

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

DEUXIÈME PARTIE

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

SOMMAIRE

CHAPITRE IV. RECHERCHE DES MÉCANISMES DE LA VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE DE LA RÉPONSE DE TRANSPORT.....	2
I. Recherche préliminaire de quelques caractéristiques des ouvrières transporteuses.....	5
II. Ontogenèse de la réponse de transport du couvain.....	7
III. Analyse de la réponse individuelle dans un ensemble d'individus d'âges variés.....	24
IV. Étude comparée du comportement de transport de <i>Tapinoma</i> , <i>Lasius</i> et <i>Myrmica</i>	27
CHAPITRE V. RÉGULATION SOCIALE.....	33
I. Pourcentage d'ouvrières transporteuses.....	33
1° Influence de la quantité de couvain à transporter.....	33
2° Niveau d'activité des ouvrières.....	34
II. Plasticité du comportement. Influence du niveau d'activité des congénères....	36
III. Ouvrières, imagos sexués et déménagement.....	38
IV. Qualité des interrelations sociales.....	42
1° Comment sont perçues des ouvrières « handicapées » (antennectomisées).....	42
2° Comment sont perçues des transporteuses potentielles (à travers un tamis ou une plaque de verre).....	44
V. Discussion. Importance des individus inactifs.....	47
CONCLUSIONS GÉNÉRALES. DISCUSSION.....	49

CHAPITRE IV

RECHERCHE DES MÉCANISMES DE LA VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE
DE LA RÉPONSE DE TRANSPORT

Nous avons observé au chapitre II, en étudiant la réponse individuelle lors d'un test standard, 2 phénomènes se superposant. D'une part une variabilité intraindividuelle de la réponse et d'autre part une variabilité interindividuelle.

Les ouvrières ont toujours été testées à l'intérieur de groupes stables de taille et de composition déterminées (10 ouvrières, 10 nymphes). Les conditions d'élevage sont les mêmes pour tous les groupes. La situation de test est contrôlée le plus rigoureusement possible. Les ouvrières sont marquées individuellement et les tests répétés plusieurs fois, soit consécutivement, soit à des intervalles déterminés.

Lorsque l'on suit le comportement d'une ouvrière au cours de tests successifs, on voit que l'ouvrière peut effectuer un nombre variable de transports et parfois passer de l'activité la plus forte à l'inactivité la plus totale d'un test à l'autre.

Cette fluctuation du niveau de la réponse peut être due à une alternance des phases de repos et d'activité, à des facteurs trophiques, ou à d'autres facteurs non contrôlés.

Nous discuterons l'importance de cette labilité dans la conclusion générale après avoir mesuré son implication dans des phénomènes de régulation de la réponse collective : *le niveau d'activité individuel semble en effet fonction de l'environnement physique et social. Par sa plasticité, chaque animal permet l'ajustement permanent de la réponse sociale aux conditions du milieu.*

Malgré cette variation permanente de la réponse individuelle, des individus ont manifesté un niveau d'activité stable : certains étant très actifs à tous les tests quotidiens pendant 10 jours ou hebdomadaires pendant 4 semaines, d'autres n'ayant jamais effectué aucun transport pendant l'ensemble des tests. C'est cette variabilité interindividuelle qui va maintenant être précisée tandis que ses mécanismes causaux vont être recherchés.

Une société, à un moment donné, est la somme d'individus remplissant des fonctions différentes : dans une fourmilière certaines ouvrières vont chercher la nourriture, d'autres soignent le couvain, d'autres construisent le nid, d'autres^{le} défendent, d'autres enfin ne font rien.

Considérant le problème de la division du travail dans les sociétés de Fourmis, Wilson (1971) distingue 3 composantes principales : le polyéthisme de caste, le polyéthisme d'âge, et une 3^e composante qui regroupe tous les autres facteurs de variabilité dont la taille de la colonie, la nourriture et l'expérience individuelle.

Considérons d'abord le polyéthisme de caste : nous ne citerons que quelques exemples choisis chez les espèces de Fourmis où le polymorphisme des ouvrières est continu comme chez *Tapinoma erraticum*.

Les différentes castes sont alors les mâles, les reines et les ouvrières. Les mâles sont peu actifs. Ils ne jouent aucun rôle dans la colonie et ne s'occupent jamais du couvain (Wilson, 1971).

Santchi (1907) signale que des mâles ergatomorphes de *Cardiocondyla* transportent le couvain d'un nid à l'autre.

Le Masne (1956) par contre n'observe aucun transport de couvain par les mâles ergatomorphes d'*Hypoponera eduardi* lors d'un changement de nid provoqué. Chez certaines espèces, les femelles vierges aident à déplacer le couvain quand le nid est perturbé. Ce comportement a d'ailleurs été observé principalement chez les genres où il y a peu de différence entre les tailles des reines et celles des ouvrières.

Forel (1928) le décrit chez *Leptothorax* et *Tapinoma* par exemple, et Le Masne (1953) chez *Hypoponera*, *Leptothorax* et *Myrmica*.

La disparition du comportement de soin au couvain que l'on observe chez les reines âgées n'est pas un phénomène irréversible.

Wilson a observé que des reines de jeunes colonies de *Pheidole fallax* et de *Solenopsis saevissima* peuvent parfois reprendre leur activité de soin au couvain lorsqu'elles sont privées d'ouvrières.

On a essayé d'associer la taille des ouvrières à leur fonction chez les espèces présentant un polymorphisme continu. Chez *Solenopsis*, le faible polymorphisme des ouvrières est associé à un très faible polyéthisme : on observe simplement un peu plus de grandes ouvrières parmi les pourvoyeuses (Wilson, 1971).

Le polyéthisme d'âge est un phénomène très répandu chez la plupart des espèces, toutes les fonctions étant plus ou moins affectées par les phénomènes de « maturation » physiologique en relation étroite avec l'expérience.

Les jeunes ouvrières restent à l'intérieur du nid où elles accomplissent les fonctions de nourrices, et les ouvrières les plus âgées vont dans le milieu extérieur à la recherche de l'approvisionnement.

Il existe entre les deux catégories un groupe d'ouvrières intermédiaires, dont le rôle a été analysé avec précision chez *Lasius niger* par Lenoir (1974-1979), Lenoir et Mardon (1978).

Il existe en effet dans chaque colonie des différences très importantes entre les individus quand on note le sens du flux trophallactique. Par l'application de l'analyse des correspondances, Lenoir a trouvé une méthode « qui peut déterminer les facteurs comportementaux les plus significatifs permettant de discriminer les différents types d'individus ». Cet auteur a d'ailleurs retrouvé chez *T. erraticum* un polyéthisme de même type (1979).

Otto (in Wilson, 1971) a démontré sur *Formica polyctena* que ce changement d'activité en fonction du vieillissement s'accompagnait d'une régression des ovaires et d'une régression des glandes maxillaires.

Weir (1958) chez *Myrmica*, distingue 3 catégories en fonction de l'âge : les pourvoyeuses, les « domestiques » et les nourrices, ces dernières étant les moins aptes à trouver les larves « perdues » dans leur propre colonie. Ce fait surprenant au premier abord est confirmé par l'étude d'Abraham (1976) qui montre que chez *Myrmica rubra* les ouvrières âgées sont les plus aptes à déménager le couvain.

On sait d'autre part que le comportement de ramener au nid du couvain (retrieving) peut, dans certaines situations de famine, être assimilé à un comportement d'approvisionnement et, de ce fait, être réalisé par des ouvrières du milieu extérieur. Le polyéthisme d'âge est un phénomène général, mais non rigide : une régulation s'exerce en permanence en relation avec le travail à effectuer.

Ainsi Lenoir (1974) observe que des ouvrières de *Lasius niger* nées le même jour se répartissent rapidement en pourvoyeuses (1 tiers de la colonie), nourrices de larves ou « relais vers les nourrices » en fonction des besoins.

Après avoir examiné les aspects du polyéthisme dans une colonie « au repos », considérons ce problème lorsque la colonie est perturbée. Quand les conditions du milieu deviennent défavorables, les Fourmis déménagent vers un nouveau lieu plus propice. Tous les auteurs ayant observé ce phénomène, indiquent qu'une fraction de la population organise l'émigration et transporte le couvain. Cette répartition du travail lors d'un déménagement varie selon les espèces.

Certaines espèces comme *Formica sanguinea* ou *Camponotus sericeus* ont une équipe de spécialistes, parmi les vieilles ouvrières du milieu extérieur (Moglish et Hölldobler, 1974). Chez *Myrmica rubra*, les ouvrières transporteuses sont aussi des ouvrières âgées (Abraham, 1976). Par contre,

chez *Solenopsis saevissima* et *Formica exsecta*, les jeunes ouvrières participent aussi bien au transport que les vieilles (Wilson, 1962; Dobrzanska, 1973).

On va essayer de voir ici si le comportement de déménagement chez *Tapinoma* est en relation avec certaines caractéristiques de l'individu : taille, rôle dans la société au moment de la perturbation expérimentale, âge. L'évolution de ce comportement chez la jeune ouvrière sera considérée ainsi que quelques facteurs pouvant l'influencer.

I. Recherche préliminaire de quelques caractéristiques des ouvrières transporteuses

1° TAILLE

Rappelons que *Tapinoma erraticum* présente une courbe de répartition des tailles unimodale, et n'a donc qu'une seule caste d'ouvrières. On a cependant tenté de voir s'il existait une corrélation entre la taille de l'ouvrière et son activité lors du déménagement.

Des tests de transport ont déjà été décrits au chapitre II : 4 groupes de 10 ouvrières prélevées au hasard dans la colonie AF + 10 nymphes de la même colonie ont subi 10 tests consécutifs le premier jour de l'expérience puis un test quotidien pendant 10 jours. Les 4 ouvrières restées constamment actives au cours de tous les tests et les 11 ouvrières constamment inactives ont été mesurées. Elles avaient une longueur moyenne de 3,4 mm ($s = 0,24$) pour les ouvrières actives, et 3,3 mm ($s = 0,16$) pour les ouvrières inactives.

Il ne semble donc pas y avoir de relation entre la taille et la fonction de transport lors d'un déménagement. On a d'ailleurs fréquemment vérifié cette observation au cours des différentes expériences.

2° LIEU DE PRÉLÈVEMENT : OUVRIÈRES DU MILIEU INTÉRIEUR ET OUVRIÈRES DU MILIEU EXTÉRIEUR AU NID

On a testé l'aptitude au transport des ouvrières fourrageuses d'une part prélevées dans le milieu extérieur (Me) des nids et des ouvrières du milieu intérieur d'autre part prélevées sur le couvain à l'intérieur des tubes d'élevages (Mi). Les lots testés sont de composition suivante : 10 ouvrières Me, 5 Ny, 50 l (11 expériences); 10 ouvrières Mi, 5 Ny, 50 l (6 expériences); Ny, nymphes de la même colonie que les ouvrières, l, petites larves (longueur $\leq 0,5$ mm).

Les résultats ne mettent pas en évidence de différences significatives entre les 2 lots (ouvrières Milieu intérieur et Milieu extérieur) quant à l'aptitude au transport du couvain :

Latence moyenne avant la première prise $Me = 67$ s; $Mi = 38$ s; $t = 0,85$ N.S.
 Latence moyenne avant le premier transport effectif $Me = 144$ s; $Mi = 194$ s;
 $t = 1,12$ N.S. Durée moyenne du transport de toutes les charges $Me = 204$ s;
 $Mi = 284$ s; $t = 0,83$ N.S.

D'autre part les nymphes sont transportées en priorité par rapport aux larves aussi bien par les ouvrières du milieu extérieur que par les ouvrières du milieu intérieur, ce qui confirme les résultats énoncés au chapitre précédent.

Ces expériences préliminaires seront confirmées ultérieurement sur des fondations entières dans lesquelles on a étudié de façon précise par observation prolongée le rôle de chaque individu dans la colonie avant d'appliquer la perturbation (expérience en collaboration avec Lenoir).

N. B. — On a comparé les tailles d'ouvrières prises dans l'enceinte extérieure Me (fourrageuses en quête de nourriture) et les tailles d'ouvrières prises au hasard dans le tube Mi .

Longueur moyenne colonie V (juin) : $Me : 2,35$ mm ($s = 1,11$, $N = 38$);
 $t = 0,05$ N.S.; $Mi : 2,36$ mm ($s = 0,93$, $N = 40$); colonie M (octobre) : $Me : 2,66$ mm
 ($s = 1,05$, $N = 57$), $t = 0,4$ N.S., $Mi : 2,58$ mm ($s = 1,11$, $N = 55$).

Largeur moyenne de la capsule céphalique colonie V (juin) : $Me : 0,55$ mm
 ($s = 0,31$, $N = 38$), $t = 0,01$ N.S., $Mi : 0,53$ mm ($s = 0,26$, $N = 40$).

Il ne semble pas y avoir de différence de taille significativement différente entre les ouvrières fourrageant dans le milieu extérieur et les ouvrières restant à l'obscurité au même moment.

3° ACTIVITÉ LOCOMOTRICE

Après ces essais de caractérisation des ouvrières transporteuses par leur taille et par leur « rôle », on a tenté de les caractériser par leur activité locomotrice.

Verron (1974-1976) a en effet observé et analysé au laboratoire les différences interindividuelles d'activité motrice chez *Lasius niger*. On a voulu voir s'il existait une relation entre ces observations et le phénomène d'hétérogénéité de la réponse de transport que nous constatons.

Chaque ouvrière initiatrice du transport (donc très active) aussitôt après l'expérience est prélevée et placée dans un actographe simple en usage au laboratoire : entre 2 plaques de plexiglas transparentes est ménagée une gouttière circulaire de 10 cm de diamètre où l'on introduit la Fourmi à tester. Chaque passage de la Fourmi devant une cellule photoélectrique déclenche un compteur. Celui-ci indique, en nombre de tours effectués dans un temps donné, le niveau de l'activité locomotrice de l'ouvrière.

Après avoir testé en continu pendant 1 h (durée possible d'un déménagement) 17 ouvrières initiatrices du transport et 17 ouvrières prises au hasard dans les lots expérimentaux, *on n'a pas pu mettre en évidence de niveaux d'activités locomotrices significativement différents entre ces deux catégories d'ouvrières*. Les résultats obtenus sont les suivants :

- ouvrières initiatrices du transport : nombre moyen de passage : 89,25, $N = 17$, $s = 24$;
- ouvrières prélevées au hasard : 89,17, $N = 17$, $s = 44$.

Le test de motricité a lieu sur les animaux isolés sans couvain ni congénères, ce qui rend les comparaisons difficiles avec le test de transport où les signaux de l'environnement sont très différents. Les mêmes études ont été reprises en collaboration sur les ouvrières orphelines ou provenant d'une colonie avec la reine dont on a étudié l'ontogenèse du comportement de transport (voir plus loin). Là aussi on constate une variabilité de la réponse de transport du couvain d'une part, et de l'activité locomotrice d'autre part; mais aucune corrélation n'apparaît entre les deux types de mesure.

II. Ontogenèse de la réponse de transport du couvain

1° ÉVOLUTION DU COMPORTEMENT DE TRANSPORT PENDANT LES 5 PREMIERS JOURS DE LA VIE IMAGINALE

Le développement du comportement de transport dans une situation de stress chez les jeunes ouvrières de *T. erraticum* est ici analysé : les variables indépendantes étant successivement l'âge des ouvrières testées, la présence du couvain ou de son odeur avant le test, la présence de reine ou de congénères plus âgées ou de même âge.

Dans le cadre d'une étude de l'ontogenèse du comportement chez les jeunes ouvrières des Fourmis légionnaires, Schneirla montre qu'elles réagissent d'abord à la nourriture, puis au couvain et à leurs congénères, enfin

aux pistes. Il a observé^{que} pendant les premiers jours, les ouvrières accomplissent :

1° une dernière phase de maturation (c'est-à-dire gain en sensibilité et en force musculaire);

2° un conditionnement à l'odeur de la colonie, et à celle des phéromones de piste;

3° une expérience de la combinaison des stimuli provenant des sexués, du butin et du couvain liés aux réactions de nourrissage, d'attaque des proies.

« Adult like behavior in callow army ant workers arises out of the close combination of tissue maturation and « experience » including early conditioning ». Ainsi des expérimentations appropriées peuvent montrer seulement une combinaison différente des effets de la maturation et de l'expérience (l'absence de couvain que l'on a réalisée plus loin donne aux ouvrières une autre expérience).

De jeunes ouvrières de *T. erraticum* nées sur le couvain dans leur colonie d'origine sont groupées par 10 le jour de leur naissance avec 10 nymphes de la même espèce et soumises à l'expérimentation dans les conditions suivantes.

(A) 10 lots de 10 ouvrières subissent un test le 1^{er}, 2^e, 3^e, 4^e et 5^e jour de leur vie;

(B) 10 lots de 10 ouvrières laissées avec 10 nymphes du 1^{er} au 5^e jour subissent un test le 5^e jour de leur vie.

Les Fourmis *Dolichoderinae* ayant des nymphes nues (sans cocons) on considère comme, éclore la jeune ouvrière capable de locomotion c'est-à-dire débarrassée de sa mue imaginale.

Dès le premier jour de la vie imaginale les jeunes ouvrières sont capables de transporter puisque 83 % du couvain proposé est déplacé en moins de 30 mn; ce taux atteint 95 % le lendemain et 100 % le 3^e jour. Le comportement de transport du couvain lors d'une perturbation du nid s'acquiert donc très rapidement.

Lorsqu'on considère les temps des différentes phases du test (tableau IV), on voit que le comportement est d'emblée ajusté à la situation expérimentale: les moments des premiers transports sont comparables dans toutes les expériences.

Ceci semble indiquer que c'est la continuité dans l'effort qui fait défaut pendant les 2 premiers jours de la vie des ouvrières et non l'ajustement des schèmes moteurs. Ainsi dans les groupes témoins d'ouvrières âgées le

TABLEAU IV

Ontogénèse du comportement de transport du couvain : Influence de l'âge
(Durée des différentes phases du test et pourcentage de nymphes transportées)

Type d'expérience	Nbre d'exp.	Nbre d'exp. +	1ère explo. (s)		1er trans. (s)		Durée des 10 trans. (s)		Nbre d'exp.	1ère explo. (s)		1er trans. (s)		Reste en A à 30'	% de Nymphes transportées en 30' sur l'ensemble des tests
			M	<u>G</u>	M	<u>G</u>	M	<u>G</u>		M	<u>G</u>	M	<u>G</u>		
A - 10 ♂ NC + 10 Ny depuis le 1er jour de leur vie	10	3	50	(20)	175	(18)	241	(376)	7	112	(74)	282	(97)	2,3/10	83 %
1-test le 1er jour	"	7	215	(216)*	459	(246)*	607	(257)	3	103	(70)	360	(395)	1,6/10	95 %
2-test le 2e jour	"	10	75	(42)	242	(92)	95	(138)	0						100 %
3-test le 3e jour	"	10	94	(83)	219	(77)	131	(87)	0						
4-test le 4e jour	"	10	42	(32)	304	(69)	103	(63)	0						
5-test le 5e jour	"														
B - 10 ♂ NC + 10 Ny depuis le 1er jour de leur vie	9	3	81	(75)	192	(77)	153	(84)	0						100 %
test de 5e jour															

M : moyenne

G : écart type

NC : ♂ nées sur couvain

+ : les 10 charges proposées sont transportées en moins de 30'

* : voir texte

premier transport lors du test s'effectue après une latence de 117 s ($N = 10$, $s = 82$); chez les ouvrières âgées de 1 jour la latence est de 175 s ($N = 3$, $s = 18$) lorsqu'elles effectuent tout le transport avant 30 mn; elle est de 112 s ($N = 7$, $s = 74$) lorsqu'elles n'effectuent qu'une partie du transport pendant cette même durée.

Lors des tests du 2^e jour les moments des premières explorations et des premiers transports sont plus tardifs (en moyenne) que les autres jours. Ceci est dû à la plus grande lenteur des tubes n° 3 et 9 qui n'avaient présenté aucun transport le 1^{er} jour, et semblent en « période de transition » : la réponse a lieu plus tardivement mais le transport de toutes les charges est effectué (première exploration 510 et 520 s 1^{er} transport 1070 et 630 s).

Les groupes 6 et 8 par contre qui sont dans la même « période » ne présentent pas ce ralentissement. Testées le 5^e jour après l'éclosion sans entraînement préalable, les ouvrières du lot 5 transportent à 100 %.

2^o INFLUENCE DE L'ODEUR ET DE LA PRÉSENCE DU COUVAIN PENDANT L'ONTOGÉNÈSE

Six groupes d'expériences ont été réalisés. Les résultats relatifs aux pourcentages de nymphes transportées en 30 mn sont regroupés sur le tableau V.

Les ouvrières mises dans différentes conditions expérimentales sont testées à l'âge de 5 jours pour les unes, et de 15 jours pour les autres. Les ouvrières sont groupées par 10 à la naissance soit sans couvain, soit avec des nymphes non pigmentées, soit en présence de l'odeur seule de ces nymphes.

Dans ce dernier cas, l'odeur parvient aux ouvrières à travers un tamis; le dispositif expérimental est représenté sur la figure 9. Dans tous les cas, les nymphes sont renouvelées avant leur éclosion.

