

LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET LA DIVISION DU TRAVAIL CHEZ LA
FOURMI *LASIVS NIGER*.

A. LENOIR[†]

Laboratoire de Psychophysologie, Tours,

Lasius niger est une Fourmi omnivore dont le régime alimentaire est constitué en grande partie de liquides sucrés (surtout du miellat de Pucerons). Comme chez tous les Insectes Sociaux l'approvisionnement de la colonie est assuré par quelques individus qui transportent les liquides dans leur jabot et les régurgitent aux sédentaires du nid (adultes et larves). Ce comportement d'échanges alimentaires (*trophallaxie*) est très développé chez *L. niger*. Pour l'étudier on a utilisé de jeunes colonies (*fondations*) élevées au laboratoire à partir de femelles essaimantes et comportant un petit nombre d'ouvrières. C'est un matériel nouveau qui permet d'obtenir des groupes bien structurés et habitués au milieu d'élevage.

On a montré que, dans ces fondations, les reines pondent des oeufs trophiques de petite taille. Leur nombre diminue avec l'apparition des premières ouvrières. Chaque colonie a une odeur particulière et les ouvrières sont capables de reconnaître du couvain provenant d'une colonie étrangère. En été l'odeur du couvain, très attractive, masque en partie l'odeur de la colonie et la reconnaissance intercolonies nécessite une période d'apprentissage de quelques jours. En automne le couvain est moins attractif et la reconnaissance est immédiate.

La description du comportement alimentaire a été réalisée à l'aide de prises de vue cinématographiques. On a analysé les séquences comportementales de la trophallaxie et les rituels qui l'accompagnent. L'étude des battements antennaires (et tarsiens), faite en s'appuyant sur la théorie de l'information, permet de penser que la quantité d'information transmise entre deux Fourmis qui échangent de la nourriture est très faible. Les battements antennaires servent à localiser la partenaire et à maintenir son niveau d'excitation.

La variabilité interindividuelle est très développée dans le cas du comportement alimentaire. On a pu l'étudier grâce au marquage individuel des adultes à l'aide d'une pastille numérotée collée sur l'abdomen. Les données, accumulées en grand nombre, ont été traitées à l'ordinateur, par l'analyse des correspondances, qui permet de mettre en évidence des facteurs en corrélation avec des comportements fondamentaux caractéristiques de certains individus.

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

Le premier facteur représente presque toujours l'activité trophalactique entre adultes : c'est un rapport entre l'activité de donneuse et celle de receveuse. On peut identifier des Fourmis pourvoyeuses et des Fourmis receveuses qui restent dans le nid (Fourmis du "service intérieur"). Le deuxième facteur est l'activité de dons aux larves qui permet de séparer les receveuses sensu stricto de celles qui sont nourrices des larves. On décrit ainsi une structure sociale très stable où chaque fourmi a une place déterminée. Cette structure se retrouve dans toutes les colonies étudiées.

La division du travail (polyéthisme) dans le comportement alimentaire

Elle est très marquée chez *L. niger* où l'on peut reconnaître deux grandes catégories d'ouvrières. Il s'agit des pourvoyeuses (donneuses aux autres Fourmis) et des ouvrières receveuses du service intérieur qui constituent une catégorie plus hétérogène, et peuvent être aussi nourrices des larves.

- Les pourvoyeuses sont identifiables le plus facilement parce qu'elles sortent du nid quand la colonie est affamée. On peut les reconnaître, en dehors des périodes de jeûne, à l'aide d'un test de transport du couvain vers le nid que l'on a mis au point. Elles ont des caractéristiques anatomiques particulières : jabot très dilatable, réservoir de la glande à acide formique très développé, ovarioles atrophiés. Seule cette dernière caractéristique était connue. Les pourvoyeuses les plus actives (pourvoyeuses permanentes) sont les meilleures transporteuses de couvain vers le nid, stationnent et explorent le plus souvent le milieu extérieur. Elles ne sont jamais receveuses ni nourrices des larves (qu'elles ramènent au nid mais qu'elles ne soignent pas). D'autres pourvoyeuses peuvent s'occuper des grosses larves. Cependant seules les pourvoyeuses hibernantes peuvent avoir simultanément les caractéristiques complètes de nourrices des grosses larves. Le plus souvent la reine est nourrie directement par les pourvoyeuses dans les colonies de faible effectif.

