

MODALITES D'EXPLOITATION DES RESSOURCES DU MILIEU

PAR LES INSECTES SOCIAUX TERRICOLES

par

J. LEVIEUX et A. LENOIR

Les principales caractéristiques expliquant le succès des espèces sympatriques d'insectes sociaux terricoles lors de l'exploitation des ressources du milieu incluent d'abord la complémentarité de leurs régimes alimentaires, de leurs distributions spatiales et de la répartition temporelle de leurs phases d'activité. On constate aussi une grande variabilité des comportements de prospection à l'échelle de l'individu comme à celle de la société.

**A review of some strategies in resource utilization
by the sympatric species of soil inhabiting social insects.**

The success of soil inhabiting social insects when exploiting food resources can be partially explained by the complementarity of their alimentary diet and their behavioural characteristics. In most places, there exists a spatial and a diel distribution of the feeding activities of the different species. Moreover, the species display different types of adaptations at both the colony and individual levels in relation to the physical and biological particularities of their environment.

Tout organisme vivant s'insère dans l'espace qui l'entoure pour s'y abriter, s'y reproduire et tenter d'en tirer les ressources nécessaires à sa subsistance. On constate par suite chez les animaux la mise en oeuvre de procédés variés permettant d'atteindre ces objectifs. Chez les espèces où une structure sociale existe, la plasticité comportementale des individus s'ajoute aux effectifs mis en jeu pour ouvrir l'éventail des techniques utilisées, facilitant ainsi l'exploitation des ressources existantes dans l'espace environnant. Ceci explique pour une part l'immense succès des invertébrés sociaux dans leur conquête des écosystèmes terrestres et rend compte de leur abondance dans le monde tropical.

On tente d'expliquer les causes de ce succès depuis le XIX^{ème} siècle. Pour ce faire, les chercheurs s'efforcent de décrypter les mécanismes expliquant le fonctionnement des systèmes sociaux, posant au préalable devant la variété des faits examinés quelques questions fondamentales: qu'entend-t-on au juste par "fait social"? Quels sont les critères définissant au mieux la notion de "société"?

Les termes "sociaux" ou "organisation sociale" recouvrent souvent des concepts différents selon que leur utilisateur est sociologue ou biologiste de formation. Même entre zoologistes, la signification du mot s'élargit plus ou moins suivant que l'auteur est spécialiste de vertébrés ou entomologiste (HEDIGER, 1964).

Quel est tout d'abord la causalité du "fait social"?

P.P.Grasse (1952), tentant de définir dans un Colloque du C.N.R.S. devenu classique, les causalités des groupements sociaux insiste sur le rôle fondamental joué par l'attraction intermutuelle entre partenaires d'un même groupe. Cette attraction serait indépendante de la sexualité ou du comportement familial. Cette opinion peut être nuancée (KALMUS, 1965). Il n'en demeure pas moins que l'attraction interindividuelle permet le fonctionnement des sociétés, par exemple, chez les insectes où de nombreux individus de petite taille communiquent entre eux grâce à un système élaboré de messages tactiles, olfactifs, visuels ou auditifs. On sait par exemple depuis une trentaine d'années le rôle fondamental joué par diverses substances chimiques tant dans la cohésion de la société (hydrocarbures cuticulaires, HOWARD *et al.*, 1982; JAFFE & MARCUSE, 1983; CLEMENT *et al.*, 1985) que dans l'échange de signaux facilitant l'accès aux sources de nourriture (WILSON, 1962; BLUM, 1966).