On a comparé entre eux les différents groupes pour voir si l'importance relative des différents stimulus en provenance du couvain varie avec l'âge des ouvrières. Chez les ouvrières âgées de 5 jours, l'odeur seule du couvain permet l'expression d'un comportement de transport « normal », c'est-à-dire comparable au comportement du groupe témoin laissé en présence du couvain.

Par contre chez les ouvrières âgées de 15 jours la présence du couvain est nécessaire au développement d'un tel comportement : *au-delà de 5 jours l'odeur seule ne suffirait donc pas au maintien de la relation couvain-adulte*

TABLEAU V

Ontogénèse du comportement de transport du couvain : influence de la présence et de l'odeur du couvain
(Pourcentage de nymphes transportées)

Conditions expérimentales	Nbre de Ny. à transporter	Nbre transporté en 30'	%	Comparaison des %	Seuil de signification
<u>Y âgées de 5 jours</u>					
- sans couvain de 0 à 5 jours	160	150	93%	$Z = 1,9$	0,05
- + odeur du couvain de 0 à 5 jours*	40	40	100%		
- + couvain de 0 à 5 jours	40	40	100%		
<u>X âgées de 15 jours</u>					
- sans couvain de 0 à 15 jours	180	150	83%	$Z = 1,8$ $Z = 2,5$	0,06 0,001
- + odeur du couvain de 0 à 15 j.*	50	47	94%		
- + couvain de 0 à 15 jours	110	110	100%		

Z = écart réduit

* 2^d série de test, 100 nymphes sur 100 sont transportées dans les 2 lots.

et la manipulation des nymphes serait nécessaire à l'expression du comportement étudié (ceci de façon non absolue mais significative).

Est-ce que cela signifie que, sans couvain ou avec seulement l'odeur du couvain, une différenciation des ouvrières se produit, une préparation à d'autres « rôles » qui serait freinée par la présence du couvain?

Toutefois comme on ne disposait que d'un petit nombre de lots stimulés par l'odeur seule du couvain (4 et 5 lots) des expériences complémentaires ont été effectuées avec 20 lots d'ouvrières d'autres colonies.

Les résultats obtenus sont beaucoup plus nuancés : seule la durée du transport des charges est légèrement plus longue chez les ouvrières âgées de 15 jours; toutes les charges sont transportées et l'odeur paraît suffir ici au maintien de la relation.

L'analyse des vitesses de transport des différents groupes étudiés ne donne aucune indication supplémentaire : dans les groupes où toutes les charges ne sont pas transportées en 30 mn, les premiers transports s'effectuent après des latences comparables et c'est la continuité dans l'accomplissement de la tâche qui semble défailante (tableau VI). On peut dégager trois notions principales de cette étude :

1° Les ouvrières de *Tapinoma* sont dès le 1^{er} jour de leur vie imaginale capables de transporter les nymphes. Ce phénomène est d'ailleurs connu chez d'autres espèces depuis longtemps (Heyde 1924).

2° Différents stimulus émanant du couvain sont utiles pour l'établissement et le maintien de la relation ouvrière-couvain; l'odeur joue un rôle prépondérant mais la manipulation intervient aussi.

Ces résultats posent également le problème de la distance nécessaire à la perception chimique du couvain, comme on l'a souligné dans l'introduction. Une chemo-réception de contact a été démontrée chez les Fourmis. Son existence chez *Tapinoma erraticum* sera étudiée au chapitre V (expériences de régulation sociale, 2 enceintes séparées par un tamis).

3° Les résultats obtenus sont très labiles. Ceci est dû sans doute aux caractéristiques individuelles que présente chaque ouvrière en fonction de son histoire c'est-à-dire de ses origines [taille de la colonie dont elle est issue, saison, facteur génétique (?)...] et peut-être aussi de l'expérience acquise avant la mue imaginale.

Fresneau et Jaisson (1975), Le Moli et Passeti (1976) ont précisé la notion de période sensible qui, chez la jeune Fourmi rousse, couvre la première semaine de vie et au cours de laquelle l'expérience individuelle est réel-

TABLEAU VI

Ontogénèse du comportement de transport du couvain : influence de la présence ou de l'absence du couvain
(Durée des différentes phases du test)

Type d'expérience	Nbre d'exp.	Nbre d'exp. +	1ère explo. (s) M (σ)	1er trans. (s) M (σ)	Durée des 10 trans. (s) M (σ)	Nbre d'exp.	1ère explo. (s) M (σ)	1er trans. (s) M (σ)	Reste à 30'
10 ♂ groupés nés sur couvain									
- sans couvain de 0 à 5 j.	16	15 (93%)	100 (81)	230 (40)	76 (41)	1	90	-	10
- + odeur du couvain de 0 à 5 jours *	4	4 (100%)	170 (77)	245 (47)	135 (28)	0			
- avec couvain de 0 à 5 j.	9	9 (100%)	81 (75)	192 (77)	153 (84)	0			
- sans couvain de 0 à 15 j.	18	13 (70%)	287 (176)	403 (147)	129 (151)	5	435 (206)	623 (76)	4
- + odeur du couvain de 0 à 15 jours *	5	2 (40%)	160 (80)	310 (64)	140 (95)	3	220 (97)	470 (78)	1
- avec couvain de 0 à 15 j.	11	11 (100%)	88 (63)	285 (106)	85 (95)	0			

M : moyenne des mesures

σ : écart type

+ : les 10 charges sont transportées en moins de 30'

* : 2de série d'expérience (5 j.) 100 % 85 (84) 218 (68) 80 (50)
(15 j.) 100 % 143 (110) 290 (143) 88 (42)

lement fondamentale. Cette période sensible paraît beaucoup moins nette chez *Tapinoma*. On peut penser qu'elle n'apparaît pas dans le test parce que la situation est trop perturbante. Mais dans les expériences décrites plus haut les ouvrières, soit dès la naissance, soit après privation de couvain pendant les 15 premiers jours de la vie, transportent environ 83 % des nymphes qui leur sont proposées contre 100 % pour les témoins. Ceci montre que le comportement de transport du couvain se manifeste dès la naissance et se perfectionne ensuite grâce aux relations couvain-adulte.

N.B. — Expériences complémentaires.

Comportement d'ouvrières de 15 jours élevées sur le couvain (Mi) ou dans l'odeur du couvain (Me) en situation de coprésence (tableau VII).

TABLEAU VII

*Coprésence d'ouvrières de 15 jours élevées sous différentes conditions (MI, odeur et manipulation du couvain, ME, « odeur » du couvain)
Lots formés de 5 ME + 5 MI + 10 Ny*

	Moment de la 1 ^{ère} explor. (s) m (σ)	♀ exploratrices nombre moyen (σ)		Moment du 1 ^{er} transport (s) m (σ)	Total des 1 ^{ères} transporteuses		♀ transporteuses sur 10 transports nombre moyen (σ)	
		MI	ME		MI	ME	MI	ME
ME et couvain "en contact" par tamis lots	105 (52)	1,5 (0,3)	1,1 (0,2)	393 (95)	3	5	6,2 (1,2)	3,7 (1,2)
ME et couvain "en contact" par colonie lots	51 (10)	1,2 (0,4)	1,0 (0,3)	220 (32)	2	3	6,0 (0,2)	4,0 (0,2)
ensemble des 13 lots					5	8	6,2 (0,6)	3,8 (0,7)

t = 10 significatif

2 types d'expériences ont été réalisés :

(A) 2 groupes de 10 ouvrières Mi et Me sont mis le jour de la naissance de celles-ci dans 2 enceintes séparées par un tamis (dispositif II) (fig. 9). Le groupe Mi (y) bénéficie de la présence de 10 nymphes et le groupe Me (x) ne bénéficie éventuellement que de l'odeur de ces nymphes. Les ouvrières sont nourries et abreuvées, elles peuvent « communiquer » à travers le tamis. Après 15 jours, elles sont marquées à l'aide de tâches de couleur

et les groupes soumis au test de déménagement sont formés. Ils comprennent 5 ouvrières Mi + 5 ouvrières Me (provenant de 2 boîtes jointives) + 10 nymphes de la même colonie. 8 lots sont ainsi réalisés. Au cours des tests on observe la nature des ouvrières exploratrices et des ouvrières transporteuses.

(B) 2 groupes de 10 ouvrières Me et Mi sont mises le jour de leur naissance dans 2 petites arènes d'élevage distantes de 20 cm et communiquant par un tamis avec le reste de la colonie d'origine (dispositif III) (fig. 9). Seul le groupe Mi (y) bénéficie de la présence de couvain.

Lorsque des ouvrières issues de lots Me et Mi sont regroupées 15 jours plus tard en vue des tests, elles se tolèrent grâce à une « certaine communication » entretenue par leurs compagnes. Ce n'est pas le cas pour des ouvrières totalement séparées : elles ne se reconnaissent plus et s'attaquent (tests contrôles).

Ainsi les ouvrières Mi sont restées pendant les 15 premiers jours de leur vie dans des conditions rappelant en partie celle du « milieu intérieur au nid » comme toute jeune ouvrière en condition naturelle : dans l'obscurité et en présence de couvain, elles devaient toutefois se nourrir elles-mêmes.

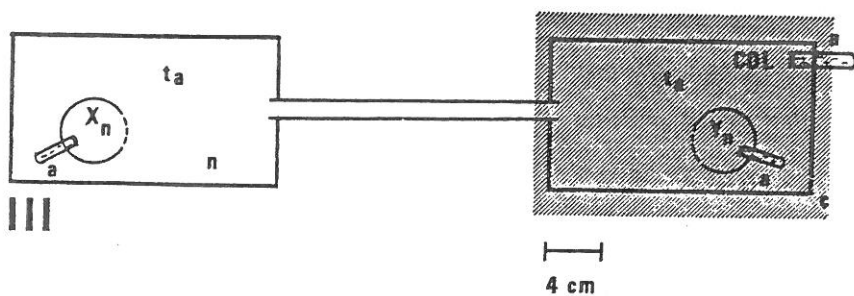
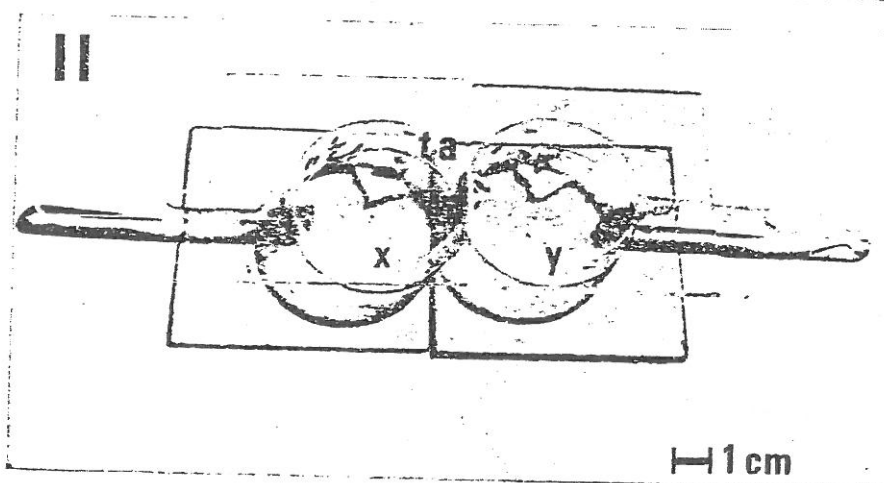
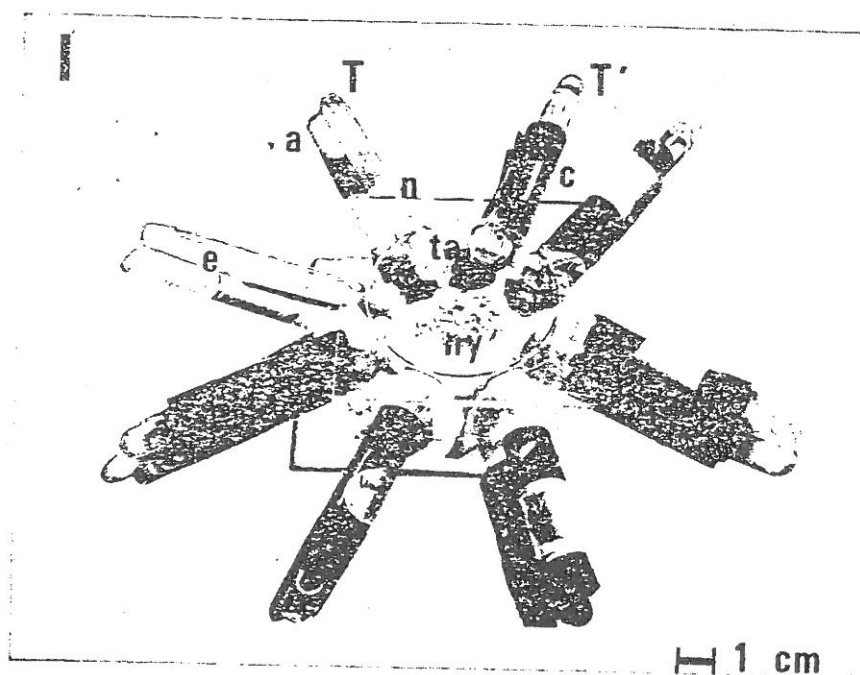
Les ouvrières Me ont été maintenues pendant la même période loin du couvain et à la lumière comme des ouvrières plus âgées dites « du milieu extérieur », elles n'avaient pas cependant la possibilité de revenir au nid.

Le problème du polyéthisme dans la colonie, en relation avec le comportement de déménagement, sera reconsidéré sur des colonies entières. Le faible nombre de tests réalisés ici sur des groupes expérimentaux ne donne que des indications.

D'après le tableau VII il semble que les premières explorations sont réalisées indifféremment par les 2 catégories d'ouvrières et que les premiers transports sont plutôt réalisés par les ouvrières Me élevées dans des conditions de milieu extérieur au nid.

Cependant si l'on considère le transport total des charges on voit que dans les deux dispositifs, les ouvrières Mi qui sont restées sur le couvain présentent de façon significative un comportement de transport plus efficace que les ouvrières qui ont eu seulement l'odeur du couvain ($t = 10$).

Ces résultats confirment les hypothèses exposées plus haut sur la nécessité de l'odeur où les deux catégories étaient étudiées séparément et non mises en présence l'une de l'autre.



Expérience de contrôle sur des ouvrières adultes : importance de la présence du couvain sur le maintien du comportement de transport.

Des ouvrières âgées groupées par 10 dans des tubes expérimentaux ont été privées de couvain pendant 15 jours. Parallèlement plusieurs lots témoins ont été gardés dans les mêmes conditions mais avec du couvain. Testés au 15^e jour, les 2 groupes expérimentaux présentent des différences significatives de comportement.

Alors que tous les lots témoins transportent le couvain immédiatement et rapidement lors de la perturbation, *la moitié des lots d'ouvrières privées de couvain depuis 15 jours ont une réaction différente et ne transportent pas toutes les nymphes proposées.*

La « régression », variable d'un groupe expérimental à un autre, est due à une absence de stimulation (odeur ou manipulation) provenant du couvain. Ce phénomène est-il réversible?

Afin d'étudier la récupération éventuelle des capacités antérieures, on a suivi 19 groupes de 10 ouvrières pendant 5 semaines : durant les 2 premières semaines d'expériences les ouvrières sont privées de couvain; le test contrôle la régression du comportement de transport lors d'une perturbation du nid. Pendant les 3 semaines qui suivent, le couvain est laissé dans les tubes avec les ouvrières et celles-ci sont testées chaque semaine.

On observe une récupération progressive du comportement : le nombre de charges transportées passant de 58 à 87 %. Il faudrait poursuivre les tests plus longtemps pour savoir si une récupération totale est possible (transport à 100 %).

Dans ce cas les conditions expérimentales devraient être modifiées et les ouvrières groupées entre les tests avec des colonies entières. Notons que dans les conditions naturelles certaines ouvrières peuvent hiberner

Fig. 9. — Dispositifs utilisés pour étudier l'influence de l'odeur du couvain sur les jeunes ouvrières. Dispositif I : Ny, nymphes de *T. erraticum* sur papier filtre humide; T, tubes où sont maintenues les ouvrières testées (cache enlevé); a, abreuvoir (eau + coton); c, cache; n, nourriture; ta, tamis; e, source d'humidité : eau + coton près de l'enceinte contenant les nymphes. Dispositif II : ta, tamis faisant communiquer les 2 enceintes (1 cm de diamètre); X, nid expérimental contenant les ouvrières seules; Y, nid expérimental contenant des ouvrières avec du couvain. Dispositif III : voir légendes dispositifs I et II : COL, colonie d'où proviennent les ouvrières testées (ouvrières, reine, couvain).

assez loin du couvain car celui-ci représente alors dans le nid un faible nombre de petites larves regroupées sous un faible volume : de telles ouvrières sont donc privées en partie de stimulation provenant du couvain.

D'autre part toutes les ouvrières sont inactives et ne manipulent pas le couvain. Cependant au printemps les soins au couvain sont évidemment nécessaires et la récupération est effective. Mais la régression observée dans des conditions de laboratoire ne se produit peut-être pas également dans des conditions naturelles.

Quoiqu'il en soit on met ainsi en évidence une certaine labilité du comportement en fonction des conditions du milieu. Cette labilité ou plasticité différentielle des ouvrières peut signifier que des stimulus du couvain favorisent le maintien du comportement vis-à-vis de ce couvain et qu'en absence de ces stimulus les ouvrières s'orientent vers de nouvelles activités ou retournent à un état « neutre » où elles sont disponibles pour d'autres tâches.

Une analyse plus détaillée de cette labilité a été tentée de la manière suivante : chaque tube étant numéroté, on suit la réaction de chaque lot de 10 ouvrières en fonction du temps.

On constate une hétérogénéité des réponses.

- Un score maximum (10 transports sur 10 charges proposées) demeurant maximum pendant les 3 semaines est observé dans 8 tubes : pas de régression.
- Un mauvais score, après privation de couvain, est noté dans 7 tubes ou un comportement « normal » est progressivement récupéré.
- Enfin dans 4 tubes des résultats fluctuants difficiles à interpréter ont été enregistrés.

Ainsi la restauration d'un comportement « normal » (comparable à celui des ouvrières non privées de couvain) est due au progrès d'une partie des ouvrières qui avaient regressé. On peut ainsi préciser la notion de labilité, formulée plus haut.

Lors d'une situation expérimentale « privative », les ouvrières de *Tapinoma* réagissent de 3 façons : une partie conserve un comportement stable non perturbé, une autre partie « régresse » mais de façon réversible avec récupération possible du comportement typique, enfin un troisième groupe semble perturbé de façon plus anarchique.

Cependant ce phénomène de « régression » comportementale semble varier selon la nature des colonies testées. Des expériences effectuées sur

une autre colonie ont montré une « régression » moindre après 15 jours de privation de couvain. Nous n'avons malheureusement pas relevé la composition de ces colonies. Les 2 tests ont été réalisés à la même époque.

3° INFLUENCE DE LA REINE SUR L'ONTOGENÈSE DU COMPORTEMENT D'ÉMIGRATION

Des ouvrières de *Tapinoma erraticum* marquées individuellement 3 jours après leur naissance sont soumises à des tests de trophallaxie et de transport du couvain. 2 lots sont ainsi examinés pendant 4 semaines : l'un comprend 27 ouvrières observées à l'intérieur d'une colonie orpheline d'une centaine d'individus; l'autre 31 ouvrières observées à l'intérieur d'une colonie comprenant une reine et également une centaine d'ouvrières. Toutes les ouvrières observées sont du même âge.

Les résultats des différents tests et leur relation avec le polyéthisme seront discutés dans une publication prochaine. Le comportement de transport du couvain est seul analysé ici.

Chaque semaine les ouvrières marquées sont prélevées dans la colonie, groupées par 10 avec 10 nymphes de la même espèce et éprouvées 5 à 10 h plus tard dans une enceinte à gradient thermique : 5 tests consécutifs sont effectués 1 fois par semaine.

L'analyse du 1^{er} test au niveau de la réponse globale confirme les résultats déjà obtenus : tout le transport est effectué dans tous les tubes par les ouvrières orphelines âgées de 10 jours. Par contre seulement 5,6 % des charges sont transportées au même âge par les ouvrières maintenues avec leur reine avant le test : $N = 9$, $s = 3,8$. Lorsque ces ouvrières sont âgées de 17 jours, toutes les charges sont transportées.

L'analyse de la réponse individuelle sur l'ensemble des tests montre que l'hétérogénéité du comportement de transport, constatée antérieurement dans une population d'ouvrières prises au hasard (chap. II), se retrouve dans une population de jeunes individus.

L'intensité de l'activité de transport du couvain a été arbitrairement graduée en 3 niveaux. Les critères utilisés précédemment pour le test appliqué à la population d'adultes prélevés au hasard dans une colonie ont été repris ici. Ceci a permis une comparaison de cette population constituée au hasard avec 2 lots de jeunes ouvrières, d'âge identique et connu, éprouvés lors de ces dernières expériences.

