glande à poison	retour au nid d'origine	<i>Leptogenys</i> (Ponerine)	FLETCHER 1971
* Piste	intestin postérieur	dans les 2 sens surtout retour	<i>Lasius fuliginosus</i> (Formicine)	CARTHY 1951

* Emigration expérimentale - en fait retour au nid avec transport du couvain

Cette phéromone est propre à l'espèce mais expérimentalement en l'absence de choix, une fourmi peut suivre une piste faite avec l'extrait d'une espèce voisine. Ainsi Fletcher fait suivre à des *Leptogenys attenuata* la piste faite avec un extrait alcoolique d'abdomen de *L. nitida* et réciproquement.

Wilson (1962) a étudié le recrutement chez *Solenopsis saevissima*. Comme précédemment, cette Fourmi pratique un recrutement de masse où la phéromone de piste est le seul moyen de communication, il s'agit du principe de recrutement le plus évolué. Le marquage de la piste est dû à une phéromone issue de la glande de Dufour, il s'effectue du nouveau site de nidification vers l'ancien, en sens inverse du transport. Le recrutement de masse est également réalisé par des *Formicines* du genre *Lasius*. On a vu précédemment que d'autres *Formicines* pratiquaient un recrutement plus primitif avec parades.

Carthy (1950-1951) a montré que *Lasius fuliginosus* marque une piste lorsqu'elle ramène au nid ses larves — expérimentalement dispersées. L'extrémité de l'abdomen touche le sol par intermitence et ceci plus fréquemment lorsque l'ouvrière revient au nid. Hantgartner et Bernstein (1964) ont montré que la piste des *Lasius fuliginosus* était faite de substances issues de l'anus provenant de l'estomac ou de l'intestin postérieur, efficace pendant plusieurs jours si elle restait humide.

Le sens du marquage de la piste par rapport au contexte est un phénomène intéressant. Il semble qu'en général les ouvrières marquent à partir d'un lieu où il s'est produit un phénomène élevant leur niveau d'excitation — et où il convient de revenir avec des compagnes : nourriture, masse de couvain à ramener au nid, nouveau nid découvert, mais ceci n'est qu'une conséquence de cela.

b) Comparaison du recrutement lors d'un déménagement et du recrutement dans d'autres situations

Les sources glandulaires des phéromones de pistes et des phéromones d'alarme ont été recensées pour de nombreuses espèces (Wilson, 1971; Hölldobler, 1977). Nous avons vu dans le cas d'émigrations comment chez certaines espèces ces facteurs chimiques pouvaient agir en synergie avec un acte moteur spécifique.

Des analyses éthologiques fines permettent d'apprécier la combinaison de ces différents facteurs lorsque le recrutement s'effectue vers un nouveau site de nidification, vers une source de nourriture, ou vers d'autres sources attractives. Ainsi Hölldobler et Wilson (1978) ont mis en évidence chez *Oecophylla longinoda* (*Formicine*) 5 systèmes de recrutement différents :

— Un recrutement vers une nouvelle source de nourriture : signaux chimiques : piste = glande rectale; régurgitations; stimuli tactiles = ouverture de la bouche, palpations antennaires, hochement de la tête.

- Un recrutement vers un nouveau terrain : piste = glande rectale; stimuli tactiles = palpations antennaires.
- Émigration vers un nouveau site : piste = glande rectale; stimuli tactiles = palpations antennaires, transports d'adultes.
- Recrutement à courte distance vers des intrus : piste = glande sternale.
- Recrutement à longue distance vers des intrus : piste = glande rectale; stimuli tactiles = palpations antennaires et sursauts violents du corps.

Les signaux induisant un recrutement sont émis en même temps que les signaux d'alarme, de nature chimique. Les mouvements de l'animal, trajets parcourus, boucles, marquages intermittents varient également d'une situation à l'autre.

La comparaison de ces différents types de recrutement est pour les auteurs un exemple d'économie de signaux dans l'évolution des systèmes de communication chez les Insectes sociaux : « that is, the utilisation of the same or similar signals and behaviour patterns, in differing combinations, to achieve different functions ».

Quelques autres exemples illustrent ce phénomène : chez *Camponotus socius*, Hölldobler (1971) a montré que si la piste était la même lors du recrutement pour l'émigration et pour la nourriture, l'invitation à suivre cette piste consistait — comme on l'a dit plus haut — en un comportement de sursauts de l'ouvrière recruteuse (jerking) lors d'émigrations et d'oscillations (waggle) lors d'approvisionnements. L'auteur souligne que ce dernier mouvement ne recrute pas les mâles contrairement au premier.