Une certaine ambiguïté a longtemps régné dans la définition des critères d'identification d'une société. La socialisation vraie n'apparaît pas de facto; divers modes d'association entre individus peuvent exister qui conduisent progressivement à la socialisation dans un même groupe zoologique et l'on peut regrouper les espèces existantes selon leur degré plus ou moins poussé d'intégration (LE MASNE, 1952; WILSON, 1971). Il existe à ce sujet diverses classifications séparant par degrés les formes solitaires des formes vraiment sociales (MICHENER, 1969; WILSON, 1971; LIN & MICHENER, 1972). Les tendances sociales semblent s'être manifestées de façon indépendante chez des espèces appartenant à divers phylums individualisés à des époques géologiques différentes. Les Termites, Isoptères proches des Blattes avec lesquelles ils partagent plusieurs caractères anatomiques et physiologiques, par exemple dans le domaine glandulaire (BROSSUT, 1974 et 1975), sont connus du paléozoïque. Ils y constituent déjà un groupe séparé dont la socialisation semble manifeste au Trias (EMERSON, 1955 et 1971). Les Aculéates sont connus du Crétacé inférieur (*Formicidae*: WILSON, CARPENTER & BROWN, 1976 a et b). Les sédiments tertiaires nous fournissent de nombreux fossiles d'espèces sociales fort proches des actuelles: *Eumenidae* à l'Eocène (EVANS, 1973). *Apidae* et *Vespidae* à l'Oligocène supérieur (COCKERELL, 1907; BEQUAERT, 1929 et 1930), etc... On s'accorde aujourd'hui à reconnaître la présence d'une société lorsque trois critères sont simultanément réunis: le chevauchement des générations, la coopération dans l'élevage des jeunes et la division fonctionnelle des activités (WILSON, 1971).

Grâce au regroupement des individus, on note l'apparition chez les espèces sociales de modes particuliers d'utilisation de l'espace. Les succès des Insectes Sociaux leur ayant permis la conquête de tous les milieux terrestres, des stratégies différentes vont naître selon

que l'espèce considérée est terricole, arboricole ou utilise la voie aérienne. Nous nous limiterons dans les pages qui suivent à exposer quelques cas d'utilisation de l'espace chez les insectes terrestres laissant à d'autres le soin de décrire les techniques mises en oeuvre chez des espèces aériennes (Mme PHAM-DELEGUE, ce volume).

L'utilisation raisonnée de l'espace est impérative dans l'accomplissement d'au moins deux fonctions physiologiques essentielles: la nutrition qui impose la prospection au cours du temps de volumes plus ou moins étendus recelant les indispensables ressources alimentaires, la reproduction qui nécessite durant un délai plus ou moins long l'existence d'un site stable, le nid, autorisant l'élevage des jeunes. On est frappé, en étudiant le fonctionnement des sociétés d'insectes, des adaptations remarquables que ceux-ci adoptent dans la réalisation de ces fonctions tant par le jeu de leurs distributions dans l'espace, par l'ingéniosité des procédés de collecte utilisés que par la variété des procédés de communication permettant l'accomplissement de ces tâches.

1.- Modes d'exploitation de la biomasse

Si la nécessité de trouver l'énergie nécessaire à la reproduction de l'espèce dans l'environnement du nid n'est pas propre aux Invertébrés sociaux, ces espèces utilisent cependant des techniques originales leur facilitant la collecte de la nourriture. L'énergie nécessaire à la vie de la société peut d'ailleurs être d'origine variée. Les informations que l'on possède en ce domaine sont particulièrement détaillées en ce qui concerne les fourmis.

Chez les fourmis, tous les régimes alimentaires sont rencontrés depuis le régime étroit frôlant la monophagie jusqu'aux omnivores consommant un spectre étendu de substances (HUBER, 1810; WHEELER, 1910; WELLENSTEIN, 1954, 1957 et 1965; GÖSSWALD & KLOFT, 1956; BRUNS, 1958; DELAGE-DARCHEN, 1968; MARTIN *et al.*, 1969; MARTIN & MARTIN, 1970; LEVIEUX, 1971, 1972 et 1976; LEPAGE, 1974; LONGHURST *et al.*, 1979; LONGHURST & HOWSE, 1979; CHERIX, 1981; DEJEAN, 1982).