Si l'on exclut les résultats obtenus avec les très jeunes ouvrières non orphelines (1 semaine), résultats qui seront discutés plus loin, l'hétérogénéité est comparable dans les trois populations. Un faible pourcentage d'ouvrières est fortement actif, tandis que près de la moitié de la population réagit peu au test utilisé.

Sauf la réserve déjà faite, il ne semble pas que l'âge soit un facteur prépondérant quant à l'hétérogénéité du comportement de transport du couvain. On peut seulement noter un léger accroissement du nombre de fortes transporteuses quand l'âge moyen des ouvrières augmente.

Si l'on suit individuellement les jeunes ouvrières, on retrouve durant les 4 semaines des résultats déjà mentionnés : certaines ouvrières restent constamment inactives et d'autres constamment actives durant cette période. L'acquisition du comportement de transport du couvain s'effectue chez *Tapinoma erraticum* au cours des 2 premières semaines de la vie imaginale. Les jeunes ouvrières élevées dans une colonie avec reine effectuent très peu de transport lors de la première expérience alors qu'elles sont âgées de 7 jours.

Lors de la deuxième série de tests 7 jours plus tard, la proportion de faibles transporteuses passe de 97 à 40 % de la population observée : ce dernier nombre correspond à celui que l'on obtient lors de l'observation d'individus d'âge varié prélevés au hasard dans une colonie ; on peut considérer que la maturité du comportement de transport est atteinte vers l'âge de 15 jours (en ce qui concerne l'aptitude au transport uniquement ; le problème de « l'initiative » restant à considérer).

On compare ces résultats avec les performances réalisées dans les mêmes conditions par les jeunes Fourmis d'une colonie orphelinée : on voit que les jeunes ouvrières privées de leur reine sont dès la première semaine capables de transporter les nymphes (52 % des sujets éprouvés ont un comportement de transport de niveau fort et moyen contre 3 % dans une colonie avec reine).

Ce résultat semblerait indiquer qu'en l'absence de reine la maturation du comportement de transport du couvain s'effectue plus rapidement : ce phénomène est peut-être en rapport avec les inhibitions physiologiques généralement exercées par la reine sur les ouvrières, notamment sur leur développement ovarien.

Cependant la réaction de transport du couvain lors d'une perturbation du nid est indépendante de l'âge des ouvrières (chap. II et IV). Le rôle de la reine peut donc intervenir de façon plus globale sur le comportement,

sa présence (avant le test) influençant les mécanismes d'éveil des jeunes ouvrières et leurs réactions vis-à-vis des nymphes. Peut-être la présence de la reine oriente-t-elle les activités des jeunes ouvrières vers d'autres tâches?

4^o INFLUENCE DE L'ISOLEMENT SOCIAL SUR L'ONTOGENÈSE DU COMPORTEMENT D'ÉMIGRATION

Des ouvrières ont été isolées de leurs congénères dès la naissance et laissées en présence de nymphes. Après 5 jours, les tests montrent qu'elles transportent beaucoup moins lorsqu'elles ont vieilli seules que les ouvrières témoins qui ont vieilli avec une dizaine de compagnes de même âge.

Cependant, bien qu'étant dans des conditions extrêmement défavorables, la Fourmi élevée isolée avec des nymphes est capable de transporter du couvain dans 11 tests sur 18 (72 % du couvain proposé est transporté). Nous avons constaté par ailleurs que les ouvrières de *Tapinoma* élevées seules pendant 5 jours avec des nymphes d'espèces étrangères (*Tetramorium*, *Solenopsis*) ne les transportent jamais en cas de perturbation (N = 40). Ces résultats diffèrent de ceux obtenus avec des groupes de 10 ouvrières. Ils confirment le rôle du groupement social sur le comportement.

5^o INFLUENCE DE LA PRÉSENCE DU COUVAIN LORS DE L'ÉCLOSION

Nous avons constaté précédemment qu'une absence de nymphes pendant les 15 premiers jours de la vie imaginale ne réduit pas totalement le score des tests positifs (70 contre 100 %) et que le test utilisé ne permet pas de mettre en évidence le phénomène d'empreinte. Les ouvrières testées ici étaient nées sur le couvain et retirées alors qu'elles étaient capables de locomotion (critère que nous avons pris comme début de la vie imaginale, les nymphes étant nues chez les *Dolichoderinae*).

Les conditions de l'environnement le jour de la naissance ont donc fait l'objet d'un contrôle plus précis. Chaque Fourmi a été isolée à l'état de nymphe dans un tube d'élevage; puis, lorsqu'elle est sortie de son exuvie et a été capable de locomotion, 2 nymphes de la même espèce lui ont été adjointes : l'isolement a donc été effectif seulement pendant les premières heures de la vie imaginale. De telles ouvrières ont subi un test le 5^e jour. Ici le nombre de nymphes transportées a nettement diminué : 33 contre 72 % pour des ouvrières élevées dans les mêmes conditions mais nées sur le couvain.

Cette expérience met en évidence l'importance des stimuli provenant du couvain et perçus par la jeune ouvrière pendant sa naissance et les heures

qui suivent, et pose le problème d'ontogenèse de la perception chez les nymphes nues.

Tests complémentaires

Ces expériences ont été reprises sur des ouvrières d'une autre colonie. 17 tubes contiennent 1 ouvrière née isolée, sans la présence de couvain, et auxquels on a adjoint 2 nymphes quelques heures après éclosion. Un test de transport est effectué 5 jours après, au cours duquel les ouvrières transportent 88 % des charges qui leur sont proposées (1,7 charges/2, $s = 0,54$, $N = 17$).

Ce score est beaucoup plus important que celui qui a été trouvé lors des expériences précédentes. Faut-il invoquer une différence de provenance des nymphes transportées, des ouvrières transporteuses?

Des ouvrières de la même colonie nées isolées sont maintenues 5 jours sans couvain avant de subir le test. Elles transportent à 47 % les nymphes proposées (0,9/2; $s = 0,95$; $N = 18$). Un 3^e lot d'ouvrières de même provenance, nées isolées, sont maintenues dans l'odeur du couvain pendant 5 jours avant de subir le test. Elles transportent à 76 % (1,3/2, $s = 0,81$; $N = 17$).

Ces expériences confirment l'importance de l'odeur du couvain dans les jours qui précèdent le test sur le score réalisé par l'ouvrière au cours de celui-ci. Par contre elles ne confirment pas l'importance de la présence du couvain pendant les heures qui précèdent ou qui suivent l'éclosion imaginale.

De plus, ici, le fait d'être nées en isolement social semble sans incidence sur les ouvrières quant au comportement étudié. Il est difficile de conclure cette étude sur l'ontogenèse du comportement de transport sans parler de notion d'« empreinte » mise en évidence par Jaisson (1972-1975) sur la jeune Fourmi rousse *Formica polyctena*. « Une sorte de fixation s'opère chez la jeune ouvrière quant à la reconnaissance de la progéniture. La nature des cocons cotoyés pendant le tout jeune âge est mémorisée. A l'issue de cette période, tout cocon d'origine différente, considéré comme un simple aliment, sera dévoré. Seuls des cocons du type connu seront soignés. Si aucun cocon n'est présent dans l'environnement précoce, la Fourmi adulte sera incapable de soins efficaces, même si les cocons qui lui sont soumis lors de la situation-test appartiennent à sa propre espèce. Donc les stimulations provenant des cocons eux-mêmes ont une

action déterminante sur l'éthogénèse des soins (c'est-à-dire le développement de ce comportement) lorsqu'elles interviennent durant une période de la vie où l'animal est particulièrement malléable. Un fait très remarquable est la résistance de cette mémorisation » (Jaisson).

Vidal (1976), discutant le concept d'empreinte, compare ces résultats à la notion « d'empreinte maternelle » qui aboutit à la reconnaissance du jeune par la mère. Les caractéristiques essentielles de ce phénomène sont la présence d'une période critique et l'irréversibilité.

En quoi nos expériences se rattachent-elles à une telle définition? On utilise un test de transport dans lequel l'animal est perturbé, et la reconnaissance de l'objet de transport est ici différente de la notion de « soin maternel » en conditions naturelles. Si l'on considère les résultats, on voit qu'une ouvrière de *T. erraticum*, née isolée sans couvain ni congénères, est capable dès le premier jour de transporter une nymphe lorsqu'on la lui propose : 33 % des nymphes transportées dans les cas « extrêmes ».

Le comportement de transport du couvain s'établit très vite chez la jeune Fourmi, dès les premières heures et peut exister chez certaines ouvrières en dépit de contraintes expérimentales très fortes.

L'odeur du couvain a une influence sur l'expression de ce comportement par les jeunes ouvrières de moins de 5 jours. De plus la présence de couvain avant les tests semble nécessaire non seulement aux jeunes ouvrières de 5 à 15 jours, mais aussi aux ouvrières âgées de plusieurs mois pour qu'elles réalisent un comportement de démenagement « normal ».

On entend par « normal » un démenagement de toutes les charges par un pourcentage stable d'ouvrières (60 % de l'effectif total dans les conditions du test, cf. chap. V).

La réponse de chaque ouvrières dépend des phénomènes de maturation et d'expériences, et l'ouvrière perçoit à différents stades de son développement des stimulus variés provenant de son environnement social :

— pendant le stade nymphal, elle est soumise à des stimulations chimiques, la perception de celles-ci dépendant de la maturation des organes récepteurs et du système nerveux. Les stimulus ainsi perçus peuvent provenir du couvain, de la reine ou des congénères. L'autoperception intervient dans tous les cas;

— pendant le stade imaginal l'ouvrière perçoit toujours ces messages chimiques, mais elle a en plus une expérience de la *manipulation* du couvain. Les signaux sont alors : la taille, la forme, la turgidité, éventuellement le mouvement.

Cette différence peut expliquer la variation des résultats effectués à différents âges et notamment l'importance de l'odeur du couvain pour les ouvrières de 0 à 5 jours.

Certains tests complémentaires sont à réaliser notamment des expériences de privation chez les ouvrières âgées, maintenues expérimentalement dans l'odeur du couvain. Ainsi on n'a pas vu chez la jeune ouvrière de période critique, mais plutôt une intégration progressive dans le temps de différents signaux provenant du couvain, la réponse testée étant le comportement de démenagement.

III. Analyse de la réponse individuelle dans un ensemble d'individus d'âges variés

1° GROUPES

Après avoir étudié des groupes de structure d'âge homogène de jeunes ouvrières de 24 h, 1 à 5 jours (ontogenèse), et 1 à 4 semaines (influence de la reine), nous allons maintenant étudier l'activité de *groupes ayant une structure d'âge hétérogène*.

3 tests ont été réalisés sur des groupes formés de 5 jeunes ouvrières plus âgées prélevées au hasard et 10 nymphes : les 30 charges proposées ont été transportées dans les conditions suivantes : 21 par les « vieilles » ouvrières et 9 par les jeunes.

A l'âge de 24 h les très jeunes ouvrières sont « distancées » par les plus âgées dans la prise et le transport du couvain ; elles n'expriment pas pleinement leurs potentialités. Elles peuvent seulement transporter 30 % des charges proposées contre 83 % lorsqu'elles sont entre elles.

Enfin 11 tests ont été réalisés sur des groupes formés de 5 jeunes ouvrières âgées de 15 jours et de 5 ouvrières plus âgées et 10 nymphes : les 110 charges ont été transportées comme suit : 53 par les ouvrières âgées et 57 par les ouvrières de 15 jours.

On voit qu'après la 2^e semaine l'âge de l'ouvrière n'intervient pas comme facteur d'hétérogénéité interindividuelle du niveau d'activité de transport lors d'un test de démenagement. Indiquons cependant que le 1^{er} transport

a été réalisé 8 fois par une vieille ouvrière et 3 fois par une jeune, ce qui pose le problème de l'initiative du déménagement.

2° PETITES COLONIES

Une étude de corrélations comportementales entre l'activité trophallactique et l'activité de transport du couvain chez *Tapinoma* a été faite au laboratoire sur 2 petites colonies en collaboration avec A. Lenoir.

Chaque jour, du 9 juillet au 2 août, chacune des colonies subit un test de transport dans le dispositif déjà décrit. Chaque Fourmi est marquée à l'aide d'une pastille numérotée; le rang de passage de chaque ouvrière lorsqu'elle transporte une nymphe de A vers B est noté et l'expérience chronométrée.

Composition des 2 colonies analysées :

BX 2 reines 15 ouvrières d'âge varié (nées avant le début de l'expérience). 10 ouvrières jeunes nées le 14 juillet - couvain; CB 1 reine 8 ouvrières d'âge varié (nées avant le début de l'expérience). 9 ouvrières jeunes nées le 14 juillet - couvain.

Lors de l'étude de ces colonies nous avons attribué à chaque ouvrière un indice d'activité de transport des charges et un « indice d'initiative ». L'indice d'activité de transport est égal au nombre total de charges transportées pendant les 10 tests quotidiens considérés. L'indice d'initiative a été calculé de la façon suivante : la note 1 est attribuée à tout individu transportant une charge avant le retour de l'ouvrière qui a exécuté le premier transport et qui, en qualité d'« incitatrice » principale est notée « 2 ».

L'« indice d'initiative » sera égal à la somme de ces coefficients par ouvrière sur l'ensemble des 10 tests.

Résultats. — Tableau VIII, fig. 10.

Les reines n'effectuent ici aucun transport.

Les jeunes ouvrières sont d'abord inégalement capables de transporter le couvain lorsqu'elles ont moins de 10 jours, au-delà de cet âge elles transportent régulièrement, avec un score comparable à celui des ouvrières plus âgées qui sont avec elles.

L'initiative du transport est le plus souvent prise par les ouvrières les plus âgées.

Le tableau et la figure résument les résultats obtenus du 28 juillet au 2 août pour les deux colonies. Les jeunes ouvrières ont alors de 10 à 20 jours.

TABLEAU VIII
Transport du couvain par des colonies entières

CB	n°	ΣT	ΣI
+ âgées	4	3	1
	13	0	0
	22	27	4
	64	23	4
	74	0	0
	00	16	1
	12	44	8
	55	25	3

Coefficient de corrélation 0,95

jeunes	0	42	8
	7	18	2
	26	12	0
	33	28	3
	60	36	1
	73	21	1
	91	11	0
	99	7	2
	90	15	0

Coefficient de corrélation 0,70

BX + âgées	3	3	0
	4	15	4
	12	33	5
	15	19	4
	18	25	3
	20	15	1
	51	7	0
	57	19	3
	61	21	3
	65	2	0
	70	13	1
	82	31	5
	94	0	0
	84	42	14
	X2	18	5

Coefficient de corrélation 0,85

jeunes	9	25	2
	13	9	0
	17	13	0
	24	14	1
	27	16	0
	49	10	0
	55	29	1
	71	18	1
	77	23	1
	00	10	0

Coefficient de corrélation 0,64

Résultats globaux

	moy. ΣT	moy. ΣI
+ âgées N = 23	17 (σ=12)	3 (σ=3)
jeunes N = 19	18 (σ=9)	1 (σ=2)

ΣT : nombre total de transports pendant les 10 tests (10 jours consécutifs)

ΣI : nombre total d'initiatives* pendant les 10 tests

σ : écart type

* : voir texte

Le nombre moyen de transports effectués par les vieilles ouvrières est comparable à celui effectué par les jeunes; cependant l'hétérogénéité de ce type de comportement semble plus grande chez les ouvrières âgées — nombre moyen de transports par les ouvrières sur l'ensemble des tests : 17, $s = 12$, $N = 23$; ouvrières jeunes : moyenne 18, $s = 9$, $N = 19$.

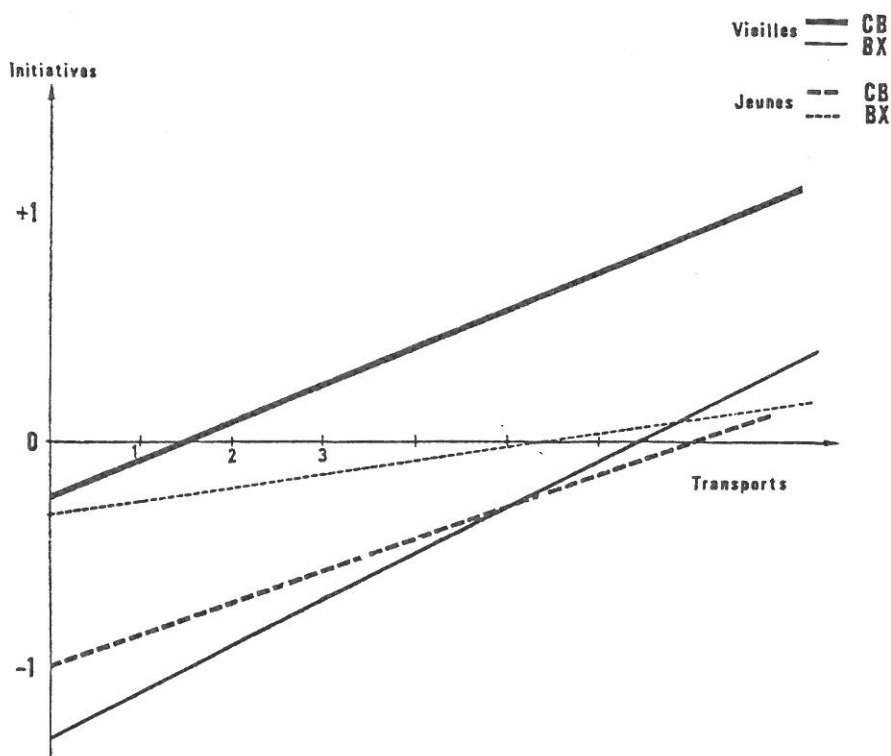


Fig. 10. — Corrélation entre initiative et comportement de transport dans les colonies CB et BX (10 jours consécutifs d'observation, jeunes et vieilles ouvrières).

Les courbes de corrélation du nombre d'initiatives au nombre de transports (pour chaque ouvrière) confirment les indications données plus haut : dans chacune des 2 colonies ce sont les vieilles ouvrières qui prennent le plus souvent l'initiative du transport, et parmi celles-ci les meilleures transporteuses (coefficients de corrélation entre activité de transport et initiative = 0,95 et 0,85 pour les vieilles ouvrières de chaque colonie). Ainsi le comportement de transport lors d'un stress n'est pas lié chez *T. erraticum* à l'âge de l'ouvrière donc à son rôle dans la colonie.

IV. Étude comparée du comportement de transport de *Tapinoma*, *Lasius* et *Myrmica*

A la sortie de l'hiver nous avons marqué à l'aide de numéros les individus de petites colonies de *Tapinoma erraticum*, *Lasius niger* (fondations

obtenues au laboratoire l'été précédent) et *Myrmica laevinodis*. Chaque colonie comprenait 1 ou 2 femelles, 10 à 20 ouvrières et du couvain qui donnera naissance à de jeunes ouvrières pendant la durée de l'expérience. Les ouvrières sont marquées individuellement dès leur naissance. 5 colonies de chaque espèce sont étudiées pendant les mois de mai et juin à raison d'un test de transport par semaine. Les résultats relatifs aux fondations de *Tapinoma* ont été décrits en détail dans le chapitre II.

1° COMPORTEMENT DES ADULTES

Les 3 espèces présentent le même type de réaction déjà décrit pour *Tapinoma*. Les durées des différentes phases du test sont comparables. Les ouvrières de *Tapinoma* effectuent ici le premier transport après une latence de 284 s ($s = 223$, $N = 34$) et le dernier transport après 509 s ($s = 294$).

Les ouvrières de *Lasius* effectuent le premier transport après 291 s ($s = 215$, $N = 35$) et le dernier après 822 s ($s = 526$).

Les ouvrières de *Myrmica*, plus sensibles à l'élévation thermique de leur tube d'élevage, déménagent un peu plus rapidement : elles commencent leur transport à 93 s en moyenne ($s = 53$, $N = 35$) et l'émigration se termine 283 s après le début du test ($s = 138$). Les effectifs des 15 colonies fluctuent légèrement mais sont sensiblement équivalents, 1 reine, 10 à 20 ouvrières, 10 à 40 charges sous forme de paquets d'œufs et de petites larves, de larves de taille plus importante, de prénymphe et de nymphe.

L'hétérogénéité de comportement déjà remarquée et analysée chez *Tapinoma* se retrouve chez *Lasius* et *Myrmica* : les Fourmis ont une activité de transport très variable d'un test à l'autre, mais lorsque l'on fait la synthèse de toutes les expériences on peut relever 2 faits principaux :

(a) à chaque test le pourcentage d'ouvrières transporteuses par rapport à la population totale semble constant et se situe aux environs de 50 % pour les 3 espèces;

(b) sur l'ensemble des tests certaines ouvrières sont plus actives, d'autres sont totalement inactives, un troisième groupe beaucoup plus fluctuant (rappelons que chaque lot a été testé 7 fois à raison d'un test par semaine).

Le faible nombre de Fourmis étudiées individuellement pour chaque espèce tient au fait que certaines pastilles se sont décollées en cours de manipulation et surtout à la forte mortalité des ouvrières ayant hiverné; problème qui sera discuté ultérieurement.

