

EFFET DE LA DISTANCE SUR LE RECRUTEMENT ALIMENTAIRE CHEZ LA FOURMI *LASIVS NIGER* (L.)

Devigne Cédric et Detrain Claire*

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire C.P. 160/12. Université Libre de
Bruxelles. 50, avenue F.D. Roosevelt. 1050, Bruxelles, Belgique.*

** Chercheur qualifié au Fonds National de la Recherche Scientifique*

Résumé : Un choix entre deux sources de nourriture disposées simultanément mais à des distances au nid différentes est proposé à des colonies de *Lasius niger*. Leur dynamique de recrutement est influencée par ces distances mais les différences observées, essentiellement entre les dispositifs 30/30cm et 30/120cm, s'estompent vers la fin du recrutement.

Lorsque les sources sont placées, l'une à 30 cm et l'autre à 120 cm du nid, les colonies sont capables de sélectionner la plus proche. Pour de petites différences de distances, l'adaptation de la réponse de la colonie se traduit non par une sélection marquée de la branche courte mais plutôt par une diminution des "erreurs" de sélection de la branche longue.

Quel que soit le dispositif expérimental, la sélection de la source proche se fait dès les premières étapes du recrutement et se maintient durant toute l'heure d'observation.

Mots clés : distance, prise de décision collective, fourragement, *Lasius niger*.

Summary : Effect of distance on food recruitment in the ant *Lasius niger*.

A choice between two food sources simultaneously available at different distances from the nest was proposed to colonies of *Lasius niger*. Their recruitment dynamic was influenced by these distances and differed between 30/30cm and 30/120cm experiments, though these differences decreased at the end of the experiments.

When the two food sources were put at 30 cm and at 120 cm, the colonies were able to select the nearest one. For smaller differences (30/33 and 30/60cm), the colony did not adapt its strategy by a marked selection of closer food sources but rather by a decrease in the number of "wrong" choices of the remote food source.

Whatever the experimental set-up, the selection of the nearest source was already made during the first fifteen minutes and was maintained throughout the one-hour observation period.

Key-words : distance, collective decision making, foraging, *Lasius niger*.

INTRODUCTION

Les stratégies de récolte, développées par une fourmilière, peuvent varier en fonction, non seulement, des caractéristiques de la colonie et de la nourriture, mais également, de l'environnement. Ainsi, la capacité pour une colonie d'"évaluer" la distance qui la sépare d'une source de nourriture et, le cas échéant, de sélectionner la source la plus proche est importante pour plusieurs raisons. L'exploitation d'une source proche située dans un territoire bien connu par les fourmis permet de limiter les risques de prédation et de compétition avec d'autres ouvrières de colonies voisines. De plus, le coût, en temps et en énergie, lié aux trajets et aux transports de nourriture est également réduit si la source est proche du nid.

Peu d'études ont montré comment la distance entre les sources de nourriture et le nid influence les décisions collectives et individuelles des fourmis. Chez *Solenopsis geminata* et *Pogonomyrmex occidentalis*, les fourrageuses recrutent plus d'ouvrières vers des sources plus proches du nid (Taylor, 1977). De plus, chez *Solenopsis geminata*, la continuité de la piste déposée par chaque fourmi diminue avec l'augmentation de la distance entre la source et le nid (Hangartner, 1969). De même, quand la distance augmente, les fourrageuses de *Paraponera clavata* ont une probabilité plus faible de recruter des congénères et moins d'ouvrières sont recrutées (Fewell *et al*, 1992). Chez *Lasius niger*, des études précédentes ont montré que les colonies étaient capables de sélectionner le chemin le plus court pour aller exploiter une source unique d'alimentation (Beckers *et al*, 1992). Par ailleurs, il est fréquent que plusieurs colonies de pucerons se trouvent aux abords d'une même fourmilière (Pontin, 1958; Sakata, 1994). C'est pourquoi, nous avons voulu vérifier si une colonie de *Lasius niger* confrontée à deux sources de sucre identiques était capable de sélectionner la plus proche. Nous nous sommes interrogés sur la sensibilité et le pouvoir de discrimination d'une fourmilière pour une gamme de distance s'étendant de 30 à 120 cm.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des colonies de 500 à 1000 individus sont élevées dans des nids de Janet (20 x 20 cm) comportant une zone d'humidification. Les nids sont installés dans un bac en plastique (48 x 34 x 7.5 cm) dans une pièce maintenue à $23^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}$.