- Les nourrices se consacrent à l'élevage des larves. Elles ne sortent jamais dans l'avant-nid et stationnent en permanence sur le couvain qu'elles nourrissent, lèchent et déplacent. On a montré que les grosses larves sont nourries en priorité, et il y a même probablement une sélection parmi les grosses larves de manière à permettre un développement très rapide de certains éléments. Les petites larves sont toujours nourries uniquement par les nourrices. Les nourrices ont des glandes salivaires fonctionnelles (non étudiées ici), un jabot rond de petite taille (elles sont de très mauvaises donneuses aux autres adultes), un réservoir de glande à venin réduit, des ovarioles développés. Les nourrices hibernantes peuvent exceptionnellement sortir et effectuer un approvisionnement protéique, ce que ne font jamais les nourrices n'ayant pas hiberné.

Des Fourmis du service intérieur peuvent être simplement receveuses. Il s'agit surtout de jeunes ouvrières. La reine est toujours strictement receveuse.

Les facteurs qui peuvent influencer le polyéthisme ont été envisagés sous plusieurs angles.

1/ Age

Les ouvrières de 1 à 4 jours sont à 75 % receveuses (R), quelques pourvoyeuses (P) apparaissent et leur nombre croît régulièrement pour dépasser 50 % à 40 jours. La majorité des jeunes Fourmis restent au service intérieur du nid mais le nombre de nourrices (N) reste stable de 30 à 40 %. Pour le comportement alimentaire on peut écrire le schéma suivant $R \rightarrow N \rightarrow P$. On peut donc ajouter une nouvelle catégorie au schéma classique du polyéthisme d'âge chez les Fourmis qui est $N \rightarrow P$, sans tenir compte des catégories intermédiaires entre N et P qui apparaissent avec d'autres comportements comme les activités de construction (certains auteurs ont décrit par exemple des "Domestiques" entre N et P). En fait il est nécessaire de nuancer un tel schéma qui n'est valable que pour la moitié des Fourmis : les autres sont soit d'emblée pourvoyeuses, soit d'emblée nourrices et le resteront, certaines Fourmis plus rares peuvent même rester receveuses ! L'hibernation est une étape importante dans la vie de la Fourmi : 75 % des ouvrières hibernantes vont chercher directement la nourriture dans le milieu extérieur, on a dit plus haut qu'elles peuvent être nourrices en même temps. Ces Fourmis meurent très rapidement après l'apparition des ouvrières de la première génération printanière.

2/ Taille des individus

On a montré que les Fourmis de fondations sont de petite taille et ont un comportement fluctuant peu spécialisé alors que dans les colonies âgées les individus, de taille normale, se spécialisent plus rapidement. Quand on réunit artificiellement dans une même colonie des petites et des grandes ouvrières, ce sont les dernières qui deviennent pourvoyeuses. L'ontogenèse du comportement alimentaire de l'adulte est donc influencée par la quantité d'aliments reçus par la larve, qui détermine la taille de l'adulte.

3/ Influence du couvain

Le couvain est très attractif pour les Fourmis. Les grosses larves et les cocons sont préférés aux petites larves et celles-ci aux oeufs.

La privation de contact avec des larves au début de la vie imaginaire a des effets bien marqués mais pas irréversibles :

- le comportement de nourrice est dépendant de la présence de couvain. Les Fourmis qui n'ont jamais été en contact avec des larves vont adopter progressivement celles qu'on leur propose, les nourrir et les soigner normalement au bout de quelques jours. C'est donc une adaptation rapide à la situation de nourrice.

- l'ontogenèse du comportement de pourvoyeuse est plus fortement inhibée. En l'absence de stimulation larvaire seules quelques ouvrières deviennent pourvoyeuses et assument l'alimentation de la colonie. Quelques heures de contact avec des larves suf-

fisent à rétablir chez les pourvoyeuses le comportement normal de transport vers le nid, c'est pratiquement un apprentissage en un seul essai. La stimulation des pourvoyeuses est liée à la biomasse totale de la colonie plutôt qu'à la quantité de couvain seule.

- la privation de contact larvaire n'a pas d'effets sur le comportement post-hivernal. L'expérience pré-hivernale semble "effacée" et les ouvrières sont prêtes physiologiquement pour un approvisionnement et un élevage intensif de couvain. On doit avoir une situation similaire dans la nature où la quantité de couvain diminue à l'automne : les jeunes ouvrières n'ont pas ou peu d'expérience de soins au couvain à l'entrée en hibernation.

L'ontogenèse du comportement alimentaire comprend donc un aspect d'expérience précoce qui influence le comportement de l'adulte. Il n'y a pas de période sensible pour cette expérience qui peut se manifester selon les besoins de la colonie, dans les limites de la plasticité des individus.