Ayant émis ces réserves nous pouvons remarquer que le « profil des populations » est légèrement différent pour les 3 espèces. En effet, si l'on considère le pourcentage d'individus « spécialisés » (ou plutôt présentant un comportement stable au cours du temps) on remarque chez *Lasius* un plus fort pourcentage d'individus « stables », chez *Myrmica* par contre aucune ouvrière ne présente une activité de transport forte et constante, le travail semble plus éparpillé entre les différents individus du groupe avec une rotation d'un test à l'autre. On note aussi chez *Myrmica* un plus grand nombre de Fourmis constamment inactives;

(c) si l'on étudie pour chaque test le problème de l'initiative du transport, c'est-à-dire si l'on examine la Fourmi qui effectue le premier transport pendant le test on constate que cette tâche revient en général à une Fourmi présentant une forte activité.

2° CORRÉLATION AVEC L'APPARITION DES JEUNES OUVRIÈRES

a) *Maturation des jeunes*

Dès la fin du mois de mai des ouvrières issues du couvain hivernant éclosent dans les colonies de *Tapinoma*, *Lasius* et *Myrmica*. Elles sont marquées à l'aide de pastilles numérotées, laissées dans la colonie et leur comportement observé au cours des tests ultérieurs.

— *Tapinoma* : comme nous l'avons déjà indiqué, les jeunes ouvrières transportent peu au cours de la 1^{re} semaine de leur vie et ensuite elles présentent un score comparable à celui des ouvrières âgées;

— *Lasius* : dès la 1^{re} semaine le pourcentage de jeunes ouvrières transportant du couvain semble comparable au pourcentage trouvé dans une population d'adultes.

— *Myrmica* : chez cette espèce au contraire la maturation du comportement de transport est très lente et après 3 semaines très peu de jeunes ouvrières effectuent de transport. Ce résultat rejoint ceux d'Abraham montrant que, dans cette espèce, les ouvrières âgées sont meilleures transporteuses.

Dès que les jeunes ouvrières manifestent une aptitude au transport, on observe que quantitativement le nombre de charges transportées est comparable au nombre transporté par les ouvrières âgées pour *Tapinoma* et *Lasius* (sauf peut-être lors du premier test positif où la continuité dans l'effort est absente).

b) Comportement des vieilles après l'apparition des jeunes

Rappelons que pendant la durée du mois de juin la population d'ouvrières adultes ayant hiverné décline progressivement, le début des mortalités correspondant avec l'apparition des jeunes. Cette mortalité très forte chez *Lasius* et *Tapinoma* est moins accentuée chez *Myrmica*. Ce phénomène correspondant sans doute au cycle de ces espèces de Fourmis dans la nature. Cependant il est accéléré par les conditions d'élevage et d'expérience, aussi les résultats doivent être émis avec réserve.

Cependant en étudiant le nombre de transports effectués *par chaque ouvrière survivante* on note que l'activité de transport des vieilles ouvrières décroît dès l'apparition de jeunes ouvrières actives, dans toutes les populations de *Tapinoma* et de *Lasius* étudiées (fig. 11).

S'agit-il d'un phénomène de senescence ou d'un phénomène de compétition entre les ouvrières âgées et les ouvrières jeunes « arrivant sur le marché du travail »? L'étude des courbes d'activité des *Myrmica* semble confirmer la 2^e hypothèse, en effet les jeunes ouvrières de *Myrmica* ont, comme nous l'avons vu précédemment, une maturation très lente et l'activité des vieilles ouvrières survivantes ne décroît pas significativement comme chez *Lasius* et *Tapinoma*.

c) Problème de régulation

Dans les 15 petites colonies étudiées, le maintien de la reine et le cycle de la population larvaire causent une fluctuation de l'effectif à transporter lors des tests.

Comment se répartit le travail lorsque la quantité de charges varie?

Des expériences complémentaires restent à réaliser, mais déjà nous pouvons dégager des résultats 2 notions intéressantes :

— le nombre de transporteuses croît de façon significative lorsque la quantité de couvain passe de 0 à 20 charges pour 10 ouvrières. Par contre le nombre de transporteuses se stabilise vers 60 % de la population lorsque le nombre de charges croît de 20 à 40 charges pour 10 ouvrières. Pour *Lasius* et *Tapinoma*, tout se passe comme si un nombre limité d'ouvrières transporteuses pouvait être recruté. Les indications manquent pour *Myrmica*, le nombre de charges à transporter n'ayant pas dépassé 30 dans aucun des tubes d'élevage testés;

— que se passe-t-il au niveau individuel lorsque le nombre de charges à transporter est relativement fort? Nous avons vu au chapitre II que ce problème peut être surmonté de 3 façons :

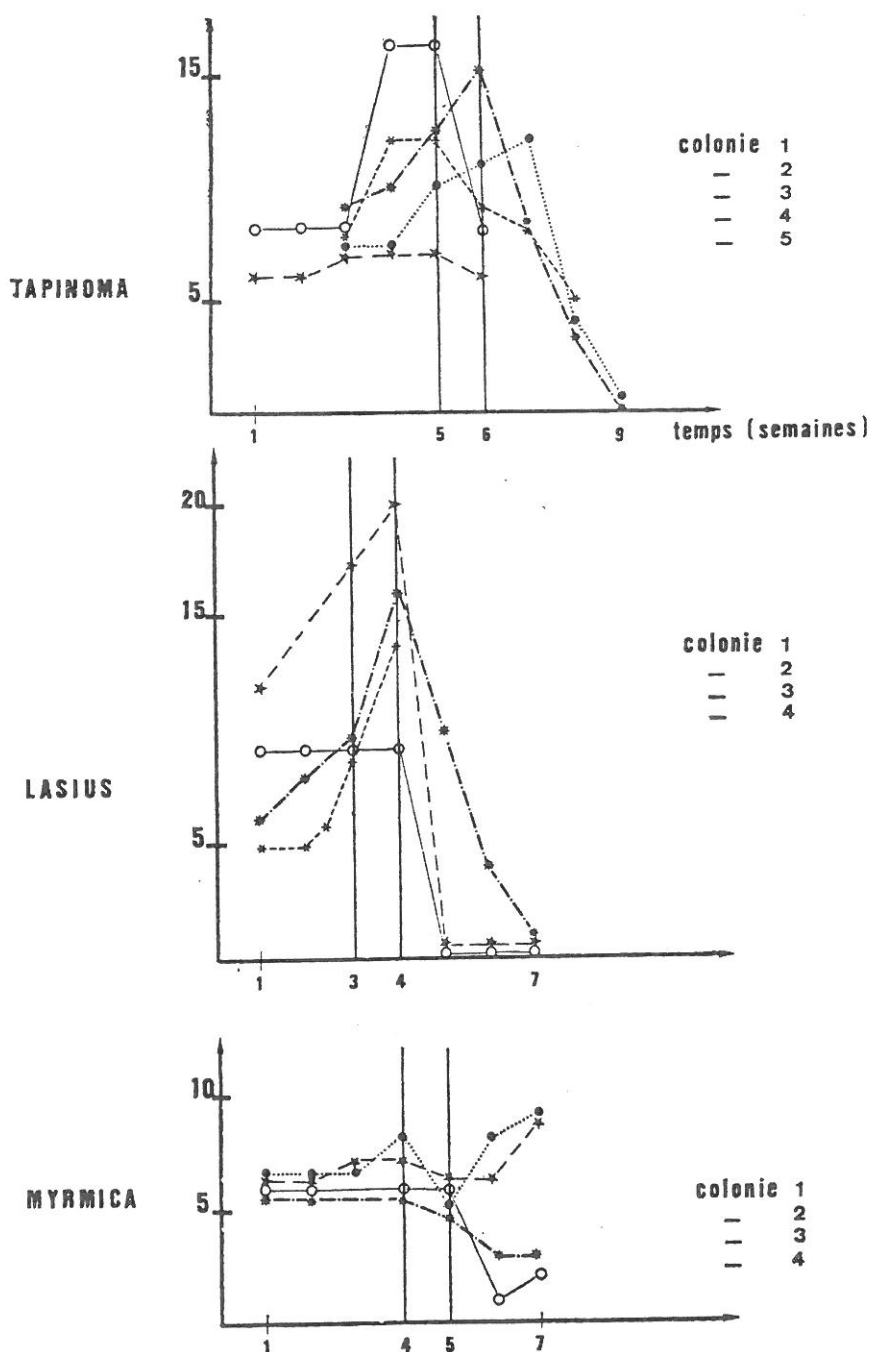


Fig. 11. — Pourcentage de transport effectué par une vieille ouvrière (moyenne par rapport à toute la population âgée transporteuse ou non). Abscisse : temps en semaine. Ordonnée : pourcentage de transport effectué par une vieille ouvrière. || Apparition des premières jeunes ouvrières.

- soit il y a eu recrudescence de l'activité de transport d'une forte transporteuse (« constante » au cours des tests);
- soit il s'est dégagé une forte transporteuse « occasionnelle », issue du lot des moyennes transporteuses;
- soit plusieurs transporteuses moyennes deviennent légèrement plus actives.

Ceci met en évidence une régulation sociale au niveau du travail en fonction de l'ampleur de la tâche à effectuer, phénomène qui va être approfondi au chapitre suivant.

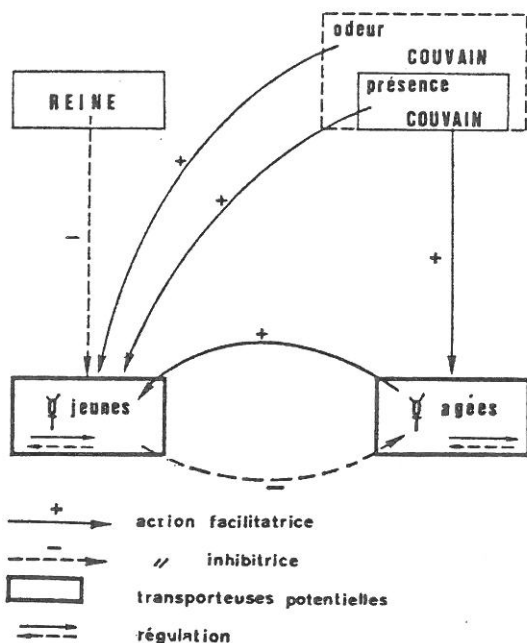


Fig. 12. — Réseau de connectivité dans le système social en rapport avec la réalisation d'une stratégie : déménagement du couvain.

La figure 12 rassemble les données exposées dans ce chapitre. Elle montre les divers effets de l'environnement social sur le développement du comportement de transport du couvain et les relations entre l'âge et les divers composants de cet environnement : couvain, odeur de couvain, autres ouvrières, reine. Les jeunes ouvrières sont inhibées dans l'expression de ce comportement par la présence de la reine, ou au contraire facilitées par la présence de congénères ou par une certaine « expérience » préalable

du couvain. Les vieilles ouvrières sont sensibles à la présence du couvain et à la présence de congénères. Comme on le verra au chapitre suivant, la confrontation de plusieurs ouvrières peut avoir un rôle facilitateur ou inhibiteur sur le comportement individuel selon les situations. La variabilité de la réponse individuelle observée lors des tests de déménagement est donc la résultante de la variabilité interindividuelle — caractéristiques intrinsèques — et de la plasticité de chaque sujet chez des sujets âgés. Les causes de la variabilité interindividuelle sont principalement le génotype et les facteurs liés à l'expérience. Celle-ci peut varier suivant la composition de la colonie et la situation de la Fourmi dans le nid : proximité de la reine, proximité du couvain et importance de celui-ci, densité et âge des congénères. L'expérience ne semble pas déterminer le comportement de l'ouvrière de façon absolue. De nombreuses interactions mettent en jeu la plasticité individuelle du comportement : la réponse de chaque Fourmi dépendant à chaque instant des relations constantes existant entre les différents éléments de la société. Enfin il ne faut pas négliger l'influence de l'environnement extérieur à la colonie — l'ensemble formant le système environnement-groupe social (colonie) pour reprendre la formulation d'écœthologie — de Gautier et coll. (1978).

CHAPITRE V

RÉGULATION SOCIALE

Jusqu'à présent on a comparé entre eux des individus ou des groupes d'individus testés dans des conditions équivalentes. On va maintenant observer la réponse individuelle en faisant varier expérimentalement la composition des groupes testés : changement de la quantité de couvain par rapport au nombre d'ouvrières, de l'effectif global du groupe, adjonction d'ouvrières antennectomisées, de mâles ou de femelles vierges. Une dernière série de tests permettra d'évoquer l'hypothèse nouvelle d'une communication de masse par phéromone, à courte distance, chez les Fourmis.

I. Pourcentage d'ouvrières transporteuses

1° INFLUENCE DE LA QUANTITÉ DE COUVAIN A TRANSPORTER

Lors de l'étude des petites fondations (chap. II) on avait noté que le nombre de transporteuses croissait avec le nombre de charges à transporter, puis se stabilisait à un certain palier. Car même lorsque le couvain est

abondant, toutes les ouvrières sont rarement impliquées dans le comportement de transport, bien que la situation soit très perturbante et le déménagement une condition de survie pour la colonie.

Cette observation est à notre avis primordiale et sera reprise dans la discussion. Ceci a été confirmé par ailleurs dans tous les lots expérimentaux étudiant l'hétérogénéité de la réponse et l'influence de l'âge sur celle-ci. Le pourcentage d'ouvrières transporteuses a été étudié de façon systématique en faisant varier la quantité « d'éléments transporteurs et transportés » de façon déterminée.

— Nombre de charges égal au nombre d'ouvrières (fig. 13).

Différents groupes ont été testés, composés de la façon suivante : 3 ouvrières, 3 nymphes (11 lots), 10 ouvrières, 10 nymphes (20 lots) et 20 ouvrières, 20 nymphes (11 lots). Les pourcentages de transporteuses par rapport à la population totale d'ouvrières sont respectivement de 54 % ($s = 24$), 59 % ($s = 9$) et 67 % ($s = 3$) sans différence significative entre les groupes, une forte variabilité des pourcentages existant *a fortiori* dans les lots de faible effectif.

Ainsi lorsque le nombre de charges à transporter est égal au nombre d'ouvrières, le pourcentage d'ouvrières transporteuses reste sensiblement constant par rapport à la population totale, et égal à 60 % de l'effectif.

— Nombre de charges varié, lots de 10 ouvrières (fig. 13). Le nombre de nymphes à transporter est égal à 5, 10, 20 ou 30 pour des lots de 10 ouvrières (20 mesures ont été faites dans les 3 premières conditions, 10 mesures dans la dernière).

Le pourcentage d'ouvrières transporteuses croît significativement avec le nombre de charges à transporter, puis se stabilise autour de 70 % lorsque le nombre de charges par ouvrière dépasse 2.

Ce phénomène a déjà été signalé plus haut, il indique une régulation que nous allons essayer d'étudier un peu plus en détail. On peut remarquer dès maintenant que jamais la totalité de la population n'est mobilisée : à partir d'un certain seuil un surcroît de travail n'est pas effectué grâce à un surcroît d'ouvrières transporteuses mais grâce à l'effort plus grand de la population active.

2° NIVEAU D'ACTIVITÉ DES OUVRIÈRES

Les profils des groupes quant aux proportions de fortes, moyennes et faibles transporteuses sont comparables; on observe généralement un

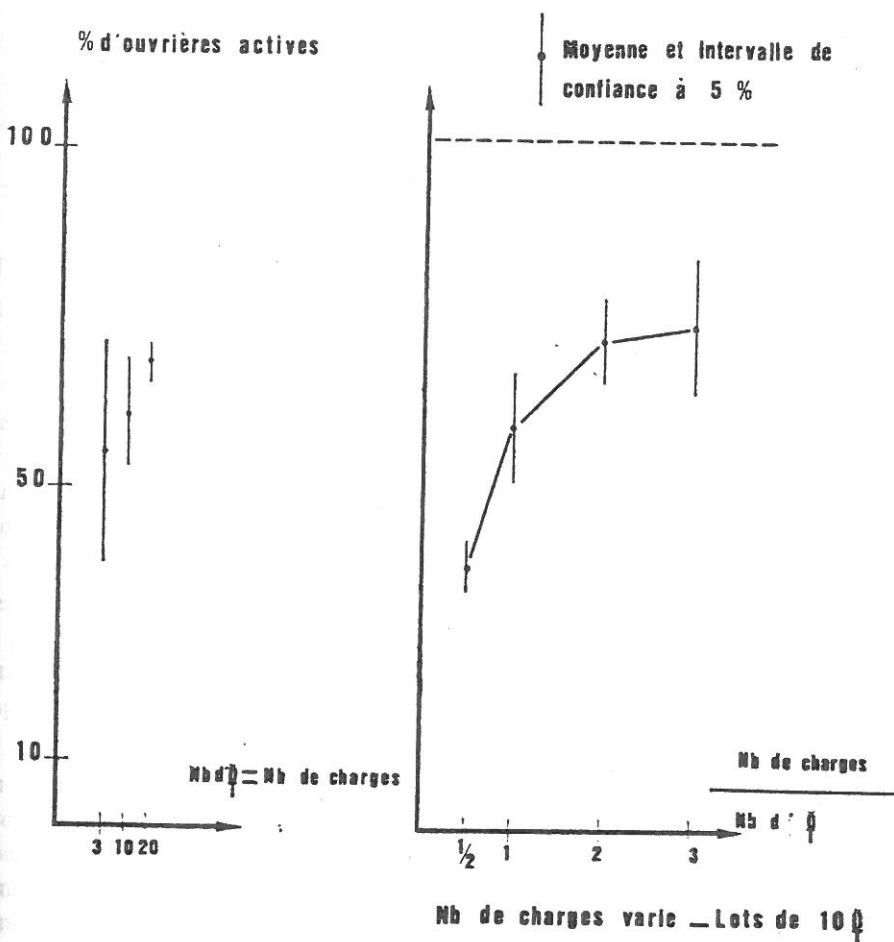


Fig. 13. — Pourcentage d'ouvrières transporteuses par rapport à la population totale. Pourcentage d'ouvrières actives. Moyenne et intervalle de confiance à 5 %.

pourcentage important d'ouvrières peu actives et très peu d'ouvrières fortement actives. D'autre part, quand le nombre de charges à transporter croît le nombre d'ouvrières un peu actives augmente au détriment du nombre des ouvrières très actives.

Ce phénomène est difficile à analyser mais il précise en quelque sorte l'observation faite au premier paragraphe, qui montrait que les ouvrières n'étaient jamais toutes actives. Quand la tâche à accomplir est peu importante, c'est-à-dire ici lorsqu'il y a peu de charges à transporter, il existe

un phénomène de compétition qui permet à certaines ouvrières très actives de se distinguer. Quand le nombre de charges à transporter croît le phénomène s'estompe et les ouvrières à faible niveau d'activité ont le temps d'intervenir en nombre relativement plus important.

On voit déjà que l'activité de chaque ouvrière se manifeste de façon variable suivant les conditions expérimentales, une tâche importante permettant à certains individus peu actifs de s'exprimer.

II. Plasticité du comportement. Influence du niveau d'activité des congénères

Nous avons déjà dit que, dans des conditions expérimentales comparables, le niveau d'activité de certaines ouvrières « bonnes transporteuses » ou « mauvaises transporteuses » est stable.

De tels individus sont « sélectionnés » dans une population de 100 ouvrières marquées individuellement grâce à une série de 5 tests pendant 5 jours consécutifs (par groupes de 10 stables). Des groupes expérimentaux homogènes sont ensuite constitués avec des individus jugés soit inactifs soit au contraire très actifs.

Ces groupes sont testés dans les mêmes conditions que précédemment avec un nombre de charges égal au nombre d'ouvrières. Cinq tests sont effectués sur chaque lot, ce qui permet d'apprécier le comportement de transport de chacune des ouvrières par le nombre moyen de transports et la variabilité de la réponse (fig. 14).

On peut alors constater un phénomène curieux : *les individus qui, dans un groupe donné présentaient un comportement stable, modifient leur réponse en fonction de la nouvelle situation* : ainsi, des ouvrières qui n'avaient présenté aucune activité de transport au cours des 5 tests « préliminaires » deviennent très actives lorsqu'elles sont mises avec des compagnes de même statut.

Inversement des ouvrières très actives peuvent devenir totalement inactives dans un nouveau groupe. Et ceci de telle sorte que le profil du nouveau groupe présente une certaine stabilité, c'est-à-dire tous les niveaux d'activité qui se trouvent de façon régulière dans une population prélevée au hasard.

Le comportement migratoire étudié ici est certainement très primitif chez les Fourmis. Sans être le fait d'une caste ou d'un groupe d'ouvrières strictement déterminés, le transport du couvain semble faire intervenir la préférence des sujets actifs.