Lors des expériences, les colonies sont confrontées à deux sources identiques (1,5ml de solution sucrée 1M) mais placées à des distances différentes du nid. Ces sources sont accessibles par un pont en Y à deux branches qui relie le nid aux deux aires de récolte distinctes. Le pont possède une branche de référence de 30 cm, la seconde branche mesurant 30, 33, 60 ou 120 cm. Les différents dispositifs sont présentés aux colonies dans un ordre aléatoire. Pour éviter tout biais dû à une orientation préférentielle des fourmis vers des repères visuels (Gérard, 1987), le dispositif est entouré d'une paroi de polystyrène de 50 cm de hauteur. Lors d'expériences successives sur un même nid, la position de la branche longue du pont est inversée pour qu'une mémorisation spatiale du dispositif par les fourmis soit impossible.

Lors de chaque expérience, les colonies sont privées de nourriture pendant 4 jours. A la fin du troisième jour de jeûne, le pont bifide est mis en place permettant à la colonie d'explorer les deux aires de récolte. Le quatrième jour de jeûne, les deux sources

de solution sucrée sont déposées dans chaque aire. La dynamique de recrutement est obtenue grâce à l'enregistrement vidéo des comportements des ouvrières sur le pont pendant les 15 minutes qui précèdent et pendant l'heure qui suit le dépôt des sources. Les flux de sortie de fourmis et les choix d'une piste à l'embranchement sont quantifiés.

RESULTATS

Dynamique de recrutement :

Un quart d'heure avant le recrutement, le flux moyen total de fourmis allant aux sources est semblable pour tous les dispositifs (Fig. 1, de l'ordre de 20 fourmis par 5 minutes).

Dans les 15 premières minutes qui suivent le dépôt des sources, on constate une croissance rapide du flux de fourmis se dirigeant vers les aires de récolte. La valeur maximale du flux moyen atteinte est significativement différente selon les dispositifs (Fig.1; Kruskal-Wallis, $p=0,02$). Cette différence se situe entre le pont 30/120cm et le pont 30/30 (Test de Dunn, $p<0,05$).

Ensuite, le flux de fourmis se stabilise à des valeurs situées entre 50 et 100 fourmis par 5 minutes selon les dispositifs (Fig. 1). L'exploitation a atteint son état de régime.

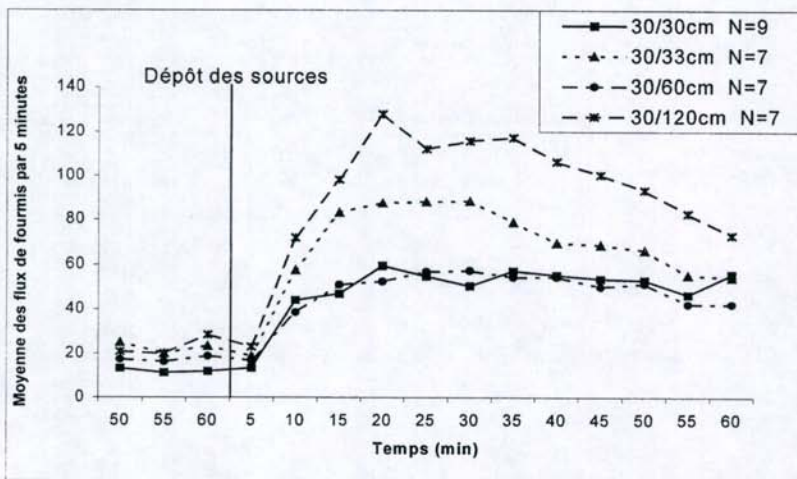


Figure 1 : Flux moyen de fourmis allant du nid vers les sources par période de 5 minutes.

Figure 1 : Average flows of ants going from the nest to the food sources during 5 minutes periods.