Le comportement social permet le passage de la prospection individuelle à la chasse collective coordonnée. En relation avec la plus grande quantité d'individus à nourrir, on augmente les chances d'une collecte plus abondante. On est d'ailleurs toujours étonné, lorsqu'on tente de chiffrer l'impact quantitatif des populations d'insectes sociaux sur leur milieu, de l'importance des prélèvements effectués. En effet, les besoins énergétiques sont à priori réduits chez ces hétérothermes de petite taille où la consommation larvaire représente la fraction dominante du budget énergétique (NIELSEN, 1970; NIELSEN & JENSEN, 1977; JENSEN, 1978 a et b); chez *Myrmica rubra* la seule production larvaire correspond à 75% de la productivité annuelle totale (BRIAN, 1973). A Fété-Olé, au Sénégal, les 5.10^5 individus composant en moyenne la population d'une termitière de *Bellicositermes bellicosus* consomment au minimum 6,5 Kg de végétal mort par hectare et par an (LEPAGE, op.cit.). Exprimée en g/jour/g de termite sec, les consommations journalières s'élèvent à 0,114 g chez *Kalotermes flavicollis* (SEIFERT, 1962), 0,03 g/jour/individu chez *Trinervitermes* (JOSENS, comm.pers.) etc... La quantité d'herbes prélevées par hectare et par an s'élève à plus de 85 kg c'est à dire 10% environ de...

biomasse herbacée annuelle totale. Au Kenya, l'impact total du aux *Macrotermittinae* varie de 800 à 1500 kg/ha/an (LEPAGE, 1981b).

Comment opèrent ces insectes pour se procurer des ressources aussi diversifiées ? La spéciation se traduit d'abord par une répartition des tâches dans l'espace comme dans le temps.

Chez les fourmis de savane, par exemple, il semble exister une certaine corrélation entre spécialisation du régime et étroitesse de la stratification. Ainsi, bien de endogés à régime strict limitent leurs prospections au sol (0 - 50 cm) (*Amblyopone*, *Centromyrmex*, *Discothyrea*...). Des terricoles à régime étroit comme *Megaponera foetens* ou *Leptogenys guineensis* ne chassent exclusivement qu'à la surface du sol. A l'inverse, les diversifications des régimes alimentaires sont positivement corrélées avec un élargissement de la stratification: le terricole *Paltothyreus tarsatus* au régime plus varié exploite des ressources dans le sol comme à sa surface et s'aventure rarement dans la végétation. Un terricole omnivore tel *Camponotus acvapimensis* prospecte du sol au sommet des arbres (LEVIEUX, 1972). On distingue là différents types de répartition verticale qui permettent une exploitation optimale des ressources locales.

Il en est de même dans l'espace horizontal où bien des stratégies sont possibles. Certains terricoles comme *Tapinoma erraticum* chassent d'abord à la verticale de leur nid; ils exploitent l'espace en tous sens à partir de son entrée sans choisir de directions préférentielles (LACHAUME & MEUDEC, ce volume). Lorsque le milieu est homogène sur de grandes étendues d'autres fourmis peuvent prospecter à un moment donné une ou plusieurs aires de chasse dont les emplacements varient au cours du temps en fonction, semble-t-il, de la quantité de nourriture collectée (*Pheidole sculpturata*, *Tetramorium sericeiventre*...). La surface de ces aires, qualifiées d'"aires réelles de chasse" varie relativement peu. Comme leur emplacement est modifié selon l'heure ou la saison, l'ordre de grandeur de la surface potentiellement exploitable est sensiblement égale à celle d'un cercle dont le rayon correspond à la distance de déplacement maximale des ouvrières. C'est souvent le cas en savane. Cette distance est parfois importante pour des insectes de petite taille: 200 à 250 m chez *Eciton burchelli* (SCHNEIRLA, 1957), 150 à 200 m chez *Anomma nigricans* (LEROUX, 1982).

Lorsque le milieu devient hétérogène, les chasseresses se dirigent surtout vers les sites recelant la nourriture. Il existe chez certaines espèces une utilisation préférentielle de certains trajets par certaines ouvrière; par exemple chez *Neoponera apicalis* (FRESNEAU, 1985) ou *Lasius fuliginosus* (BOIDRON, 1979).