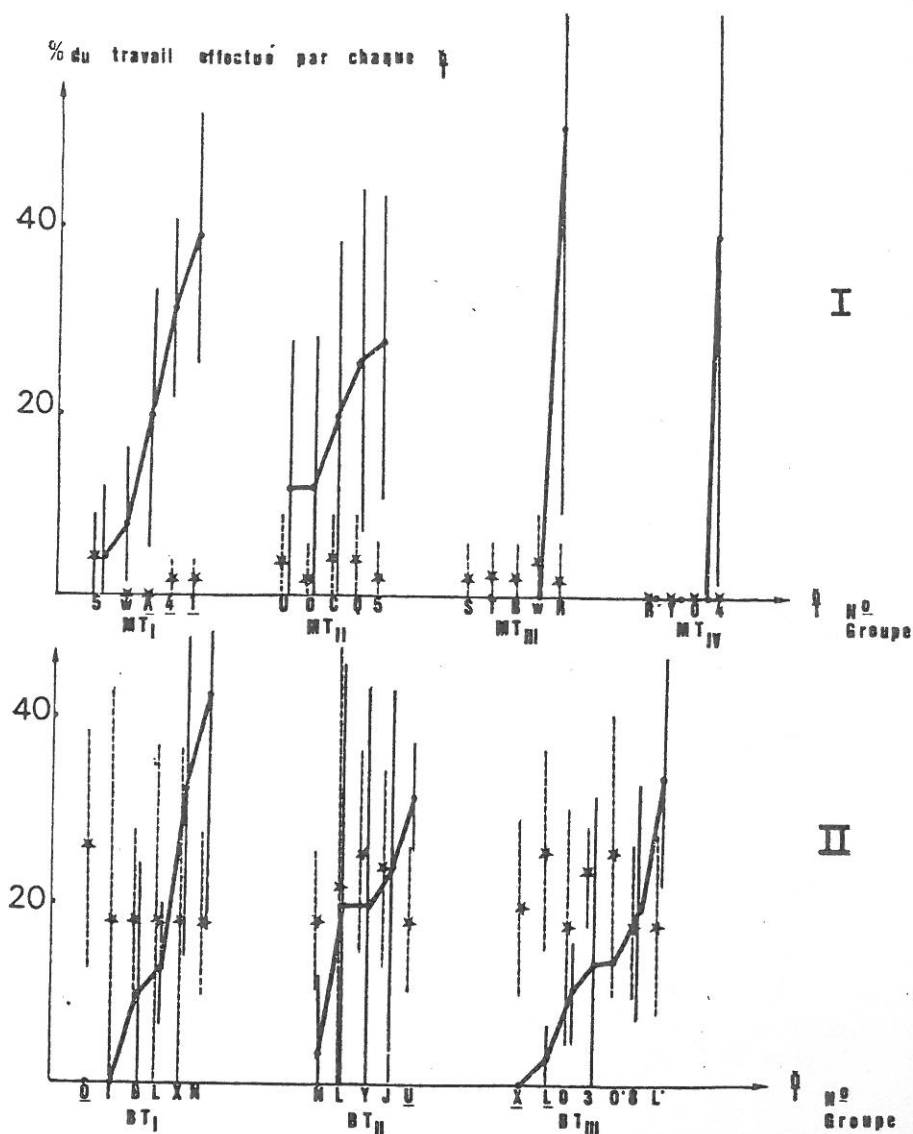


Fig. 14. — Régulation sociale (pourcentage du travail effectué par chaque ouvrière).
I : ouvrières « mauvaises transporteuses » regroupées. II : « bonnes transporteuses » regroupées.

Toutefois la plasticité du comportement individuel est telle qu'il s'ajuste en fonction de la quantité de couvain à transporter d'une part, et des caractéristiques individuelles des sujets composant le groupe d'autre part. Cet ajustement se traduit par le fait que le lot étudié présente des individus à différents niveaux d'activité.

Des résultats de même type ont été obtenus au laboratoire par A. et G. Leroux (1978) sur *Myrmica laevinodis*. Ces auteurs étudient l'activité et l'agressivité des ouvrières âgées face à un intrus. Ils constatent entre autre une certaine stabilité dans les proportions d'individus actifs et inactifs des différents groupes testés. « Le regroupement des individus en fonction de leur activité et de leur agressivité provoque une régulation de ces comportements tendant à faire apparaître dans chaque groupe les différents types d'individus précédemment caractérisés .»

La présence quasi constante d'ouvrières inactives dans le groupe pose plusieurs problèmes : comment concilier cette observation avec la théorie de l'optimisation qui tend actuellement à expliquer le système de caste et de division du travail (Wilson 1975)? L'existence d'ouvrières inactives aurait-elle une valeur sémantique indispensable à l'activité du groupe? En outre, comment chaque ouvrière est-elle informée, en quelques minutes, de l'activité des autres éléments du groupe? Chez les Fourmis à la vue développée, le phénomène de *kinopsis* c'est-à-dire la facilitation par imitation a été étudié notamment par Chen (1937).

Rappelons toutefois que Sudd (1972) a repris ces travaux et trouvé des résultats opposés montrant que les ouvrières en groupe travaillent moins que les ouvrières isolées.

Pour *Tapinoma erraticum*, le phénomène de régulation tel que nous l'avons observé est probablement dû à une communication de masse analogue à celle que conçoit Wilson (1971) lorsqu'il étudie les substances de traces sur les pistes de *Solenopsis* et la valeur informative de ce message (voir chap. III). On peut en effet penser que chaque individu perçoit à chaque instant le niveau d'activité du groupe par la densité du message chimique global émis. Des expériences complémentaires vont permettre de tester cette hypothèse.

III. Ouvrières, imago sexués et déménagement

Il reste à étudier le comportement des reines, des femelles vierges et des mâles de *T. erraticum*, à analyser le comportement d'ouvrières regroupées avec des individus de chacune de ces castes. Il ne faut cependant

pas oublier que la société est plus que la somme des parties (les individus), et cette étude se situe dans le cadre d'une analyse de la plasticité individuelle.

1° COMPORTEMENT DES FEMELLES FÉCONDÉES

Les reines fondatrices qui élèvent leur couvain sont en cas d'agression, promptes à transporter ce dernier. Par contre, lorsque nous observons le comportement des reines dans des colonies possédant des ouvrières, nous ne les voyons jamais déménager le couvain : ces reines passent du nid A vers le nid B en même temps que les ouvrières. Ainsi, lors de l'observation des 5 fondations (test effectué pendant 7 semaines, 1 fois par semaine), le temps de latence qui sépare le début du test du passage de la reine est en moyenne de 297 s ($n = 34$, écart-type = 230) alors que le début du déménagement se situe en moyenne à 290 s ($n = 34$, $s = 305$) et la durée globale de celui-ci est de 418 s ($n = 34$, $s = 274$). La même observation a pu être faite sur des colonies plus populeuses. Lorsque la colonie est polygyne, le test de déménagement fait apparaître une différence entre les reines dans la rapidité de passage de A en B.

Si on élève chaque reine isolément, on constate que la reine âgée peut à nouveau élever les larves issues de sa ponte et les déménager en cas de trouble comme une jeune fondatrice. De même des « vieilles » reines isolées déménagent le couvain (certaines reines sont plus actives que d'autres dans ce comportement : ainsi les 4 reines de la colonie FQ sont marquées et testées ensemble sans ouvrière avec 10 nymphes de la même colonie; au 1^{er} test, la reine n° 1 effectue 9 transports, la n° 2 effectue 1 transport et les n°s 3 et 4 aucun transport; au 2^e test, les scores sont les suivants : reine n° 1 : 5 transports; reine n° 2 : 3 transports; reine n°s 3 et 4 : 1 transport chacune; au 3^e test, la reine n° 1 fait 6 transports, la n° 2 : 2 transports et les n°s 3 et 4 : 1 transport chacune).

Notons que ces exemples de plasticité comportementale chez les reines âgées ne sont pas exceptionnels. Wilson (1971) indique également la réversibilité de la spécialisation des reines qu'il a fréquemment observée chez *Pheidole* et *Solenopsis*. Abraham (1976) a également induit expérimentalement un comportement de déménagement du couvain chez des reines âgées de *Myrmica rubra*. Cette réversibilité n'a jamais été observée par Lenoir chez *Lasius niger*.

2° COMPORTEMENT DES MALES

Si l'on exclut la période de fécondation, les mâles de Fourmis ne remplissent aucune fonction dans la colonie. Chez certaines espèces,

lorsque les mâles restent longtemps dans le nid on observe parfois au début de leur vie quelques échanges trophallactiques; jamais ils ne s'occupent du couvain (Wilson, 1971).

On a également constaté cette indifférence des mâles à l'égard du couvain de leur propre nid. Lorsqu'on élève la température de tubes contenant 10 mâles et 10 nymphes, on constate que les mâles passent de A vers B (mais n'emportent jamais de couvain) à une vitesse variable. Ce déplacement se fait à l'instant $t_1 = 107$ s ($N = 14$, écart-type 97,54) pour les premiers $t_2 = 651$ s ($N = 14$, $s = 377,91$) pour les derniers. La présence d'ouvrières avec les mâles ne semble pas accélérer ni ralentir leur passage mais nous n'avons pas chiffré ces derniers résultats.

3° COMPORTEMENT DES OUVRIÈRES EN PRÉSENCE DE MALES ET DE COUVAIN

On constitue 11 groupes de 5 ouvrières, 5 mâles et 10 nymphes de la même colonie. Les ouvrières sont marquées individuellement et leur comportement est analysé. Lors de tests de transport, le nombre moyen d'ouvrières transporteuses est égal à 52 % de l'effectif d'ouvrières total ($s = 20,54$, $N = 11$). Nous ne pouvons commenter ces résultats de façon rigoureuse car nous n'avons pas fait de lots témoins avec des ouvrières seules de la même colonie (l'importance des tests témoins est soulignée plus loin). Il semble cependant que les mâles soient perçus comme des congénères « normaux », le pourcentage de transporteuses correspondant à celui que l'on obtient lorsque le rapport nombre de charges/nombre d'ouvrières est égal à 1.

4° COMPORTEMENT DES FEMELLES VIERGES (AILÉES)

A leur éclosion, les imagos femelles non fécondées participent à la vie du nid. Elles ont de nombreux toilettages mutuels et de nombreux échanges trophallactiques avec les autres membres de la colonie. Dans certaines espèces (notamment celles où la différence de taille entre elles et les ouvrières est peu marquée), elles participent au transport du couvain lors de déménagements (Wilson, 1971).

On a observé de tels déplacements de couvain lors du triage de nids contenant des sexués. Ils semblaient relativement peu nombreux vu la quantité de femelles ailées qui couraient sur la table.

Nous avons étudié ce comportement expérimentalement, soit sur des groupes de femelles ailées marquées individuellement, soit sur des groupes

de femelles ailées et d'ouvrières. 10 tests ont porté sur 5 femelles ailées + 5 nymphes d'ouvrières ensemble depuis 24 h.

Le déménagement s'effectue dans 9 tests/10 après une latence moyenne de 162 s ($N = 9$, écart-type = 100) et une durée moyenne de transport des charges égale à 200 s ($N = 9$, écart-type = 210). Ces temps sont comparables à ceux obtenus avec des ouvrières.

Nous retrouvons également chez les femelles vierges la variété de comportement individuel déjà mise en évidence chez les ouvrières. Certaines femelles ailées sont plus actives et plus rapides que d'autres. Toutes ne transportent pas lors d'un test (nombre moyen de transporteuses : 48 %; $N = 9$, écart-type = 10,54) ce qui est un résultat comparable à ceux obtenus avec les lots d'ouvrières testées dans les mêmes conditions. La plasticité du comportement de transport des femelles ailées va d'ailleurs être confirmée dans le paragraphe suivant.

5° INFLUENCE DE LA PRÉSENCE D'OUVRIÈRES SUR LE COMPORTEMENT DE FEMELLES VIERGES

On vient de constater que les femelles vierges seules sont fort capables d'organiser et d'orienter le déplacement de couvain en cas de stress. Des ouvrières sont maintenant adjointes à des femelles vierges et nous constatons un phénomène surprenant : *dans de nombreux cas les femelles vierges ne manifestent plus de comportement de transport et les ouvrières effectuent la totalité du déménagement.*

18 tubes ont été testés contenant chacun 5 ouvrières, 5 femelles ailées vierges et 10 nymphes d'ouvrières. Le transport s'est effectué totalement en 30 mn dans 17 d'entre eux. Les ouvrières ont transporté en moyenne 7,7 sur les 10 charges proposées ($N = 17$, écart-type = 2,49).

Ainsi le niveau d'activité des ouvrières en cas de stress est beaucoup plus fort que celui des femelles, certaines de ces ouvrières peuvent effectuer plusieurs aller-retour avec des nymphes avant que la plus active des femelles ait le temps d'intervenir.

Le temps de latence et la durée du déménagement sont cependant comparables à ceux que nous avons observés précédemment avec les femelles seules (latence 120 s, $N = 17$, écart-type = 87,46 et durée du transport : 183 s, $N = 17$, écart-type = 192,64).

Tout se passe comme si l'activité des ouvrières inhibait celles des femelles. Cette observation est à rapprocher de celle que nous avons pu faire quand nous avons regroupé entre elles des ouvrières fortement actives. Pour

chaque individu le niveau d'activité semble dépendre non seulement de la tâche à accomplir mais aussi du niveau de ses compagnes.

N. B. — Si l'on répète sur le même lot le test de déménagement, on voit qu'au 2^e test les femelles transportent un peu plus de charges : en moyenne 39 % des charges proposées ($s = 24,61$, $N = 17$) contre 23 % à la 1^{re} série de tests. Ici la répétition du test influence également les performances. Le nombre d'individus transporteurs est égal en moyenne à 56 % de l'effectif total ($s = 15$). Les femelles vierges sont perçues également comme des congénères « normales ».

IV. Qualité des interrelations sociales

2 groupes d'expérience ont été réalisés afin de préciser comment était perçue par chaque ouvrière et simultanément l'activité de ses congénères d'une part, et la tâche à accomplir d'autre part.

1^o *Des ouvrières marquées* dont nous étudions l'activité de transport du couvain ont été confrontées à des ouvrières « handicapées » incapables de transporter. Ce handicap est obtenu par une section limitée des 2 antennes (entre le 2^e et 3^e article du funicule); les ouvrières ainsi opérées sont capables de survivre plusieurs jours, elles sont « tolérées » par leurs congénères, mais elles ne manifestent aucune attraction pour le couvain; lorsqu'on élève la température du nid qui les contient elles passent d'elles-mêmes dans le nid adjacent plus frais mais ne transportent aucune des nymphes qui leur sont proposées. 3 groupes expérimentaux ont été formés et comparés.

Les résultats sont figurés au tableau IX. La comparaison des groupes A (5 ouvrières marquées auxquelles sont jointes 5 ouvrières opérées + 10 Ny) et D (5 ouvrières marquées auxquelles sont jointes 5 ouvrières normales + 10 Ny) montre que les ouvrières handicapées ne sont pas perçues comme des congénères normales. Un plus grand nombre des ouvrières étudiées se met à transporter le couvain : 87 % ($N = 21$, $s = 15$) contre 47 % en condition témoin D ($N = 21$, $s = 19$).

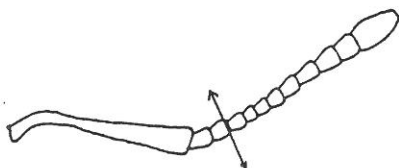
Ceci pourrait être dû au rapport plus important du nombre de charges par rapport au nombre de transporteuses (2 au lieu de 1) : la comparaison des lots A et B (5 ouvrières marquées auxquelles sont jointes 5 ouvrières normales + 20 nymphes) montre qu'il n'en est rien. Un doublement des charges dans les lots témoins B augmente le nombre d'ouvrières actives de 47 à 63 % seulement ($N = 20$, $s = 21$) et non jusqu'à 87 % (différence significative).

En fait en regardant seulement la proportion d'ouvrières transporteuses il semble que les ouvrières opérées ne sont pas « perçues » par leur congénère

TABLEAU IX

Régulation sociale : influence d'individus opérés incapables de transporter

Composition du groupe testé	Nombre de lots	Nb moyen de transporteuses en % de l effectif étudié (écart type)	Test t
A : 5 ♀ "normales" + 5 ♀ opérées + 10Ny	21	87 % (15)	
B : 5 ♀ "normales" + 5 ♀ "normales" + 20Ny	20	63 % (21)	4,0 sign. à
C : 5 ♀ "normales" + 10 Ny	21	80 % (17)*	2,7 sign. à
D : 5 ♀ "normales" + 5 ♀ "normales" + 10Ny	21	47 % (19)	5,7 sign. à
Population étudiée			*1,3 non sign. entre A et C 2,5 sign. à entre B et D

OUVRIERE "OPERE" : NIVEAU DE LA SECTION DES ANTENNES.

en tant que potentiel transporteur. Tout se passe comme si elles étaient absentes du lot testé, leur présence ne semble pas influencer l'activité des ouvrières normales.

En effet le lot C où sont adjointes 10 nymphes à 5 ouvrières normales présente un pourcentage de transporteuses moyen égal à 80 % ($N = 21$, $s = 17$), ce qui, étant donné la variabilité des réponses, ne diffère pas significativement des résultats des lots expérimentaux A (87 %).

Une ouvrière des Fourmis, privée d'une partie de ses antennes émet-elle des messages chimiques en direction de ses congénères, comparables à ceux d'une ouvrière normale dans la même situation? L'effectif opéré correspond cependant à la moitié de l'effectif total. Sans doute le message

émis par ces ouvrières « anormales », s'il existe, n'est-il pas capté dans la situation stressante réalisée ici, ou du moins n'est-il pas intégré dans le sens d'une régulation du travail des ouvrières transporteuses potentielles.

On peut supposer que les ouvrières antennectomisées n'émettent que peu ou pas de phéromones — de type alarme par exemple — dans la situation de test. Sont-elles moins sensibles à la hausse de température : elles changent de nid cependant comme les autres ouvrières. (Les mâles par contre doivent émettre une substance d'alarme « de même nature » qualitative et quantitative, car on a vu plus haut que bien que ne transportant pas ils sont perçus par les ouvrières comme d'autres ouvrières intactes.)

Les expériences suivantes vont tenter d'analyser la façon dont ^{passer} le message d'un groupe d'ouvrières intactes à un autre groupe d'ouvrières intactes.

2° Le dispositif expérimental a été décrit au chapitre I : le lot que nous étudions quant au pourcentage d'ouvrières actives est formé de 10 ouvrières marquées + 10 nymphes. *Il est séparé d'un second lot de Fourmis soit par un tamis, soit par une plaque de verre.* Le second lot est composé dans les deux situations par 10 ouvrières + 10 nymphes d'une part, par 10 ouvrières seules d'autre part.

Ainsi nous analysons l'activité de déménagement dans 4 situations expérimentales; cette activité est comparée avec celle de 4 lots témoins formés à partir d'ouvrières issues de la même colonie, groupées par 10 ou 20 avec 1 à 1/2 charge par ouvrière selon les lots.

Les résultats (moyennes et variabilité de la réponse dans toutes les situations) sont regroupés sur la figure 15.

L'analyse des 4 lots témoins quant au pourcentage d'ouvrières transporteuses relativement au nombre de charges et au nombre global d'individus a déjà été faite; rappelons simplement que le pourcentage d'ouvrières transporteuses croît *significativement* (de 38 à 59 % en moyenne) quand le nombre de charges par ouvrière passe de 1/2 à 1.

Lorsque le groupe testé est séparé du « groupe conditionnel » par une plaque de verre, son comportement n'est pas changé par rapport à celui du groupe témoin seul. Par contre lorsque le groupe testé est séparé du « groupe conditionnel » par un tamis, sa réponse est statistiquement différente de celle du lot témoin.

Tout se passe comme si les ouvrières testées percevaient de l'autre côté du tamis la présence de leurs congénères comme transporteuses potentielles.

Le nombre d'ouvrières actives décroît de 59 % ($N = 20$, $s = 16$) (1 charge par ouvrière) à 42 et 48 % ($N = 11$, $s = 14$ et $N = 17$, $s = 12$), ce qui correspond d'ailleurs à l'activité que l'on mesure dans les lots témoins (1/2 charge par ouvrière).

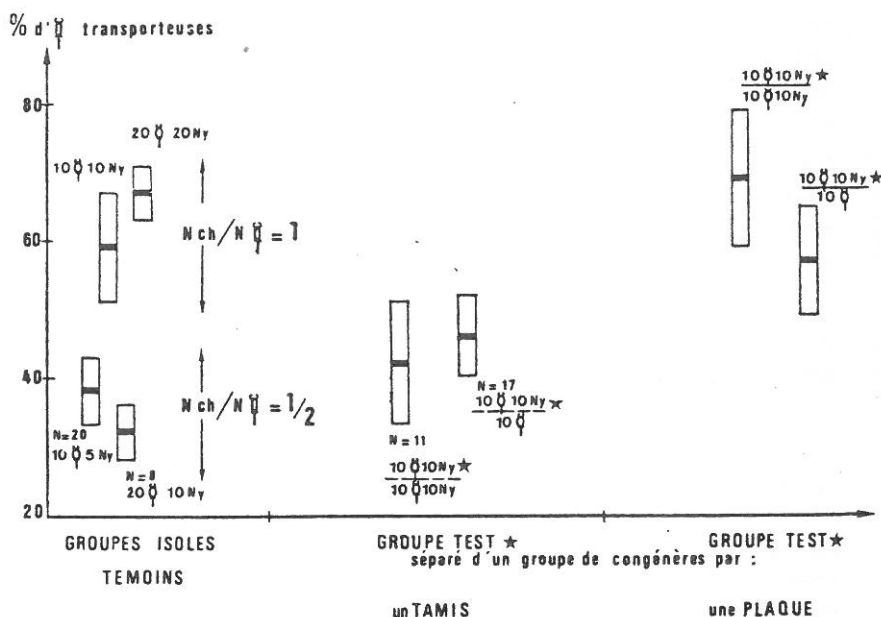


Fig. 15. — Régulation sociale : Expériences relatives à la perception de transporteuses potentielles à travers un tamis ou une plaque de verre. Moyenne des mesures et intervalle de confiance à 5 %. N, nombre de lots; ★, lot testé.