Dans le dernier quart d'heure de recrutement, la différence entre les flux moyens de fourmis selon les dispositifs s'atténue. Cette différence est néanmoins significative (Fig. 1, Kruskal-Wallis, $p=0,026$) et se situe entre les dispositifs 30/120 et 30/30cm (Dunn, $p<0,05$).

On note que ces faibles différences de flux moyens de fourmis (\pm écart type) à la fin de l'heure d'observation disparaissent complètement lorsque l'on augmente le nombre d'expériences. Ainsi, les flux moyens de fourmis dans le dernier quart d'heure sont de 170 (\pm 104 ; N=25) pour le pont 30/30cm, 155 (\pm 118 ; N=22) pour le pont 30/33cm, 210 (\pm 159 ; N=18) pour le pont 30/60cm et 257 (\pm 165 ; N=19) pour le pont 30/120cm (Kruskal-Wallis, $p>0.05$).

Choix préférentiel d'une branche :

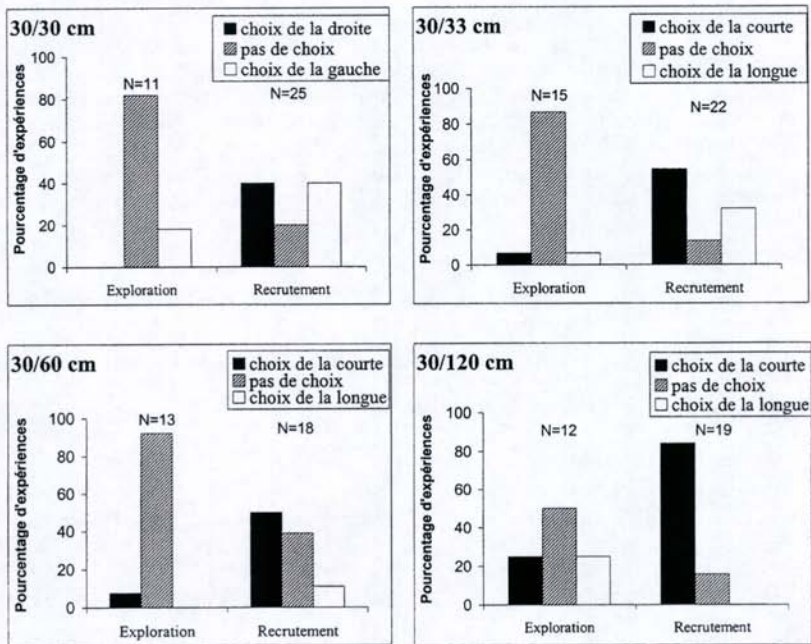


Figure 2 : Choix des colonies à l'exploration et au recrutement. Une branche est considérée comme choisie lorsque la proportion du flux de fourmis sur chaque branche du pont, pendant le dernier quart d'heure, diffère du hasard (test binomial).

Figure 2 : Colonies choices between 2 food sources during exploration and food recruitment. A branch was considered to be chosen by the colony when the proportion of ants' flow on each branch (measured during the last quarter of an hour of experiment) differed from randomness (binomial test).

La période d'exploration, juste avant le recrutement, montre, pour les dispositifs 30/30, 30/33 et 30/60cm, une proportion statistiquement plus élevée de non-choix que de choix d'une des branches (Fig.2; Test binomial, $p < 0,05$). Après une exploration du pont pendant 20 heures, les fourmis se répartissent donc, de façon équivalente, sur les deux branches de ces dispositifs.

Par contre, pour les ponts 30/120cm, les fourmis ont plus tendance à se concentrer sur une des branches (8 expériences sur 15). Cependant, ce choix n'est pas systématiquement dirigé vers la même branche des ponts (courte ou longue) (Test binomial, $p > 0,05$).