Chez les Termites, la surface prospectée par les fourrageurs d'une société donnée varie considérablement avec l'espèce: 12,5 m² chez *Heiterotermes aureus* (HAVERTY *et al.*, 1975), 92 m² pour *Hodotermes mossambicus* (NEL, 1969). *Coptotermes brunneus* contrôlerait 8210 m² (GREAVES, 1962). L'affouragement d'une société de *Trinervitermes geminatus* sur 737 m² correspond à la consommation de plus de 3% de la production primaire nette (OHIUAGU, 1979). Certains *Macrotermittinae* enlèveraient jusqu'à 23% de la production annuelle de litère (COLLINS, 1981).

La surface et la position des aires prospectées par les insectes sociaux peuvent fluctuer dans le temps; elles se superposent cependant fort rarement (GREAVES, 1962; LEVIEUX, 1971). Il existe fréquemment une bande neutre séparant deux aires voisines prospectées par deux espèces différentes. Leurs frontières peuvent parfois venir au contact. Cependant, la compétition directe est la plupart du temps évitée par déplacements progressifs de ces aires vers une autre partie de l'espace délaissée jusqu'alors (ELTON, 1932; NEL, 1968; BRIAN *et al.*, 1965; WILSON *et al.*, 1971). Dans certains cas, il existerait une rotation progressive de la position des aires autour du nid en fonction de la quantité de graines présentes (BERNSTEIN, 1975 et 1979; BERNSTEIN & GOBBEL, 1979).

Ainsi, l'exploitation simultanée d'aires de surfaces différentes étagées en hauteur et situées à des distances variables du nid permet-elle la prospection systématique des potentialités du milieu tout en diminuant la compétition potentielle entre espèces sympatriques.

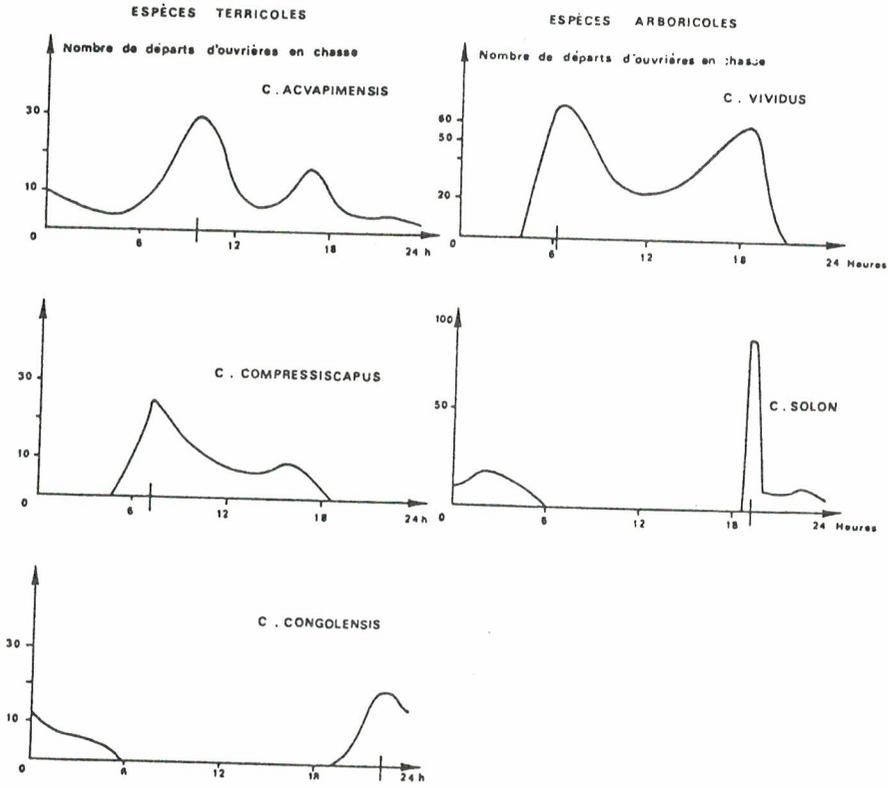
Ceci conduit à poser le problème de la territorialité chez les insectes sociaux (HÖLDOBLER & LUMSDEN, 1980). On considèrerait traditionnellement que chez ces Arthropodes le territoire vrai est limité au nid. Ce point de vue est discuté depuis longtemps surtout lorsqu'on compare avec les Vertébrés (BOURLIERE, 1952; BARONI URBANI, 1979). Ce dernier auteur est convaincu que plusieurs fourmis comme *Atta* ou *Pogonomyrmex* manifestent un comportement territorial assez comparable à ceux observés chez les vertébrés. Certains *Myrmica* et *Tapinoma* européens sont typiquement territoriaux (de VROEY, 1979; LACHAUME & MEUDEEC, ce volume). Lorsque l'analyse est poussée plus avant comme l'a fait D. DAVIDSON sur les guildes de granivores vivant dans les déserts de l'Arizona et du Nouveau Mexique, on constate que l'organisation fonctionnelle des guildes conduit à dépasser les limites strictes de ce problème pour y introduire divers paramètres explicatifs comme la densité des graines en fonction du temps, les particularités de l'exploitation spécifique, etc... (BROWN & DAVIDSON, 1977; DAVIDSON, 1977 a et b; DAVIDSON *et al.*, 1980).