Cette chute du nombre d'ouvrières actives, lorsque les congénères sont présentes de l'autre côté du tamis, est toujours observée, que ces congénères possèdent ou non du couvain.

Tout se passe comme si les ouvrières de *Tapinoma* étaient sensibles : 1° d'une part à la quantité de couvain qu'elles peuvent manipuler (chimio-tactisme de contact probable); 2° d'autre part à la quantité globale d'ouvrières en présence. Les interrelations entre ouvrières semblent possibles à une courte distance, c'est leur nature chimique qui intervient lors du phénomène de régulation et non leur nature visuelle ou vibratoire comme le montrent les tests avec la cloison de verre.

Avant d'entamer la discussion des résultats, on doit faire quelques réserves quant à la validité de ceux-ci. Tout au long de ces expériences,

on a effectué le même test pour induire le déménagement, les conditions de ce test étant reproduites le plus exactement possible.

Si les caractéristiques physiques de ce test sont tout à fait contrôlables, les composantes biologiques ne sont pas reproductibles et nous avons dû refaire à chaque groupe d'expérience un lot témoin avec des ouvrières issues de la même colonie que les lots testés. La valeur des résultats chiffrés est surtout comparative. Ainsi lors de l'analyse de la régulation sociale, le pourcentage d'ouvrières actives était de 46 % ($N = 21$, $s = 19$) dans le lot témoin 10 ouvrières 10 nymphes du groupe d'expérience étudiant la perception des ouvrières opérées; par contre le pourcentage d'ouvrières actives était de 59 % ($N = 20$, $s = 16$) dans le lot témoin (de même composition : 10 ouvrières, 10 nymphes) du groupe d'expérience étudiant la perception de congénères à travers une cloison.

Le passé des ouvrières testées, la nature de chaque colonie semblent intervenir sur les phénomènes (étudiés ici au mois de juillet). Ce problème sera réexaminé dans la discussion générale.

N. B. — Quelques observations complémentaires ont été faites dans les enceintes à 2 compartiments séparés par un tamis ou par une plaque.

1° On a relevé dans 10 cas pour chaque série d'expérience la position des Fourmis dans les enceintes avant l'application du test. Dans 7 cas sur 10 pour les compartiments séparés par un tamis et dans 9 cas sur 10 pour les compartiments séparés par une plaque de verre, les ouvrières se trouvent situées exactement au même niveau dans l'enceinte de part et d'autre de la cloison (sans doute perçoivent-elles par les vibrations du substrat la présence de leurs congénères. Cette hypothèse semble plus probable que celle d'une communication visuelle à travers la cloison. Les *Dolichoderinae* n'ayant pas d'organe stridulatoire on ne peut envisager une communication aérienne de même type que celle que G. Leroux étudie actuellement au laboratoire (1976-1977) sur *Myrmica laevinodis*.

2° On a mesuré les moments de passage dans la nouvelle enceinte par chacun des deux couloirs. Ces temps ne semblent pas corrélés d'un compartiment à l'autre (coefficient de corrélation pour les enceintes séparés par un tamis 0,33, $N = 28$; coefficient de corrélation pour les enceintes séparées par une plaque de verre 0,69, $N = 15$). Le gradient thermique induit le passage des ouvrières d'une façon si rapide que les différences d'un groupe à l'autre sont faibles (de l'ordre de la minute) et difficiles à interpréter. Dans 2 tests de chaque catégorie les temps ont coïncidé exactement. Soit t_1 la latence avant le passage de la 1^{re} ouvrière, et t_2 la latence avant le passage de la 10^e ouvrière, de la première enceinte vers la deuxième. Ces temps sont exactement les mêmes dans les 2 compartiments pour 4 dispositifs (respectivement P_3 $t_1 = 3$ mn, $t_2 = 5$ mn; P_7 $t_1 = 4$ mn, $t_2 = 5$ mn; P = compartiments séparés par une plaque; T_5 $t_1 = 14$ mn, $t_2 = 15$ mn; T_{13} $t_1 = 7$ mn, $t_2 = 10$ mn; T = compartiments séparés par un tamis). Mais il s'agit peut-être d'une coïncidence entre les rapidités de passage des ouvrières des deux compartiments, et non d'une réelle communication.

3° On a pu observer directement cette communication entre les enceintes séparées par un tamis. Dans 7 tests nous avons observé 1 à 3 ouvrières mordant le tamis vers le groupe d'ouvrières de l'autre enceinte ou vers le couvain de celle-ci lorsqu'il y en avait. Dans un cas, les ouvrières des 2 groupes effectuaient de nombreux aller-retour le long du tamis palpant celui-ci de leurs antennes (cas T₅). Ainsi une communication est probable entre les deux groupes séparés par un tamis mais elle ne se manifeste de façon directement observable par l'expérimentateur que sur certaines ouvrières dans certains lots. Une telle communication a été étudiée expérimentalement en olfactomètre par Verron (1973) chez *Lasius niger* : de grandes différences de réactivité existent entre les différents individus.

4° Dans les enceintes séparées par une plaque on a supposé qu'une communication par phéromones entre les ouvrières était impossible. Il se peut cependant que la diffusion des odeurs soit simplement ralentie car on sait combien l'étanchéité aux substances volatiles est difficile à réaliser.

V. Discussion. Importance des individus inactifs

La variabilité individuelle des réponses comportementales dans les sociétés d'Insectes est un fait bien établi. Citons seulement trois exemples : étudiant les Termites, Grassé (1959) disait : « il est un fait qui nous a vivement frappé : au départ des constructions, le nombre des ouvriers ne participant pas activement à la construction est élevé, allant du quart à la moitié de la population. On acquiert ainsi la certitude que tous les ouvriers n'ont pas les mêmes facultés de réagir à la nouvelle situation dans laquelle ils se trouvent placés ». Parlant des individus inactifs il précise : « il semble s'agir de sujets moins sensibles que les autres à la stimulation périphérique ». Lindauer (1961) a également remarqué cette hétérogénéité de l'activité chez les ouvrières d'Abeilles, et Vowles (1955), dans un article sur le « foraging » chez les Fourmis, souligne les différences comportementales individuelles et l'existence d'individus hyperactifs : « on ne sait pas si ces individus sont également actifs dans différents types de comportement ou pour combien de temps leur hyperactivité persiste ». « Chaque individu possède les mécanismes nécessaires pour chaque activité mais le seuil requis pour chaque activité est différent pour les différentes castes », on pourrait même dire (en accord avec Grassé) pour les différents individus.

Donc les réponses individuelles sont variées, certains individus étant hyperactifs, d'autres inactifs, mais ce qui est surprenant et fondamental c'est la permanence de cette hétérogénéité dans les différentes situations expérimentales et surtout la présence constante d'individus inactifs. Ce phénomène — bien que n'ayant jamais fait l'objet d'une étude approfondie — avait déjà retenu l'attention de différents chercheurs.

Otto (1958) trouve les ouvrières de *Formica polyctena* inactives la moitié du temps, Dobrzanska (1959) sur *Formica*, classe l'inactivité comme une « fonction » d'importance égale à celle des nourrices ou des fourrageuses. Chez les Abeilles également, Lindauer (1961) observe un grand nombre d'ouvrières flanant (loafing) : une même ouvrière observée durant 177 h se promène dans le nid 56 h (patrolling the nest) et reste immobile pendant 70 h. Quelle serait la signification de ce phénomène? Michener (1964) pense que les ouvrières inactives ont une valeur sélective car elles sont un potentiel de défense contre les ennemis naturels ou contre des changements brutaux de l'environnement physique. Buckingham (1911) sur *Camponotus americanus* et *C. herculeanus* voyait également les ouvrières inactives comme une réserve de défense.

Dobrzanska (1959, p. 75) citant ce travail, conteste ce rôle, car pour elle ces individus sont *passifs* et non aptes à défendre le nid. Pour Lindauer (1977) ce pool d'ouvrières inemployées sur le marché du travail peut, si le besoin s'en fait sentir, être employé à certains moments critiques, d'autre part l'inactivité n'est pas inutile si elle prolonge la vie.

Nous ne sommes pas sûrs que la présence d'ouvrières inactives dans la situation de trouble que nous avons étudiée ait une valeur de survie à caractère sélectif, car dans une telle situation de panique plus le travail est rapide, meilleure est l'efficacité (à moins d'imaginer un contingent d'ouvrières capables de défendre la colonne de migration en cas d'agression, ce qui est peu probable, ces ouvrières étant peu actives dans les différents travaux de la colonie).

Il est en fait difficile de donner un sens à cette particularité sociale telle qu'elle se présente : car *elle tend toujours à recréer des individus actifs bien sûr mais aussi des individus inactifs*.

Plusieurs hypothèses peuvent être émises à ce sujet, à caractère purement spéculatif :

1° le fait qu'une « régulation sociale » produise obligatoirement des individus inactifs n'est pas forcément un caractère adaptatif. Cette hypothèse rejoint celles des critiques du concept de sociobiologie développé par Wilson (*review Anim. Behav.*, 1976) et du néodarwinisme;

2° dans un contexte néodarwiniste l'inactivité prolongerait la durée de vie individuelle et permettrait l'élaboration par expérience de « protocultures » de plus en plus élaborées. Lindauer (1977) a discuté ce problème passionnant de la transmission de l'expérience des adultes aux jeunes

et même aux stades préimaginaux chez les Insectes sociaux. Elle aurait une valeur adaptative pour la colonisation de nouveaux habitats;

3^o la troisième hypothèse s'inspire des travaux de Prigogine sur les structures dissipatives (Glandsdorff et Prigogine, 1971). Certains auteurs, Deneubourg et Allen (1976) et Deneubourg (1977) tentent déjà sur ces bases une modélisation des systèmes sociaux chez les Insectes. Selon les lois de la thermodynamique, les systèmes biologiques sont des systèmes ouverts échangeant de l'énergie et de la matière avec leur environnement, loin de l'équilibre, subissant des contraintes extérieures permanentes. Ils s'organisent en état stationnaire de non équilibre en se mettant en état de production d'entropie minimale (l'entropie étant une grandeur d'état caractérisant l'évolution interne du système). Si l'on considère la colonie de Fourmis comme un système, la variabilité des niveaux d'activité des différents individus dans l'accomplissement d'une tâche est un des éléments dont dépend l'entropie de ce système. La difficulté de la modélisation consiste à bien définir ici les critères quantifiables, c'est-à-dire les variables du modèle. Classiques dans les domaines de la physique et de la chimie, ces concepts sont encore à préciser dans le domaine de la biologie où les phénomènes couplés sont multiples. Quoiqu'il en soit, la présence d'individus inactifs dans les sociétés relève sûrement des processus énergétiques globaux du monde vivant. Comme cela été démontré pour les systèmes physicochimiques, il existerait au niveau des structures sociales des systèmes de régulation intégrant l'être vivant dans son contexte.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

DISCUSSION

L'observation de la variabilité interindividuelle et de la plasticité dans l'accomplissement d'un déménagement chez *Tapinoma erraticum* et l'analyse de quelques-uns de ses facteurs causaux conduit à une analyse des phénomènes de régulation sociale.

La variabilité individuelle est un phénomène biologique universel. Blum (1977) en soulignait récemment l'importance chez les Insectes sociaux : cette variabilité s'exprime suivant la situation, le seuil de sensibilité à certains signaux possédant des corrélatés de courte et de longue durée.

Ainsi cet auteur cite les travaux de Leuthold et Schlunegger (1973) qui montraient que les ouvrières de *Crematogaster scutellaris* ont un seuil

de sensibilité à leurs phéromones d'alarme bas, plusieurs heures après s'être nourries; ceux de Dobrzanski et Dobrzanska (1975) qui inversement indiquent que les colonies de *Myrmica* et *Tetramorium* peuvent avoir un seuil d'alarme élevé pendant toute une journée pour des causes inconnues. On a également observé une fluctuation dans la réponse individuelle, tout au long de nos expériences, chaque individu ayant un niveau d'activité qui peut varier d'un test à l'autre.

L'intégration de cette variabilité au niveau social est telle que chaque groupe testé présente des ouvrières à différents niveaux d'activité (fort, moyen et faible) et ceci dans des proportions définies.

On a constaté dans chaque groupe ou dans chaque colonie la présence d'individus hyperactifs et, à l'opposé, la présence d'un nombre important d'ouvrières « paresseuses », inactives. Ce repos peut être intermittent ou continu pour chaque ouvrière.

Les phénomènes de variabilité individuelle et de plasticité se superposent; on observe 10 % d'ouvrières constamment inactives pendant plusieurs semaines, et 30 à 40 % d'ouvrières inactives à chaque test. La variabilité individuelle n'est pas le fait d'une maturation physiologique et d'une expérience différentes relatives à l'âge, car des groupes d'âge homogène présentent également tous, lors de tests, un gradient des différents niveaux d'activité. Rappelons que chez les jeunes ouvrières de *T. erraticum*, la maturation de ce type de comportement se fait en 1 semaine ou 2 et ceci d'autant plus rapidement que la reine est absente (Meudec, 1973).

Le comportement de transport du couvain lors d'une perturbation expérimentale n'est pas en corrélation chez *T. erraticum*, avec une activité dans la colonie au repos, activité soumise en général au polyéthisme d'âge. La relation entre l'âge et le comportement de transport varie selon les espèces étudiées.

Les *Dorylinae*, Fourmis nomades, ne possèdent pas de classe spécialiste du transport, certaines jeunes ouvrières pouvant transporter dès la première migration (Schneirla, 1977).

Dobrzanska (1973), observant les déménagements de *Formica exsecta*, ne trouve pas non plus de polyéthisme en fonction de l'âge dans ce comportement : les jeunes ouvrières participent aussi bien au transport que les vieilles. Cet auteur souligne le fait que les jeunes colonies de cette espèce ont une « tendance naturelle » à émigrer.

Ce comportement de « migration latente » est à rapprocher de celui que Wilson (1971) a décrit chez *Monomorium pharaonis*, *Tapinoma melano-*

cephalum, *Iridomyrmex humilis* et *Paratrechina longicornis* : « such species resemble the « fugitive » or « opportunistic » species of ecological classifications. That is they depend on finding newly opened sites, exploit them for whatever brief time they are suitable, and quickly move as soon as the sites become unfavorable ». Pour les espèces qui déménagent fréquemment, la société entière et non un groupe de spécialistes serait capable de transporter le couvain vers le nouveau nid. Cette hypothèse serait évidemment à confirmer par une étude systématique.

On a constaté, chez *Tapinoma* que les ouvrières transporteuses, enlevées expérimentalement, peuvent être relayées par d'autres ouvrières. Il se produit un phénomène de régulation sociale : le déménagement est toujours réalisé, quelle que soit la composition du groupe testé. Cette régulation existe-t-elle chez les autres espèces ?

Chez *Myrmica rubra*, certaines ouvrières parmi les plus âgées paraissent spécialisées dans le transport du couvain, cependant le transport s'effectue en leur absence et le phénomène de régulation est très important : « même isolées du reste de la colonie, des ouvrières de n'importe quelle classe d'âge et même des reines, sont capables de mener à bien un déménagement » (Abraham, 1976).

Il n'en est pas de même pour *Formica sanguinea* et *Camponotus sericeus* (Moglish et Hölldobler, 1974) : lorsque les ouvrières âgées responsables du déménagement (environ 10 %) sont enlevées quelques suppléantes surviennent, mais lorsque celles-ci sont à nouveau retirées le déménagement n'est pas achevé. La régulation sociale semble moins aisée (ou moins rapide) et les potentialités des jeunes ouvrières dans l'accomplissement de cette tâche beaucoup moins grandes.

Presque toutes les ouvrières de *Tapinoma* étant capables de transporter, observe-t-on dans nos expériences de simples variations épigénétiques ? Sans doute, car l'expression du comportement semble varier pour un même individu en fonction du milieu : composition du groupe, effectif à transporter et autres facteurs non contrôlés comme la nutrition ou le passé.

La question reste cependant posée car on n'a pas modifié expérimentalement le niveau d'activité de certaines des ouvrières. Ainsi, quand on a regroupé des ouvrières « inactives » entre elles, certaines sont restées inactives. Il aurait fallu poursuivre ces regroupements dans plusieurs séries de tests.

Le niveau d'activité de la plupart des individus est fonction du contexte : *le changement de niveau est presque instantané*, l'ouvrière semblant percevoir à chaque moment la composition du groupe et la tâche à accomplir. Lindauer (1961), étudiant la communication chez les Abeilles, dit « there is not mutual communication from bee to bee; instead each bee is its own informant and chief ».

De la même façon Dobrzanska J. et Dobrzanski J. (1976) ont remarqué en étudiant le comportement des pourvoyeuses de *Myrmica laevinodis* que la manière dont le travail (ici le recrutement) était accompli n'était pas stéréotypée mais dépendant de la situation : c'est ainsi que si une ouvrière étrangère se trouve près de l'appât il n'y a pas de recrutement, il en est de même si certaines ouvrières sont déjà venues spontanément sur cet appât.

De la même façon les ouvrières de *Tapinoma erraticum* changent leur niveau d'activité de transport : 1° si elles perçoivent à travers un tamis la présence de congénères; 2° si la quantité de couvain augmente par rapport au nombre d'ouvrières; 3° si le niveau d'activité de leurs nouvelles compagnes est différent : on ignore comment se transmettent toutes ces informations mais il ne fait aucun doute qu'un feed-back intervient comme dans tous les phénomènes d'intercommunication : la transporteuse potentielle reçoit et envoie des messages à ses congénères. Les ouvrières qui ont été opérées ne sont pas des transporteuses potentielles, elles ne sont pas « perçues » comme telles par leurs compagnes qui agissent indépendamment de leur présence.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par Sakagami et Hayashida (1962) sur des groupes mixtes de *Polyergus samurai* et *Formica fusca* étudiés lors d'un creusement de galeries : *Polyergus samurai* n'effectue jamais de travail (même en groupe homospécifique); « elle ne contribue en rien positivement ou négativement au travail collectif dans les groupes mixtes ». Cet auteur remarque aussi que la quantité moyenne de travail par ouvrière « work efficiency » est moindre dans les groupes plus importants, et que le nombre d'« élites » décroît quand la population croît.

De la même façon, Sudd (1972) remarque que des ouvrières de *Formica lemni* groupées par paire pour creuser, travaillent plus lentement, moins efficacement qu'en solo, passant alors une grande partie de leur temps en léchage et toilettage mutuel. A ces travaux on peut — avec beaucoup de prudence — rattacher ceux de Dashiell (1935, in Zajonc, 1967) qui

voit que lorsque plusieurs hommes se réunissent pour porter un fardeau, le travail individuel décroît avec l'importance du groupe (1 personne soulève 63 kg, 2 personnes 118 kg et 8 personnes 248 kg).

Tout ceci contredit les résultats obtenus par Chen (1937) sur *Camponotus japonicus*. Cet auteur mesure par observation directe l'activité de creusement de chaque ouvrière placée dans un terrarium. Soit une ouvrière A présentant une certaine activité : si on regroupe A avec une ouvrière B, l'activité de A augmente, si on remet A isolée, son activité revient à son niveau initial. Ce principe de facilitation sociale a longtemps — et peut-être à tort — été considéré comme primordial dans les sociétés d'Insectes. Il a été repris par le psychosociologue Zajonc (1965-1967) : s'appuyant entre autre sur les travaux de Chen, cet auteur pense que « l'élévation du niveau de tension et la facilitation de l'émission des réponses dominantes seraient déclenchées par la présence pure ou la simple présence d'autres individus. Il existerait des effets physiologiques et comportementaux génériques, c'est-à-dire liés à la présence de congénères comme tels, et des mécanismes d'interaction élémentaires et invariables de la Blatte à l'Homme ». Lorsque la réponse dominante est bien développée, la présence d'un congénère augmente son apparition chez le sujet.

Par contre on a observé lors d'apprentissage de labyrinthe par des Blattes que la présence d'un congénère inhibait l'acquisition, les animaux étant attirés préférentiellement les uns vers les autres (in Zajonc, 1965). Ces résultats sont à rapprocher de ceux de Sudd (1972) qui, reprenant sur *Formica lemani* les expériences de Chen, constate que les Fourmis testées passent une grande partie de leur temps en toilettes et échanges mutuels et creusent moins le sol que lorsqu'elles sont isolées. La présence de congénère est une source de vigilance, elle augmente le niveau d'éveil en condition normale. En condition de stress, cette présence peut au contraire affaiblir le seuil d'excitation et « calmer » le sujet dans certaines conditions.