Après le dépôt des sources, le recrutement des ouvrières vers les aires de récolte s'accompagne d'une bifurcation de l'activité de fourragement des fourmis sur l'une des branches des ponts 30/30cm sans orientation préférentielle vers la gauche ou vers la droite (Fig. 2; Test binomial, $p > 0,05$). Bien que non significative, une tendance à focaliser les ouvrières vers la source proche se dessine pour de faibles différences de distance (ponts 30/33 et 30/60cm). En effet, les "erreurs" de sélection de la branche longue sont moins fréquentes dans le dispositif 30/60cm que dans le dispositif 30/33cm (Fig. 2; 11,1% vs 31.8% respectivement; Test exact de Fisher, $p > 0,05$). Enfin, la sélection de la branche courte est significativement plus fréquente que celle de la branche longue dans le dispositif 30/120cm (Fig. 2, Test binomial, $p < 0,001$).

Dans les expériences où s'effectue la sélection de la branche courte à la fin de l'heure d'observation, cette préférence est, le plus souvent, marquée dès le premier quart d'heure (Tab. 1). Ainsi, quel que soit le dispositif, la colonie est capable de sélectionner la source proche dès les premières étapes du recrutement.

	30/33cm	30/60cm	30/120cm
% d'expériences où il y a sélection de la branche courte dès le premier quart d'heure	75% ($N_c=12$)	100% ($N_c=9$)	81.25% ($N_c=16$)
% d'expériences où il y a ré-orientation des ouvrières	20% ($N_l=5$)	60% ($N_l=5$)	100% ($N_l=3$)

Tableau 1 : Précocité de la sélection de la branche courte et proportion de ré-orientation après un choix de la branche longue (N_c : nombre d'expériences où la branche courte est sélectionnée pendant le dernier quart d'heure. N_l : Nombre d'expériences où la branche longue est sélectionnée pendant le premier quart d'heure). Une ré-orientation est le passage d'un choix de la branche longue soit vers un équilibre des flux sur les 2 branches du pont, soit vers un choix de la branche courte.

Table 1 : Earliness of short branch selection and proportion of re-orientation after a first choice of the long branch (N_c : number of experiments where the short branch was selected during the last 15 minutes. N_l : number of experiments where the long branch was selected during the first 15 minutes). A re-orientation is a shift from a long branch choice towards either an equilibrium of flows on both branches or a choice of the shorter branch.

On observe, cependant, que les colonies ayant choisi dans un premier temps la branche longue, sont capables de réorienter leur effort de fourragement vers la source proche, principalement pour de grandes différences de distance entre les sources et le

nid (ponts 30/60 et 30/120cm). En effet, plus de 60% des expériences montrant le choix de la branche longue durant le premier quart d'heure n'ont plus cette sélection dans le dernier quart d'heure de recrutement (Tab 1).

DISCUSSION

Lors de l'exploration juste avant le recrutement, quel que soit le dispositif, 30/30, 30/33 et 30/60cm, les fourmis se répartissent de façon uniforme sur les deux branches du pont ; la proportion de non-choix est plus grande que la proportion de sélection. Cependant, on note des bifurcations plus fréquentes de l'activité de fourragement des fourmis vers une branche quand la différence de distance entre les deux branches est grande (dispositif 30/120cm). Cette exploration préférentielle s'effectue indifféremment vers la branche courte ou longue. L'existence de telles bifurcations pourrait résulter d'un marquage territorial, chez *Lasius niger* lors de l'exploration. Il serait le fait d'hydrocarbures cuticulaires au niveau des pattes (Yamaoka et Akino, 1994).

Quant au recrutement proprement dit, des expériences précédentes ont montré que les sociétés de fourmis sont capables d'élaborer des stratégies de récolte de nourriture adaptées en fonction de la qualité de la source. La stratégie d'une colonie ne sera pas la même face à une grosse proie intransportable par une seule ouvrière et face à une proie transportable (*Pheidole pallidula*, Detrain et Deneubourg, 1997). Chez *Myrmica scabrinodis*, un recrutement ne sera pas initié si la source est de l'eau alors qu'il y en aura un pour l'exploitation d'eau sucrée (Cammaerts, 1980). Confrontées à un choix binaire entre une source riche et une source pauvre, les colonies de *Lasius niger* ou de *Myrmica sabuleti* sont capables de sélectionner la source riche (Beckers *et al*, 1990; de Biseau *et al*, 1991a, b). Nos résultats montrent que les colonies de *Lasius niger* sont également capables d'adapter leur stratégie alimentaire à la distance au nid des sources de nourriture.