Chez *Formica fusca*, l'émigration s'accomplit grâce à un transport d'adultes alors que le recrutement pour la nourriture se fait avec piste et incitation motrice préalable (Möglich, 1973).

Des investigations supplémentaires sur les autres espèces déjà citées donneront sans doute des résultats comparables car comme le souligne Maschwitz (1975) « in the analysis distinctions must be made between inviting (alerting) signals, leading signals, and orientation signals. These signals may not be identical ».

c) Recrutement et réponse individuelle

Le processus de recrutement dépend en premier lieu du polyéthisme dans les colonies : on peut en effet distinguer dans chaque situation les ouvrières recruteuses, les ouvrières recrutées et les ouvrières indifférentes. La répartition des tâches dans la colonie et les caractéristiques des individus

transporteurs lors d'un déménagement changent selon les espèces et cet aspect du problème sera abordé au chapitre suivant.

Il s'agit simplement ici de montrer par quelques exemples comment, dans une colonie, chaque individu perçoit à sa façon le message global chimique à la disposition de tous (ici la piste) et comment il participe par un phénomène de feed-back à l'élaboration de ce message collectif. Il ne s'agit ici que d'information partielle car personne n'a encore mis en évidence de façon précise l'existence d'une communication chimique de masse telle que notre étude semble la poser.

Le phénomène de perception du message chimique a été d'abord étudié en relation avec l'âge. Cammaerts-Tricot et Verhaege (1974) ont montré que chez *Myrmica rubra* le vieillissement augmentait l'activité de la glande à poison ainsi que la sensibilité des ouvrières au contenu de cette glande. Rappelons que chez *Myrmica rubra* l'hormone de piste est produite par cette glande à poison, la sécrétion de la glande de Dufour ayant un rôle d'attraction (Cammerts-Tricot, 1973).

Lorsqu'une émigration de *Solenopsis* est induite expérimentalement à l'aide d'une piste artificielle (extrait de glande de Dufour), toutes les ouvrières, jeunes et adultes, répondent (Wilson, 1962). Mais les vieilles ouvrières sont parmi les premières à retourner au nid quand la concentration en phéromone décroît, ce qui n'est pas le cas lors du recrutement pour la nourriture : cette observation nous semble intéressante dans le contexte « perception d'un signal et situation ».

Wilson note que chaque ouvrière de *Solenopsis* retournant au nid d'origine renforce ou non la piste, comme en une sorte de « vote » (selon sa propre expression). Cette observation souligne le pouvoir qu'a chaque ouvrière de participer à l'événement : c'est un élément important des phénomènes de régulation sociale que nous aborderons au chapitre V.

Le recrutement est un système dynamique complexe.

Hangartner (1970), sur la *Lasius* nord-américaine *Acanthomyops interjetus*, a également observé cette participation de chaque individu au phénomène de recrutement (ici pour la nourriture). Chez cette espèce, chaque pourvoyeuse trace une piste qui est fonction de la qualité de la nourriture en variant la fréquence des marques et en contrôlant la quantité de phéromones émises à chaque marque. La qualité de la piste est responsable du nombre d'ouvrières qui quittent ultérieurement le nid pour la source de nourriture. Ce mécanisme permet une adaptation optimale du « foraging » (comportement d'approvisionnement).

Lugo et coll. (1973) soulignent que 75 % des ouvrières d'*Atta* servent seulement au maintien de la piste (trail maintenance) et ne transportent pas de feuilles sur les routes de récolte.

Ayre (1968-1969) avait aussi remarqué que les comportements de recrutement étaient variés en fonction des proies mais stables en fonction des espèces (*Formica obscuriventris*, *Myrmica americana*, *Crematogaster lineolata*).

d) Recrutement des *Dolichoderinae*

Les *Dolichoderinae* pratiquent aussi le recrutement de masse avec une piste. Szlep et Jacobi (1967) ont décrit, chez *Tapinoma israelis* et *T. simrothi* (*Dolichoderines*), un mouvement oscillatoire de recrutement (M.O.R.) consistant en un battement des antennes et des pattes antérieures qui induit les autres ouvrières à suivre la piste marquée par l'exploratrice quand la source de nourriture dépasse un certain seuil de stimulation : la piste guide mais ne recrute pas de nouvelles pourvoyeuses.