Il semble au total que, chez les fourmis tout au moins, tous les cas soient possibles depuis les espèces manifestant une territorialité caractérisée jusqu'à celles, comme *Paltothyreus tarsatus* et *Pheidole sculpturata* dont les ouvrières exploitent simultanément la même graine, qui manifestent une indifférence relative absolue.

On ne saurait étudier l'exploitation des ressources disposées sur une aire donnée, sans examiner l'influence des fluctuations liées au temps.

Chez *Trinevitermes geminatus* au Nigeria par exemple l'affouagement prend place surtout en saison sèche. Il se déroule durant des phases de deux à quatre heures situées à l'aurore et au crépuscule. La température et l'humidité relative de l'air jouent un rôle important dans la régulation de ces périodes d'activités (OHIAGU, 1979). Pour BUXTON (1981) la période d'activité de plusieurs espèces de termites au Kenya est maximale en saison des pluies; il existerait une bonne corrélation entre l'augmentation du nombre d'espèces prospectant et l'intensité des pluies. Chez les *Macrotermittinae*, il y aurait coïncidence entre cycle annuel de reproduction et cycle...

Fig.1. : Comparaison des cycles journaliers d'activité de cinq espèces de *Camponotus* tropicaux dans une savane de Côte d'Ivoire.



ESPÈCES TERRICOLES

ESPÈCES ARBORICOLES

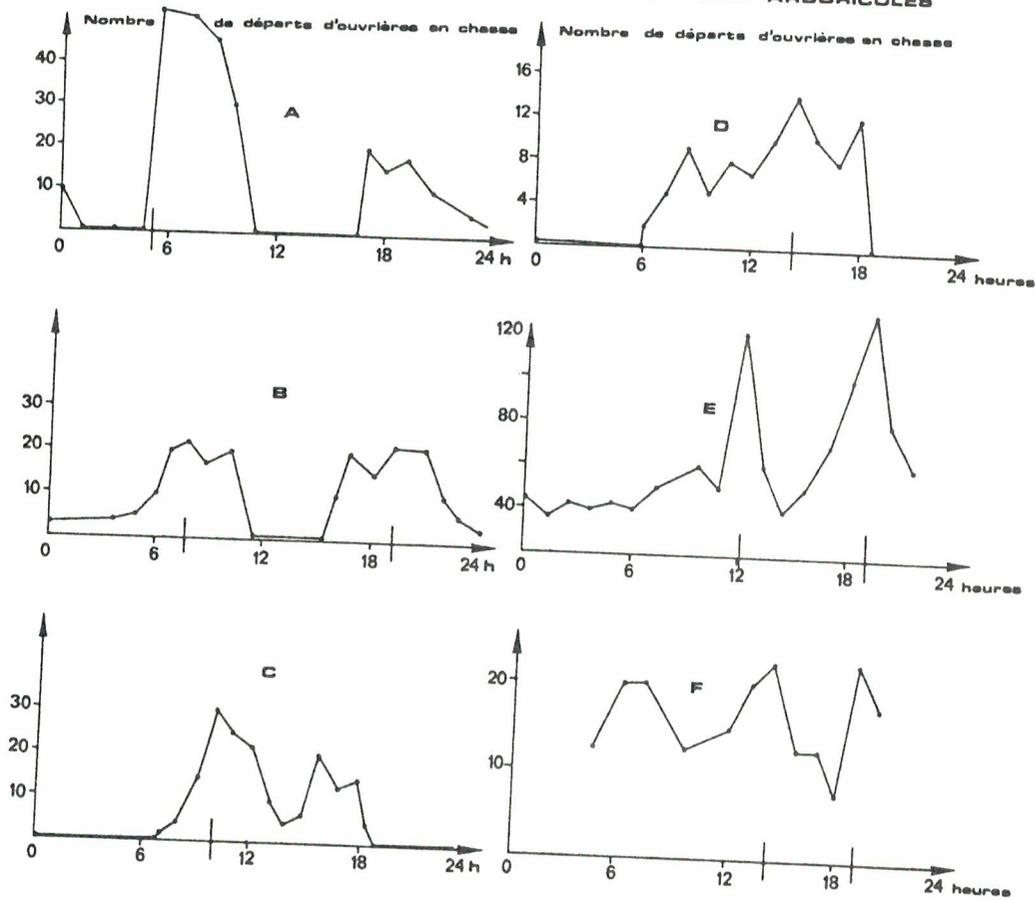


Fig.2 : Comparaison des cycles journaliers d'activité de six espèces de Fourmis de Côte d'Ivoire.

-terricoles:

- A: *Paltothyreus tarsatus*
 B: *Pheidole sculpturata*
 C: *Tetramorium sericeiventre*

-arboricoles:

- D: *Platythyrea conradti*
 E: *Atopomyrmex macquerysi*
 F: *Oecophylla longinoda*