La dynamique de recrutement diffère en fonction de la distance, principalement entre le pont 30/120cm et le pont 30/30cm. Les flux maximaux de fourmis sur le pont 30/120cm sont plus importants que sur les autres dispositifs mais ces différences s'estompent en fin d'expérience.

Quant au choix collectif des fourmilières, elles exploitent, quasiment systématiquement, une source située à 30 cm plutôt qu'une source à 120 cm disposée au même moment. Pour de plus petites différences de distance, une tendance se dessine vers l'exploitation des sources proches plus fréquentes quand le rapport des distances augmente. Quand il y a sélection de la branche courte, celle-ci s'effectue le plus souvent en un quart d'heure et se maintient durant toute l'heure d'observation. Nous avons observé que pour les grandes différences de distance (dispositifs 30/60cm et 30/120cm), un "mauvais" choix de la branche longue au départ pouvait être corrigé avec le temps. Ainsi, une ré-orientation de l'activité de fourragement pourrait s'opérer pendant le recrutement soit vers la branche courte soit vers une distribution symétrique du flux sur les deux branches. A cet égard, la proportion importante de non-choix obtenue lors des expériences réalisées sur un pont 30/60cm pourrait refléter la phase de transition du choix de la source éloignée vers celui de la source proche. La vérification de cette hypothèse nécessitera d'augmenter la durée d'observation du recrutement lors des expériences 30/60cm.

Ce travail montre que, collectivement, les sociétés de *Lasius niger* sont capables de discriminer des différences de distances inférieures au mètre et de sélectionner les sources les plus proches. La prochaine étape sera d'étudier les mécanismes sous-jacents à ce choix adaptatif par une mesure comparative des temps d'exploitation ou encore de l'intensité du dépôt de piste individuel des fourmis en fonction de la distance au nid.

REMERCIEMENTS

Cette recherche a bénéficié du soutien du Fonds National belge de la Recherche Scientifique (projet FRFC n°: 2451393F). Cédric Devigne remercie le F.N.R.S. pour son soutien financier à l'occasion du colloque.

REFERENCES

- Beckers R., J.L. Deneubourg, S. Goss and J.M. Pasteels, 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux* 37(3) : 258-267.
- Beckers R., J.L. Deneubourg and S. Goss, 1992. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *Journal of theoretical biology* 159 : 397-415.
- Cammaerts M.C. , 1980. Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis* (Formicidae). *Insectes Sociaux* 27(4) : 328-342.
- de Biseau J.C., J.L. Deneubourg et J.M. Pasteels, 1991a. Du recrutement alimentaire aux décisions collectives : l'exemple de *Myrmica Sabuleti*. *Actes des colloques Insectes Sociaux* 7 : 35-42.
- de Biseau J.C., J.L. Deneubourg and J.M. Pasteels, 1991b. Collective flexibility during mass recruitment in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche* 98(4) : 323-336.
- Detrain C. and J.L. Deneubourg, 1997. Scavenging by *Pheidole pallidula* : a key for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behaviour* 53 : 537-547.
- Fewell J.H., J.F. Harrison, T.M. Stiller and M.D. Breed, 1992. Distance effects on resource profitability and recruitment in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Oecologia* 92 : 542-547
- Gérard V., 1987. L'orientation visuelle et chimique chez la fourmi *Lasius niger* (L). *Mémoire de licence*, Université Libre de Bruxelles. pp 79
- Hangartner W., 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 62 : 111-120.
- Pontin A.J., 1958. A preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius* (Hym. Formicidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 94 : 9-11.
- Sakata H., 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Researches on Population Ecology* 36(1) : 45-51.
- Taylor F., 1977. Foraging behavior of ants : Experiments with two species of Myrmecine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2 : 147-168.
- Yamaoka R. and T. Akino, 1994. Ecological importance of cuticular hydrocarbons secreted from the tarsus of ants. In: *Les insectes sociaux - 12ème Congrès Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux UIEIS Paris, Sorbonne, 21-27 août 1994*. (A. Lenoir, G. Arnold, M. Lepage, eds), pp 583. Pub. Université Paris-Nord.