Chez les Mammifères, ces phénomènes sont étudiés au niveau psychophysiologique (Zental et Levine, 1972; Pallaud et Will, 1974). On peut distinguer dans une situation de coprésence l'effet directif et l'effet énergisant.

Chez les Fourmis *T. erraticum*, en situation de déménagement, l'effet directif provient sans aucun doute de l'existence d'une piste; notons que la vue chez cet Insecte semble peu utilisée dans cette situation. L'effet « énergisant » est très important : mais il n'est pas unidirectionnel, il dépend

des individus en présence^{et} de la situation, la coprésence peut en effet élever ou abaisser le niveau d'expression du comportement.

Les expériences réalisées sur *T. erraticum* ont montré que ce n'était pas la simple présence d'un congénère qui agissait sur l'activité individuelle (ouvrière opérée) et que dans certains cas la présence d'un congénère hyperactif n'était pas facilitatrice mais inhibitrice de l'activité. Lorsqu'on regroupe ensemble les individus très actifs, certains d'entre eux n'expriment plus aucune activité. Ce phénomène est difficile à interpréter mais nous semble d'un grand intérêt. Il ne s'agit pas d'une simple compétition pour la prise des charges car le pourcentage de transporteuses n'excède jamais 70 % du groupe quelle que soit l'importance du nombre de charges à transporter.

Dans les sociétés d'Insectes, le principe de rentabilité maximale n'existe pas dans le sens d'un travail maximal ou d'une efficacité maximale de la reproduction. Wilson (1965) s'interrogeant à ce propos disait : « ...but the encompassing and far more complex problem (of which efficiency is a part) is that of adaptation, and adaptation implies a permissible optimum by which colony fitness can be measured. It is the optimum, or « goal » in machine — oriented terminology, which we understand the least ».

Chez *Tapinoma erraticum* comme chez la plupart des Insectes sociaux, les phénomènes jouent un rôle prépondérant dans l'ensemble des interrelations des adultes entre eux d'une part, des adultes et du couvain d'autre part. Les méthodes d'investigation de la perception des phéromones sont de 2 ordres :

1° investigations comportementales;

2° investigations physiologiques.

En effet l'absence d'une réponse comportementale à une stimulation par un phéromone ne signifie pas nécessairement que l'insecte ne perçoit pas la phéromone. Pour illustrer ce propos on peut citer l'exemple décrit par Payne dans le chapitre sur la perception (in Birch, 1974, Phéromones) : chez la Fourmi *Camponotus herculeanus*, l'hormone produite par les mâles stimule l'envol des femelles. Si l'on effectue des électroantennogrammes, on voit une réponse importante à cette hormone chez les reines et les ouvrières mais également une réponse chez les mâles — bien que comparativement faible. « Il est apparent que les 3 castes ont les récepteurs pour la phéromone bien que les effets de cette phéromone sur le comportement soient différents. La spécificité de la réponse à la

phéromone est absente au niveau des récepteurs, entre les castes, sur la base « réponse/non réponse ». Cependant il existe une spécificité au niveau comportemental dans le type ou le degré de réponse émise dans un cas donné ».

Cet exemple souligne l'importance des études comportementales dans la compréhension des phénomènes relatifs à l'information. Ayant mis en évidence différents types de réponse individuelle, il nous faudrait maintenant voir si ces réponses sont en relation avec des E.A.G. différents. Nous avons en effet démontré que la régulation du niveau d'activité de chaque individu lors du déménagement se faisait grâce à une perception surtout olfactive de l'environnement social. Rappelons que chaque ouvrière est susceptible d'être active.

Le seuil de sensibilité à ces différents messages chimiques est-il lié à la stimulation de l'organe sensoriel s.s. ou à l'intégration du message au niveau du S.N. central. Thorpe et Zangwill (1963) indiquent que chaque espèce vit dans un monde qui lui est propre — un monde déterminé en premier lieu par la nature de ses organes sensoriels.

Il existerait des « mécanismes filtrants » physiologiques tels que : 1° les récepteurs eux-mêmes; 2° les voies afférentes et le système nerveux central; 3° un mécanisme central de filtration où intervient de façon importante l'expérience individuelle.

On connaît bien chez les Fourmis la diversité des récepteurs antennaires. Les processus de perception des messages chimiques par les insectes ont été très étudiés ces 10 dernières années. Ainsi Payne (in Birch, 1974) indique que le codage de l'information peut résulter de la réponse de plusieurs récepteurs sous la forme de combinaisons variées d'excitation, d'inhibition et de non réponse. Certains composants pouvant stimuler des récepteurs « spécialisés » mais aussi des récepteurs « généralistes ».

L'information des différents récepteurs serait intégrée dans le S.N.C. et engendrerait une réponse comportementale (ceci éventuellement comme nous l'avons indiqué un peu plus haut). Cet auteur cite différentes théories de l'olfaction comme la « théorie du site stéréochimique » Amoore (1965), la « théorie de la pénétration et du piquage » (puncturing) Davies (1971), et la théorie de la vibration moléculaire » Wright (1964-1969). Il précise que ces théories ne sont pas mutuellement exclusives : pour la majeure partie elles attribuent la transduction à un ou plusieurs facteurs comme les propriétés moléculaires (forme, taille, place et nature des groupes fonc-

tionnels), les oscillations structurelles particulières de la molécule odorante d'une part et du site récepteur d'autre part, et les propriétés d'adsorption.

Ainsi la quantité d'information transmise par les phéromones peut être très grande, d'autant plus^{que} comme ces quelques exemples l'ont montré, les Insectes sont sensibles aux mélanges de substances chimiques et à leurs changements de concentration. On reviendra d'ailleurs sur ce problème de l'importance des concentrations de phéromones. Des E.A.G. individuels sur des ouvrières de *Tapinoma* permettraient de cerner les valeurs seuils nécessaires à l'élaboration d'une réponse.

Outre les études physiologiques du phénomène de perception, on pourrait étudier la nature biochimique du message, isoler ses différents composants ceci afin de voir la réponse (comportementale ou physiologique) de chaque élément du groupe à un message précis dont nous pourrions contrôler la valeur. Par exemple, on se propose d'induire le déménagement par le dépôt d'une trace artificielle et d'analyser la variabilité des réponses individuelles en fonction des différentes concentrations.

On a dit précédemment que la variabilité observée était sans doute un caractère épigénétique. Ce phénomène reste à approfondir et ceci est un troisième prolongement possible à notre travail. Car si l'intensité de la réponse de chaque Fourmi peut varier d'une situation à une autre, les proportions d'individus de différents niveaux d'activité semblent être, dans une certaine limite, une caractéristique de chaque colonie. 20 groupes formés d'ouvrières issues de la même colonie présentent des résultats homogènes et sensiblement le même pourcentage d'individus « hyperactifs » ou « paresseux » — dans des conditions expérimentales équivalentes.

Par contre d'autres groupes formés d'ouvrières issues d'autres colonies présenteront plus d'individus actifs ou au contraire plus d'individus inactifs et ceci dans une situation identique. Grassé (1959) avait remarqué cette variabilité des réponses d'une colonie à une autre lors du comportement de concentration des Termites, et Wilson (1962 I) également, lors du recrutement chez *Solenopsis*.

Ces différences sont-elles dues aux facteurs du milieu? On peut à ce propos citer le travail de Odum (1969) qui remarquait chez les Insectes nordiques une influence de la densité sur le comportement; « les lots génétiques actifs à faible densité sont remplacés aux fortes densités par des lots plus apathiques (sluggish) qui sont adaptés à la surpopulation ».

Une pression de sélection s'exerce-t-elle sur les Fourmis dans les différents biotopes qui permettrait l'expression de tel ou tel caractère (actifs nombreux

ou apathiques nombreux) ou qui à la limite les sélectionnerait. S'il existe une relation entre le milieu et le niveau d'activité des Insectes, l'existence de relation entre le milieu et les structures sociales a également été soulignée.

Chez les Primates, Eisenberg et col. (1972) ont rappelé l'importance du milieu colonisé (forêt, savane) sur la structure du groupe. Pour Crook (1970) « la structure sociale caractérisant un groupe ne peut être conçue comme un attribut de l'espèce ou une propriété — comme la couleur des ailes ou la longueur des pattes ». Il existe une relation entre les individus et le groupe naturel considéré comme environnement social.

Dans la situation que nous avons étudié — stress et déménagement — tous les individus sont susceptibles de participer au travail du groupe. Les pourcentages de participants et leurs niveaux d'activité semblent définis pour une situation donnée. Nous considérons que ce phénomène constitue une « structure sociale » momentanée. Les éléments de cette structure ne sont pas fixes et peuvent changer lorsque la situation varie.

Il est possible — comme nous l'avons dit au chapitre précédent — que les effectifs d'ouvrières actives et inactives dans une société de Fourmis correspondent à une forme de régulation sociale en relation avec les problèmes énergétiques globaux de l'environnement.

On terminera cet exposé sur une dernière considération théorique : comment les ouvrières intègrent-elles les informations provenant du milieu, pourquoi des informations de même type peuvent-elles les activer ou au contraire les inhiber ?

Rappelons que pour nous, lors d'un stress qui induit un déménagement de la colonie, chaque ouvrière perçoit d'une part la quantité de couvain à transporter, d'autre part la quantité de congénères « potentiellement transporteuses ».

On peut penser que la combinaison des phéromones émises par le couvain et par les ouvrières fait en quelque sorte un « complexe d'odeurs » perçu par chaque Fourmi qualitativement et quantitativement. La qualité des phéromones est différenciée grâce à la spécificité des sites récepteurs et c'est la nature quantitative de ce complexe qui pourra — selon les situations — inhiber ou activer chaque travailleuse potentielle.

Pour éclaircir ce propos nous voudrions citer deux exemples : Payne (in Birch, 1974) indique qu'à de fortes concentrations, les phéromones deviennent moins attractives pour certaines espèces d'Insectes; il cite le travail de O'Connel (1972) qui montre qu'à une forte concentration

une phéromone sexuelle peut réduire la fréquence des potentiels d'actions enregistrés sur l'E.A.G. de l'Insecte récepteur.

Wilson et Pavan (1959) ont montré expérimentalement qu'une forte concentration de phéromone d'alarme déclenchait chez *Tapinoma sessile* un comportement d'évitement alors qu'une faible concentration attire les ouvrières.

Shorey (1976) dans un livre de synthèse *Animal communication by pheromones* montre, par de nombreux exemples, comment l'activité locomotrice est inhibée chez les Insectes à une forte concentration en phéromone. Dans la conclusion de son ouvrage, cet auteur souligne les relations structurelles existant entre les systèmes hormonaux et les systèmes de phéromones : « The link between external and internal chemical communication remain apparent in many complex present-day animals, but now it appears that in many cases hormonal systems have served as evolutionary precursors of pheromonal systems. Terpenoid and steroid compounds are employed as either hormones or pheromones by many vertebrate and invertebrate species ».

Ne serait-il pas permis de prolonger la comparaison entre ces deux systèmes au niveau de leur « utilisation », les problèmes d'intercommunication par phéromones impliquant comme les systèmes hormonaux des notions de seuil et de feed-back. Une Fourmi percevant une phéromone au-dessus d'un certain seuil de concentration émettrait elle-même en retour une certaine quantité de cette substance volatile, cette émission étant fonction de toutes les afférences internes et externes. Au-dessus d'une certaine concentration un phénomène en retour se produirait qui bloquerait la réponse d'émission.

Schneirla (1935), dans sa théorie dite de l'approche/éloignement (approach/withdrawal), tient compte du critère d'intensité du stimulus : de faibles intensités tendent à évoquer des réactions d'approche, de fortes intensités des réactions d'éloignement. Ainsi on peut supposer que les phénomènes de régulation sociale observés ici, proviennent des sensibilités différentes d'un individu à un autre aux concentrations des phéromones perçues et ceci à l'intérieur d'un certain gradient, le niveau d'activité individuel augmentant au-delà d'un certain seuil et diminuant au-delà d'un autre.

Il faut bien sûr rappeler que le comportement de transport, objet de la présente étude, correspond à un comportement de survie et a sans doute un caractère très primitif, tous les individus de la colonie étant,

chez *Tapinoma erraticum*, capables de l'exprimer. Seul un marquage individuel pouvait permettre d'étudier comment chaque Fourmi ajuste son comportement au contexte physique et social, participant ou non au transport du couvain selon les situations.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM (M.), 1976. — Étude expérimentale du comportement social lors du déménagement chez *Myrmica rubra* L. *Mémoire de Licence L.* Bruxelles, Fac. Sciences, Serv. de Biol. Anim. et Cell., 99 p.
- ABRAHAM (M.) et PASTEELS (J. M.), 1977. — Nest-moving behaviour in the Ant *Myrmica rubra*. *Proc. Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, Netherlands, 1977, p. 286.
- ALLOWAY (T. M.), 1972. — Learning and memory in Insects. *Ann. Rev. of Ent.*, 17, 43-56.
- ANDRE (E.), 1881. — Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. 2, *Tapinoma*, p. 221-224. Chez l'auteur à Beaune, Côte-d'Or.
- Animal Behaviour, 1976. — Multiple review of Wilson's sociobiology. *Anim. Behav.*, 24, 698-718.
- ATAYA (H.), 1977. — Le comportement nécrophorique chez la Fourmi *Lasius niger* L. *D.E.A. Ecoéthologie*, Université de Rennes, 37 p.
- AYRE (G. L.), 1968. — Comparative studies on the behaviour of three species of Ants (Hymenoptera, Formicidae). I. Prey finding capture and transport. *Canad. Ent.*, 100 (2), 165-172. — 1969. — Comparative studies on the behaviour of three species of Ants (Hymenoptera, Formicidae). II. Trail formation and group foraging. *Ibid.*, 101 (2), 118-128.
- BENOIS (A.), 1969. — Étude morphologique, biologique et éthologique de *Camponotus vagus*. *Thèse 3^e Cycle*, Toulouse, 280 p. — 1972. — Évolution du couvain et cycle annuel de *Camponotus vagus* Scop. (= pubescens Fabr.) (Hymenoptera, Formicidae) dans la région d'Antibes. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 4 (3), 325-351. — 1972. — Principaux caractères de reconnaissance de trois espèces de Fourmis envahissantes de la Côte d'Azur caractères de reconnaissance de trois espèces de Fourmis envahissantes de la Côte d'Azur. *Riviera scientifique*, fasc. 1, 18-28.
- BERNARD (F.), 1968. — *Les Fourmis d'Europe occidentale et septentrionale*. Masson, Paris, 411 p.
- BERNSTEIN (S.) et BERNSTEIN (R. A.), 1969. — Relationship between foraging efficiency and the size of the head and component brain and sensory structures in the red wood Ant. *Brain Research*, 16, 85-104.
- BIRCH (M. C.), 1974. — *Pheromones*. North Holland Publishing Company, Amsterdam, London, American Elsevier Publishing Company, Inc. New York, 495 p.
- BLUM (M. S.), 1969. — Alarm pheromones. *Ann. Rev. Ent.*, 14, 57-80. — 1977. — Ecological and social aspects of the individual behavior of social Insects. *Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, Netherlands, 1977, p. 54-59.

- BRIAN (M. V.), 1964. — Ant distribution in a southern english heath. *J. Anim. Écol.*, 33, 451-461. — 1965. — *Social Insect populations*. Academic Press, London and New York, 135 p. — 1975. — Larval recognition by workers of the Ant *Myrmica*. *Anim. Behav.*, 23, 745-756.
- BURNS (D. P.), 1973. — The foraging and tending behavior of *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera, Formicidae). *Canad. Ent.*, 105 (1), 97-104.
- CAMMERTS-TRICOT (M. C.), 1973. — Recrutement d'ouvrières chez *Myrmica rubra*. *Proc. VI Congr. I.U.S.S.I.*, London 1973, p. 63-67.
- CAMMAERTS-TRICOT (M. C.) et VERHAEGHE (J. C.), 1974. — Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Insectes sociaux*, 21 (3), 275-282.
- CARLSON (D. M.) et GENTRY (J. B.), 1973. — Effects of shading on the migratory behavior of the Florida Harvester Ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 54 (2), 452-453.
- CARTHY (J. D.), 1950. — Odour trails of *Acanthomyops fuliginosus*. *Nature*, 154, 166. — 1951. — The orientation of two allied species of british Ant. II. Odour trail laying and following in *Acanthomyops (Lasius) fuliginosus*. *Behaviour*, 3, 304-318.
- CHAUVIN (R.), 1947. — Sur l'élevage du *Leptothorax nylanderi* (Hymenoptère, Formicide) et sur l'essaimage *in vitro*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 77, 151-157. — 1964. — Expériences sur l'« apprentissage par équipe » du labyrinthe chez *Formica polyctena*. *Insectes sociaux*, 11 (1), 1-20. — 1968. — *Traité de Biologie de l'Abeille*. II. Système nerveux, comportement et régulations sociales. Masson, Paris, 566 p. — 1968. — Sur le transport collectif des proies par *Formica polyctena*. *Insectes sociaux*, 15 (2), 193-200. — 1969. — Le recrutement et l'effort de traction d'une proie dans les équipes de *Formica polyctena*. *Rev. Comp. Animal*, 3^e trimestre, 50-54. — 1971. — Les lois de l'ergonomie chez les Fourmis au cours du transport d'objets. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 273, 1862-1865.
- CHEN (S. C.), 1937. — The leaders and followers among the Ants in nest building. *Physiol. Zool.*, 10, 437-455. — 1937. — Social modification of the activity of Ants in nest building. *Physiol. Zool.*, 10 (4), 420-436.
- COMBES (M.), 1935. — Observations d'après lesquelles l'activité des Fourmis serait le fait d'une minorité de travailleuses dans tous les groupements étudiés. *Ann. Sc. Nat.*, Paris, 18, 97-102. — 1937. — Existence probable d'une élite non différenciée d'aspect, constituant les véritables ouvrières chez les *Formica*. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 204, 1674-1675.
- CREWE (R. M.) et BLUM (M. S.), 1971. — 6-Methy-5-hepten-2-one Chemotaxonomic significance in an *Iridomyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 64 (5), 1007-1010.
- CROOK (J. H.), 1970. — Social organisation and the environment : aspects of contemporary social ethology. *Anim. Behav.*, 18, 197-209.
- DELAGE (B.), 1968. — Recherches sur les Fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain : écologie et biologie. *Bull. Biol.*, 102, 316-367.
- DELAGE-DARCHEN (B.), 1977. — Les régulations sociales chez les Fourmis. *Ann. Biol.*, 16 (11-12), 517-543.
- DENEUBOURG (J. L.), 1977. — Application de l'ordre par fluctuations à la description de certaines étapes de la construction du nid chez les Termites. *Insectes sociaux*, 24 (2), 117-130.

- DENEUBOURG (J. L.) et ALLEN (P. M.), 1976. — Modèles théoriques de la division du travail dans les sociétés d'Insectes. *Académie royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences* 62 (5-6), 416-429.
- DE VROEY (C.), 1975. — Comportement agonistique de *Myrmica rubra* (Hyménoptère, Formicidae). *Mémoire de Licence, U.L. Bruxelles, Fac. Sciences, Serv. de Biologie animale et cellulaire*, 88 p.
- DOBZANSKA (J.), 1959. — Studies on the division of labour in Ants genus *Formica*. *Acta Biol. Exp.*, 19, 57-81. — 1973. — Ethological studies on polycalic colonies of the Ants *Formica exsecta* Nyl. *Acta Neurobiol. exp.*, 33, 597-622.
- DOBZANSKA (J.) et DOBRZANSKI (J.), 1976. — The foraging behavior of the Ant *Myrmica laevinodis* Nyl. *Acta Neurobiol. Exp.*, 36, 545-559.
- DOBZANSKI (J.), 1971. — Manipulatory learning in Ants. *Acta Neurobiol. Exp.*, 31, 111-140.
- DONTSHORPE (H. S. J.), 1927. — *British Ants. Their life-history and classification*. G. Routhledge and Sons, London, 2^e éd., XVI + 436 p., 18 pl. h.t.
- DUNCAN-WEATHERLEY (A. H.), 1953. — Some aspects of the biology of the mound Ant *Iridomyrmex detectus* (Smith). *Austr. J. Zool.*, 1, 178-192.
- EISENBERG (J. F.), MUCKENHIRN (N. A.) et RUDRAN (R.), 1972. — The relation between ecology and social structure in Primates. *Science*, 176, 863-874.
- ESPADALER (X.), 1974. — Contribution al conocimiento de *Tapinoma nigerrimum* Nyl. y *Tapinoma erraticum* Latr. (Hyménoptera, Formicidae) en la Peninsula Iberica. *Tesina de Licenciatura dirigida por Dr A. De Haro, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Autonoma de Barcelona*, 53 p.
- FLETCHER (D. J.), 1971. — The glandular source and social functions of trail pheromones in two species of Ants (*Leptogenys*). *J. Entomol. (A)* 46 (1), 27-37.
- FOREL (A.), 1874. — *Les Fourmis de la Suisse*. H. GEORG, éd., Bâle, Genève, Lyon, IV + 452 + V p. + 2 pl. h.t.
- FRAISSE (P.) et PIAGET (J.), 1965. — *Traité de psychologie expérimentale*. IX. Psychologie sociale. P.U.F., 270 p.
- FRESNEAU (D.), 1976. — Recherche du rôle sensoriel de l'antenne dans l'éthogénèse des soins aux cocons chez *Formica polyctena* par la technique des antennectomies. *Thèse 3^e Cycle, Psychosociologie animale*, Paris-V, 99 p.
- FRESNEAU (D.) et JAISSON (P.), 1975. — Note préliminaire sur la période sensible intervenant dans la mise en place des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena*). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 280, 351-354.
- GALLAIS HAMONNO (F.) et CHAUVIN (R.), 1972. — Simulation sur ordinateur de la construction du dôme et du ramassage des brindilles chez une Fourmi (*Formica polyctena*). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 275, 1275-1279.
- GASPAR (C.), 1972. — Les Fourmis de la Famenne. III. Une étude écologique. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 9 (1), 18, 33-35, 99-125.
- GAUTIER (J. Y.), LEFEUVRE (J. C.), RICHARD (G.) et TREHEN (P.), 1978. — *Ecoéthologie*. Masson, Paris, 166 p.
- GLANCEY (B. M.), STRINHER (C. E.), CRAIG (C. H.), BISHOP (P. M.) et MARTIN (B. B.), 1970. — Pheromone may induce brood tending in the fire Ant *Solenopsis saevissima*. *Nature*, 226 (5248), 863-964.
- GOETSCH (W.), 1959. — *La cité des Fourmis*. Hachette, 175 p.