Wilson (1965) rappelle que les sécrétions des glandes anales induisent l'alarme et que celles des glandes de Pavan (ces deux glandes sont propres aux *Dolichoderinae*) servent à la constitution de la piste.

Les rôles des glandes mandibulaires, hypopharyngiales, labiales, de l'intestin postérieur, de la glande de Dufour et de la glande à poison n'ont pas encore été inventoriés pour cette famille

Le contenu des glandes anales a été analysé chimiquement par Pavan et Trave (1958) : il est formé d'iridodial, substance qui durcit à l'air en se polymérisant et sert de défense à ces Fourmis; de méthylheptanone et de propylisobutylcétone, composés responsables de l'odeur et donnant le signal d'alarme.

Blum et coll. (1966) testant une cinquantaine de composés cétoniques (ketones) sur *Irydomyrmex pruisonus* a montré que la réaction d'alarme optimale était obtenue entre C₆ et C₉ (cité par Hölldobler, 1977). Les composés des phéromones de piste émis par la glande de Pavan sont encore inconnus.

Wilson et Pavan (1959) ont montré chez *Tapinoma sessile* un phénomène intéressant : une forte concentration de phéromone d'alarme déclenche en effet dans les colonies de cette espèce au laboratoire un comportement

d'évitement qui peut consister en une émigration de la colonie vers un nouveau site organisé alors par un dépôt de piste odorante.

Maschwitz (1964) observe que *Tapinoma erraticum* mise en présence de substances d'alarme attaque lorsqu'elle est près de son nid, et fuit lorsqu'elle est près d'une source de nourriture.

Blum (1969) a également souligné le fait que chaque hormone peut avoir plusieurs fonctions dans le milieu social. Pour cet auteur, il est fort possible que le nombre réduit d'hormones soit un des facteurs principaux de la mise en place du phénomène social chez les Insectes. La perception des phéromones sera discutée dans le dernier chapitre (V) ainsi que les problèmes posés par l'intégration simultanée de différents signaux.

On peut déjà envisager que s'il y a économie dans la diversité des signaux émis, leur intégration est un phénomène complexe dépendant de la situation et des « caractéristiques » de chaque individu.

Chez *Tapinoma erraticum*, dans la nature, le recrutement semble se faire d'emblée dans une seule direction, par une réponse immédiate de la population aux ouvrières recruteuses. Lors d'observations de déménagements sur le terrain (chap. I), nous n'avons pas vu d'émigration vers plusieurs sites simultanément.

On peut supposer que, lorsque des ouvrières recrutent vers plusieurs endroits, c'est la piste la plus odorante qui draine d'emblée le trafic.

Des expériences restent à faire dans ce sens. Elles sont à réaliser sur le terrain, car au laboratoire les situations que nous avons examinées et que nous ne décrirons pas ici donnent des résultats très limités, ceci sans doute pour plusieurs raisons :

— les groupes expérimentaux marqués individuellement sont trop faibles;

— les enceintes sont trop petites car ces Fourmis déménagent à des distances dépassant en général 20 cm (jusqu'à 1 m ou plus);

— la perturbation appliquée est un peu violente. L'animal doit déménager rapidement, sous peine d'être incommodé par la chaleur. Le niveau d'excitation individuelle est alors très fort, et masque peut-être le phénomène de recrutement.

II. Signaux du couvain

Après avoir envisagé les signaux entre ouvrières dans le contexte d'un déménagement, ce chapitre analysera maintenant les signaux entre couvain et ouvrières dans une telle situation.

Les résultats ayant déjà été publiés en détail, Meudec (1978) nous ne rappellerons ici que le résumé, nécessaire à la compréhension de la suite de notre exposé.

Nous avons 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 homospécifiques, des nymphes 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 2^e test qui est utilisé ici.

Les résultats obtenus classés « par ordre décroissant de reconnaissance » sont les suivants : les ouvrières transportent à 100 % les nymphes homospécifiques 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 21 %, des morceaux de papier imprégnés d'extrait 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 dépendent 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 homospécifiques d'un autre nid, cette gradation se manifeste par la situation topographique des nymphes dans le nid et par leur ordre de transport au cours d'un test de déménagement : certaines nymphes sont laissées à l'écart les 3 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 : 1° perception d'un facteur vague que nous appellerons « objet de transport » dans une situation de déménagement; 2° perception de l'espèce; 3° 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 perturbation, bien que privilégiant ce couvain, ne sera pas exclusive.

BIBLIOGRAPHIE

(voir 2^e partie, *Bulletin biologique*, 1980, tome CXIV, n° 1)