(LEPAGE, 1981). Pour certains auteurs, le contrôle de ces activités serait surtout exogène, dû à la température et à l'humidité ambiante (HAVERTY *et al.*, 1974). Nos propres observations sur les fourmis conduiraient plutôt à penser que ces paramètres externes modulent simplement des activités induites par un facteur endogène spécifique (LEVIEUX, non publié).

La répartition des activités de prospections est très nette lors de chaque nyctémère. Au Kenya, les termites récoltent surtout durant la nuit ou exceptionnellement de jour lorsque le ciel est couvert (LEPAGE, 1974 a et b). Chez les fourmis de savane, bien des cas sont rencontrés depuis l'espèce typiquement nocturne (*Camponotus solon*, *C. congolensis*) jusqu'à celle qui n'opère que de jour (*Tetramorium sericeiventre*) avec bien des intermédiaires (*Paltothyreus tarsatus*, *Pheidole sculpturata*, *Camponotus acvapimensis* etc...).

Les fluctuations journalières des cycles d'activité étant propre à toute espèce animale, il est intéressant d'analyser les distributions journalières des cycles d'espèces peuplant une même biocoenose (Fig.1 et fig.2) (LEVIEUX, 1976). On constate alors que les pics d'activité des espèces les plus communes coïncident bien rarement. Ces décalages dans le temps des effectifs importants d'ouvrières susceptibles de consommer les mêmes ressources conduisent à une limitation de fait de la compétition. Ceci est encore plus net lorsqu'il s'agit d'espèces congénériques entre lesquelles l'agressivité est plus marquée qu'entre espèces hétérogénériques.

Ainsi, les insectes sociaux terricoles utilisent-ils conjointement ou séparément tant la séparation spatiale que temporelle des aires prospectées dans un plan horizontal ou vertical. Ceci diminue la compétition entre sociétés voisines consommant des régimes analogues. Il s'y ajoute dans bien des cas une spécialisation plus ou moins poussée du régime. Aussi la totalité des ressources utilisables dans un milieu donné est-elle potentiellement exploitable par ces insectes.