4/ Plasticité individuelle et influence sociale

La notion d'influence sociale (ou pression sociale) est peu utilisée dans le cas des Sociétés d'Insectes. C'est pourtant un phénomène dont l'importance est capitale. On a montré que lorsque la taille de la colonie s'accroît le nombre d'ouvrières inactives (ou de receveuses) croît ; ces ouvrières représentent surtout un pool de pourvoyeuses disponibles en fonction des besoins, en particulier quand la quantité de larves augmente. Inversement la formation de petits groupes entraîne une reprise d'activité pour la plupart des individus inactifs.

Si l'on réunit les ouvrières en fonction de leurs tâches dans la colonie on obtient une régulation à la fois par les inactives et un certain nombre d'individus qui modifient complètement leur comportement. On s'aperçoit que l'accélération du polyéthisme est relativement facile alors que la régression comportementale est beaucoup plus difficile. Les nourrices s'organisent rapidement, quelques-unes deviennent pourvoyeuses, les autres vont manger du couvain (cannibalisme) pour pallier un approvisionnement provisoirement insuffisant. Les pourvoyeuses sont au contraire de mauvaises éleveuses de couvain et la mortalité larvaire est catastrophique. La plasticité comportementale diminue donc avec la spécialisation hors du nid (c'est-à-dire généralement avec l'âge) contrairement aux Abeilles où les butineuses peuvent redevenir cirières ou nourrices. Par ailleurs les possibilités de régulation dépendent des besoins de la colonie : les pourvoyeuses affamées s'organiseront un peu mieux que des pourvoyeuses gavées.

La pression sociale se manifeste aussi sous la forme des interactions entre classes d'âge ; les ouvrières âgées ralentissent par un mécanisme inconnu, l'ontogenèse du comportement de pourvoyeuse. En l'absence de vieilles ouvrières un certain nombre de jeunes deviennent immédiatement pourvoyeuses. A l'inverse en l'absence de jeunes les vieilles pourvoyeuses deviennent inactives et la présence de jeunes entraîne une reprise d'activité de ces Fourmis.

La privation sociale complète à l'éclosion aboutit à une perturbation de l'intégration sociale que ce soit en présence de congénères normaux ou entre isolés. Après 5 jours d'isolement les ouvrières sont agressives et la formation d'un groupe devient très difficile. Une privation sociale momentanée de l'adulte est sans conséquences graves, les pourvoyeuses les plus spécialisées retrouvent leur activité, les autres pourvoyeuses pourront en changer mais l'intégration sociale se fait normalement.

5/ Milieu physique

Les contraintes imposées par le milieu et en particulier le milieu d'élevage peuvent influencer le polyéthisme. On a constaté que le comportement de pourvoyeuse s'exprime plus ou moins facilement selon le type de nid utilisé. Dans un nid en tube les Fourmis s'avancent facilement dans l'avant-nid et de nombreuses ouvrières deviennent pourvoyeuses. Dans un nid comportant une boîte extérieure où se trouve la nourriture les Fourmis sortent plus difficilement et les pourvoyeuses sont moins nombreuses et plus spécialisées,

Le comportement trophallactique apparaît comme un aspect particulier du comportement alimentaire et de la division du travail. Il n'a pas la signification mythique d'explication globale du comportement social qu'on lui a accordé longtemps. On pense qu'il faut aborder la vie sociale à travers le rôle de l'individu et c'est ce qui a été fait dans ce travail. La structure sociale d'une espèce correspond à un certain niveau de phylogénèse. Les comportements de soins au couvain ont peu évolué alors que les comportements d'approvisionnement sont très variables selon les espèces. L'expérience précoce et les interactions sociales permettent de moduler l'expression de ces comportements au niveau de chaque individu. Le comportement de soins au couvain n'est pas présent à l'éclosion de l'adulte il est donc soumis aux effets de l'expérience précoce. L'ontogénèse du comportement de pourvoyeuses est beaucoup plus longue et encore plus sensible à tous les facteurs du milieu, de pression sociale, d'expérience individuelle. Les facteurs peuvent d'ailleurs interagir entre eux et aussi avec des facteurs endogènes. Ainsi par exemple une même expérience n'aura pas le même effet sur deux Fourmis : l'une deviendra nourrice et l'autre pourvoyeuse. Chaque individu s'intègre dans la structure sociale d'une manière qui lui est particulière, il n'y a pas d'individus robots interchangeables.