- GRASSÉ (P. P.), 1959. — La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des termites. *Insectes sociaux*, 6, 41-83. — 1960. — La régulation automatique du comportement collectif des Insectes sociaux et la stigmergie. *J. Psychol. norm. et path.*, 57, 1-10.
- GUPTA (C. S.), 1966. — Effect of temperature on *Oecophylla smaragdina* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Tropical Ecology*, 7, 125-135.
- HAMRICK (C.), COGAN (D.) et WOOLAM (O.), 1971. — Social facilitation effects on runway and maze behavior in mice. *Psychon. Sc.*, 25 (3), 171-173.
- HANGARTNER (W.), 1970. — Control of pheromone quantity in odor trails of the Ant *Acanthomyops interjectus* Mayr. *Experientia*, 26, 664-665.
- HANGARTNER (W.) et BERNSTEIN (S.), 1964. — Über die Geruchsspur von *Lasius fuliginosus* zwischen nest und Futterquelle. *Experientia*, 20, 392-393.
- HASKINS (C. P.) et HASKINS (E. F.), 1950. — Notes of the biology and social behavior of the archaic Ponerine Ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 43 (4), 461-491.
- HEYDE (K.). — Die Entwicklung der psychischen Falzigkeiten der Ameisen un ihr Verhalten bei abgeänderten biologischen Bedingungen. *Biol. Zentralbl.*, 44, 623-654.
- HINDE (R. A.), 1975. — *Le comportement animal* I, II, P.U.F., 972 p.
- HÖLLDOBLER (B.), 1971. — Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym., Formicidae). *Z. Vergl. Physiol.*, 75, 123-152. — 1977. — Communication in social Hymenoptera. In "How Animal communicate", T. A. SEBEOK, ed., Indiana Univ. Press, 418-471.
- HÖLLDOBLER (B.) et WILSON (E. O.), 1977. — The number of queens: an important trait in Ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15. — 1978. — The multiple recruitment systems of the African weaver Ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 19-60.
- JAISSON (P.), 1969. — Étude de la distribution des organes sensoriels de l'antenne et de leurs relations possibles avec le comportement chez deux Fourmis Myrmicines : *Myrmica laevinodis* Nyl. et *Aphaenogaster gibbosa* Latr. récoltées dans la région des Eyzie, *Insectes sociaux*, 16 (4), 279-312. — 1975. — L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Forst.). *Behaviour*, LII (1-2), 1-37. — 1975. — Contribution à l'étude de l'expérience précoce chez les Fourmis. *Thèse de Doctorat d'État ès Sc. naturelles, Paris-VI*, 175 p. — 1975. — Comment les fourmis apprennent à soigner leurs progéniture. *La Recherche*, 58 (6), 680-683.
- KANNOVSKI (P. B.), 1959. — The flight activities and colony-founding behavior of bog Ants in Southeastern Michigan. *Insectes sociaux*, 6, (2), 115-162.
- LE MASNE (G.), 1953. — Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, 11^e série, XV, 1-56. — 1956. — La signification des reproducteurs aptères chez la Fourmi *Ponera eduardi* (Forel). *Insectes sociaux*, 3 (2), 239-259.
- LE MOLI (F.) et PASSETI (M.), 1976. — Osservazioni preliminari sul comportamento di scelta e cura dei bozzolo in *Formica rufa* L. Il ruolo d'ell' apprendimento. *L'Ateneo Parmense, Acta Naturalia*, 12 (4), 361-365.

- LENOIR (A.), 1974. — Les relations trophallactiques au sein des jeunes sociétés de *Lasius niger* L. C. R. Acad. Sc., Paris, 279, 1781-1784. — 1977. — Sur un nouveau test éthologique permettant d'étudier la division du travail chez la Fourmi *Lasius niger*. C. R. Acad. Sc. Paris, 284, 2557-2559. — 1977. — Plasticity of behaviours in relation with social environment. *Anstraxis XVth Intern. Ethol. Conf.*, Bielefeld, W-Germany, p. 104. — 1979. — Feeding behaviour in young societies of the Ant *Tapinoma erraticum* L. : trophallaxis and polyethism. *Insectes sociaux*, 26 (1), 19-37. — 1979. — Le comportement alimentaire et la division du travail chez la Fourmi *Lasius niger* (L.). *Bull. Biol. Fr. B.*, 113 (2-3), 314 p.
- LENOIR (A.) et MARDON (J. C.), 1978. — Note sur l'application de l'analyse des correspondances à la division du travail chez les Fourmis. C. R. Acad. Sc., Paris, 482.
- LE ROUX (A. M.) et LE ROUX (G.), 1979. — Activité et agressivité chez des ouvrières de *Myrmica laevinodis* Nyl. (Hyménoptères, Formicidae); Modification en fonction du groupement et de l'expérience individuelle. *Insectes sociaux*, n° 4, sous presse.
- LE ROUX (G.), 1976. — Étude des stridulations produites par *Myrmica laevinodis* (Hyménoptères, Formicidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 12 (4), 615-620.
- LINDAUER (M.), 1961. — *Communication among social Bees*. Harvard University Press, 143 p. — 1962. — Ethology. *Ann. Rev. of Psychol.*, 13, 35-70. — 1977. — Super individual aspects of social functions, nutrition, care of offspring and homeostasis. *Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, The Netherlands, 1977, 92-94.
- LUGO (A. E.), FARNWORTH (E. G.), POOL (D.), JEREZ (P.) et KAUFMAN (G.), 1973. — The impact of the leaf cutter Ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical west forest. *Ecology*, 54 (6), 1292-1301.
- MAIER (N. R.) et SCHNEIRLA (T. C.), 1964. — *Principles of animal psychology*. Dover, 683 p.
- MARKIN (G. P.), 1968. — Nest relationship of the Argentine Ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Kansas Entomological Society*, 41 (4), 511-516. — 1970. — The seasonal life cycle of the Argentine Ant *Iridomyrmex humilis* in Southern California. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 63 (5), 1238-1242.
- MARTINSEN (D. L.) et KIMELDORF (D. J.), 1972. — Conditioned spatial avoidance behavior of Ants induced by X-rays. *The psychological Record*, 22, 225-232.
- MASCHWITZ (U.), 1975. — Old and new trends in the investigation of chemical recruitment in Ants. *Symposium I.U.S.S.I. Dijon, Pheromones and defensive secretions in social Insects*, 47-59.
- MEDIONI (J.) et ROBERT (M. C.), 1969. — L'apprentissage chez les Invertébrés. II. Données psychophysiologiques. *L'Année psychologique*, 69° (2), 491-530.
- MEUDEC (M.), 1971. — Expérience de transport du couvain par les ouvrières chez *Tapinoma erraticum*. 96° Congrès National des Sociétés Savantes, Toulouse, Sciences, 3, 521-530. — 1973 a. — Cycle biologique de *Tapinoma erraticum* (Formicidae, Dolichoderinae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 9 (2), 381-389. — 1973 b. — Note sur les variations individuelles du comportement de transport du couvain chez les ouvrières de *Tapinoma erraticum*. C. R. Acad. Sc., Paris, 277, 357-360. — 1973 c. — Sur les variations temporelles du comportement de transport du couvain dans un lot d'ouvrières de *Tapinoma erraticum*. C. R. Acad. Sc., Paris, 277, 437-440. — 1974. — Comportement de transport de jeunes ouvrières de *Tapinoma erraticum* marquées individuellement dans une colonie avec reine et dans une colonie rendue orpheline. C. R. Acad. Sc., Paris, 279, 779-782.

- 1976. — Rôle des stimulations provenant du couvain sur le comportement de transport des nymphes par les ouvrières de *Tapinoma erraticum*. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 282, 1041-1043. — 1977. — Le comportement de transport du couvain lors d'une perturbation du nid chez *Tapinoma erraticum*. Rôle de l'individu. *Insectes sociaux*, 24 (4), 345-352. — 1978. — Response to and transport of brood during nest disturbance. *Behavioural Processes*, 3, 199-209.
- MICHENER (C. D.), 1964. — Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. *Insectes sociaux*, 11, 317-342.
- MÖGLICH (M.), 1973. — Communication during nest moving in Ants. *Proc. VIth Congr. I.U.S.S.I.*, London 1973, 274-279. — 1978. — Social organization of nest emigration in *Leptothorax* (Hym., Form.). *Insectes sociaux*, 25 (3), 205-225.
- MÖGLICH (M.) et HÖLLDOBLER (B.), 1974. — Social carrying behavior and division of labor during nest moving in Ants. *Psyche*, 81 (2), 219-236. — 1975. — Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.*, 101, 275-288.
- MÖGLICH (M.), MASCHWITZ (U.) et HÖLLDOBLER (B.), 1974. — Tandem calling: a new kind of signal in ant communication. *Science*, 186, 1046-1047.
- ODUM (E. P.), 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262-270.
- OTTO (D.), 1958. — Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufa pratensis* minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen: Ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. *Wissenschaftliche Abhandlungen der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin*, 30, 1-169.
- PALLAUD (B.), 1972. — L'apprentissage par observation chez les rongeurs. Modèles animaux des comportements humains. *Colloques Internationaux du C.N.R.S.* n° 198, 265-285.
- PALLAUD (B.) et WILL (B. E.), 1977. — Rôle de la vision dans l'apprentissage par observation chez le Rat. *Behaviour*, LXII, 3-4, 209-221.
- PASSERA (L.), 1969 a. — Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* et *Plagiolepis xene*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 2^e série, 9 (3), 327-482. — 1969 b. — Interactions et fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. et de ses parasites sociaux *P. grassei* Le Masne et Passera et *P. xene* St. (Hym., Formicidae). *Insectes sociaux*, 16 (3), 179-193.
- PASTEELS (J. M.), 1975. — Some aspects of the behavioural methodology in the study of social Insects pheromones. *Symposium of the I.U.S.S.I., Dijon, Pheromones and defensive secretions in social Insects*, 105-120.
- PAVAN (M.) et TRAVE (R.), 1958. — Étude sur les Formicidae. IV. Sur le venin du Dolichoderide *Tapinoma nigerrimum* Nyl. *Insectes sociaux*, 3, 299-308.
- PLATEAUX (L.), 1960 a. — Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents *Leptothorax nylanderi* Forster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Insectes sociaux*, VII, 2, 163-170. — 1960 b. — Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents, II : *Myrmica laevinodis* Nyl. et *Anergates atratulus* Shenck. *Insectes sociaux*, VII, 3, 221-226. — 1960 c. — Adoptions expérimentales de larves entre Fourmis de genres différents, III : *Anergates atratulus* Shenck et *Solenopsis fugax*. IV : *Leptothorax nylanderi* Foerster et *Tetramorium caespitum* L. *Insectes sociaux*, VII, 4, 345-348. — 1970. — Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi*. I. Morphologie et biologie comparée des castes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12^e série, 12 (4), 373-478.

- PRIGOGINE (I.) et GLANDORFF (P.), 1971. — *Structure, stabilité et fluctuations*. Masson, Paris.
- PRIGOGINE (I.) et STENGERS (I.), 1976. — Structures dissipatives et organisation spontanée. Actes du 1^{er} Coll. de Philosophie des Sciences, Philosophie et Biologie. *Bull. Soc. Ligerienne de Philosophie*, (1 : 2), 13-22.
- RECHSTEINER (A.), 1968. — Un éventuel conditionnement instrumental chez la Fourmi (*Formica polyctena*). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 267, 1535-1537. — 1971. — Des fourmilières de *Formica polyctena* peuvent-elles acquérir un conditionnement opérant? *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 272, 996-998.
- REUCHLIN (M.), 1977. — *Psychologie*. P.U.F., 445 p.
- RICHARD (G.), 1974. — Réflexions sur les sciences du comportement à propos des travaux de Schneirla et de ses continuateurs. *J. Psych.*, 135-148.
- ROBINSON (S. W.) et CHERRET (J. M.), 1974. — Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood pheromones of the leaf cutting Ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae, Attini) as a component in an attractive bait. *Bull. Ent. Res.*, 63, 519-529.
- ROSENGREN (R.), 1971. — Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood-ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fennica*, 133, 1-106.
- SAKAGAMI (S.) et HAYASHIDA (K.), 1962. — Work efficiency in heterospecific ant groups composed of hosts and their labour parasites. *Anim. Behav.*, 10, 96-104.
- SANTSCHI (F.), 1908. — Quelques observations nouvelles et remarques sur la variabilité de l'instinct de nidification chez les Fourmis. *J. Psych. und Neurol.*, 13, 136-149. — 1911. — Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les Fourmis. *Rev. Suisse Zool.*, 19 (13), 303-338. — 1923. — L'orientation sidérale des Fourmis et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. *Mém. Soc. Vaudoise des Sc. Nat.*, n° 4, 137-176.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1971. — *Army Ants. A study of social organization*. Freeman, 349 p.
- SCHNEIRLA (T. C.) et REYES (A. Y.), 1969. — Emigrations and related behaviour in two surface-adapted species of the old-world doryline Ant, *Aenictus*. *Anim. Behav.*, 17, 87-103.
- SHOREY (H. H.), 1976. — *Animal communication by pheromones*. Academic Press, 167 p.
- SMITH (M. R.), 1928. — The biology of *Tapinoma sessile* Say. an important house infesting Ant. *Ann. Ent. Soc. Americ.*, 21, 307-329.
- STRATTON (L. O.) et COLEMAN (W. P.), 1973. — Maze learning and orientation in the fire ant (*Solenopsis saevissima*). *J. Comp. and Phys. Psychol.*, 83 (1), 7-12.
- STUMPER (R.), 1921. — Le coefficient de temperature et la locomotion. *C. R. Soc. Biol.*, 53, 706-708.
- SUDD (J. H.), 1960. — The transport of prey by an Ant, *Pheidole crassinoda* Em., *Behaviour*, 16, 295-308. — 1963. — How Insects work in groups. *Discovery London*, June, 15-19. — 1965. — The transport of prey by Ants. *Behaviour*, 2, 257-263. — 1972. — The absence of social enhancement of digging in pairs of Ants (*Formica lemani*). *Anim. Behav.*, 20, 813-819.
- SZLEP (R.) et JACOBI (T.), 1967. — The mechanism of recruitment to mass foraging in colonies of *Monomorium venustum* Smith, *M. subopacum* ssp *phoenicium* Em., *Tapinoma israelis* For. and *T. simothi* v. *phoenicium* E. *Insectes sociaux*, 14 (1), 25-40.

- THORPE (W. H.), 1944. — Types of learning in Insects and other arthropods. *Brit. J. Psychol.*, 34, 66-76. — 1969. — *Learning and instinct in animals*. Harvard, 558 p.
- THORPE (W. H.) et ZANGWILL (O. L.), 1963. — *Current problems in animal behaviour*. Cambridge at the University Press, 424 p.
- TOPOFF (H.), 1971. — Polymorphism in army Ants related to division of labor and colony cyclic behavior. *Amer. Nat.*, 105 (946), 529-548.
- TOROSSIAN (C.), 1967. — Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. I. Étude des populations dans leur milieu naturel. *Insectes sociaux*, 14 (2), 105-122.
- VANCASSEL (M.), 1974. — Étude du cycle parental chez *Labidura riparia* (Insecte dermaptère). *Thèse de Doctorat d'État*, Rennes, 148 p.
- VAN DER HEYDE (H. C.), 1920. — Quelques observations sur la psychologie des Fourmis. *Arch. Neerland Physiol. Homme et Animaux*, 4, 259-281.
- VERRON (H.), 1963. — Rôle des stimuli chimiques dans l'attraction sociale chez « *Calotermes flavicollis* » (Fabr.). *Ann. Sc. nat.*, Paris, Masson, 335 p. — 1973. — Comportement olfactif de *Lasius niger*. *Insectes sociaux*, 20 (1), 65-70. — 1974. — Note sur l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptères, Formicidae). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 278, 2361-2363. — 1974. — Note sur l'évolution temporelle de l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptères, Formicidae). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 279, 1389-1391. — 1976. — Note sur la stabilité de certains traits éthologiques chez les ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptères, Formicidae). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 283, 671-674. — 1976. — Note sur quelques caractéristiques éthologiques des ouvrières de diverses espèces d'Hyménoptères Formicidae, *Formica fusca*. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 283, 841-843. — 1977. — Note sur la manifestation de traits éthologiques distinctifs chez les ouvrières de *Lasius niger*. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 285, 419-421.
- VERRON (H.) et BARREAU (S.), 1974. — Une technique de marquage des Insectes de petite taille. *Bull. Biol. France et Belgique*, 108, 259-262.
- VIDAL (J. M.), 1976. — L'emprunte chez les animaux. *La Recherche*, 63, 24-35.
- VOWLES (D. M.), 1955. — The foraging of Ants. *Brit. J. Anim. Behav.*, 3, 1-13. — 1964. — Olfactory learning and brain lesions in the wood Ant (*Formica rufa*). *J. of Comp. and Physiol. Psychol.*, 58 (1), 105-111. — 1965. — Maze learning and visual discrimination in the wood Ant (*Formica rufa*). *Brit. J. Psychol.*, 56 (1), 15-31.
- WALSCH (J. P.) et TSCHINKEL (W. R.), 1974. — Brood recognition by contact pheromone in the red imported fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav.*, 22, 695-704.
- WEIR (J. S.), 1958. — Polyethism in workers of the Ant *Myrmica* (Part I). *Insectes sociaux*, 5 (1), 97-128. — 1958. — Polyethism in workers of the Ant *Myrmica* (Part II). *Insectes sociaux*, 5 (3), 315-339.
- WHEELER (W. M.), 1910. — *Ants, their structure, development and behaviour*. Columbia University Press, New York, 663 p.
- WILL (B.), PALLAUD (B.), SOCZKA (M.) et MANIKOWSKI (S.), 1974. — Initiation of lever pressing "strategies" during the operant conditioning of albino Rats. *Anim. Behav.*, 22, 664-671.
- WILSON (E. O.), 1962. — Chemical communication among workers of the fire Ant *Solenopsis saevissima*. I. The organisation of mass-foraging. *Anim. Behav.*, 10, 134-147. — 1962. — Chemical communication among workers of the fire Ant *Solenopsis saevissima*.

- II. An information analysis of the odour trail. *Anim. Behav.*, 10, 148-158. — 1962. — Chemical communication among workers of the fire Ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). III. The experimental induction of social responses. *Anim. Behav.*, 10, 159-164. — 1965. — Chemical communication in the social Insects. *Science*, 149 (3688), 1064-1071. — 1966. — Behaviour of social Insects. *Symposium R. Ent. Soc. London*, 3, 81-96. — 1971. — *The Insect societies*. Belknap Press, Harvard, 548 p. — 1975. — *Sociobiology. The new synthesis*. Belknap Press, Harvard, 697 p. — 1975. — Enemy specification in the alarm recruitment system of an Ant. *Science*, 190, 798-800.
- WILSON (E. O.) et FAGEN (R. M.), 1974. — On the estimation of total behavioral repertoires in Ants. *New York entomol. Soc.*, 82, 106-112.
- WILSON (E. O.) et PAVAN (M.), 1959. — Glandular sources and specificity of some chemical releasers of social behavior in the Dolichoderine Ants. *Psyche*, 66, 70-76.
- WRIGHT (R. H.) et BRAND (J. M.), 1972. — Correlation of ant alarm pheromone activity with molecular vibration. *Nature*, 239 (5369), 226.
- ZAJONC (R. B.), 1965. — Social facilitation. *Science*, 149, 269-274. — 1967. — *Psychologie sociale expérimentale*. Dunod, Paris, 139 p.
- ZENTALL (T. R.) et LEVINE (J. M.), 1972. — Observational learning and social facilitation in the Rat. *Science*, 178, 1220-1221.