II.- Aspects comportementaux de l'exploitation du milieu

L'une des causes du succès des insectes sociaux est l'existence de castes c'est-à-dire de groupes d'individus spécialisés pendant une certaine période de temps dans une tâche ou un rôle déterminé. On définira un rôle comme un pattern de comportement qui apparaît systématiquement dans une espèce donnée. Cette différenciation comportementale entre catégories d'individus à l'intérieur d'une société, appelée polyéthisme, est basée sur le sexe, l'âge ou un polymorphisme de taille. Chez les insectes sociaux le polyéthisme fait donc référence à la division du travail (WILSON, 1971). La première spécialisation est la différence entre individus reproducteurs ou non reproducteurs: la reine a un rôle limité à la reproduction dans les colonies à maturité, elle peut devenir une véritable usine à fabriquer des oeufs. Ainsi la reine d'*Odontotermes obesus* est capable de pondre 86000 oeufs en une journée et une reine de fourmi légionnaire 3 à 4 millions d'oeufs par an (in NIELSEN & JOSENS, 1978). Cependant chez les fourmis, les ouvrières peuvent pondre, en présence de la reine, des oeufs trophiques (PASSERA, 1969; BRIAN, 1973), ou des oeufs non fécondés qui donneront une partie des mâles (DEJEAN & PASSERA, 1974:

SMEETON, 1981). Chez les ponérines on observe une confusion entre rôle reproducteur et parental avec des reines qui participent aux travaux de la société (FRESNEAU, 1984). Dans les jeunes colonies de ponérines la reine présente des comportements variés y compris des comportements de chasse comparables à ceux des ouvrières (FRESNEAU & LACHAUD, 1984), alors que dans les espèces plus évoluées la reine vit en claustration et se contente de soigner son couvain (O'NEAL & MARKIN, 1973; CERNA, 1978).

Parmi les non reproducteurs on observe dans beaucoup d'espèces des différences de taille entre les ouvrières (WILSON, 1971; OSTER & WILSON, 1978). Parfois on trouve une véritable caste de "soldats". Ils sont le plus souvent limités à un rôle défensif, cependant chez certaines espèces ils contribuent aussi à l'approvisionnement de la société (ex.: *Pheidole*). Dans la totalité des espèces on observe parmi les non reproducteurs un polyéthisme plus ou moins marqué qui est lié à la taille, à l'âge et aux préférences individuelles (idiosynchrasié) et qui concerne toutes les activités de la colonie.

D'une manière générale les jeunes individus restent au nid et s'occupent du couvain, les plus âgés sont fourrageurs et récoltent la nourriture (WILSON, 1976; *Pheidole*, 1980; *Atta*; Herbers, 1983; *Leptothorax*; voir revues de WILSON, 1971; LENOIR, 1979 pour les fourmis; SEELEY, 1982 pour les abeilles et Mac MAHAN, 1979 pour les Termites). Des observations nombreuses ont été réalisées avec des individus marqués ce qui permet d'obtenir des résultats prenant en compte la variabilité interindividuelle (MIRENDA & VINSON, 1981 chez *Solenopsis*; LENOIR & ATAYA, 1983 chez *Lasius*; FRESNEAU, 1984; FRESNEAU et coll., 1982 chez *Neoponera*, *Ectatomma* et *Myrmecina*).

Il existe une tendance chez les petites ouvrières à rester nourrice et chez les grandes à être pourvoyeuses, même dans les espèces monomorphes (OSTER & WILSON, 1978; LENOIR, 1979). En plus du polyéthisme d'âge ou de taille, on peut constater une certaine spécialisation des individus ou idiosynchrasié (MEUDEEC, 1973; WILSON, 1976; LENOIR, 1979, LENOIR & ATAYA, 1983). Elle se manifeste même chez les espèces où le polyéthisme est peu marqué comme les *Amblyopone* (TRANIELLO, 1978). Les fourrageuses peuvent exploiter individuellement une petite partie seulement de l'aire de récolte, ainsi les fourmis rousses utilisent toujours la même piste et vont traire les pucerons de certaines branches (ROSENGREN, 1971). Chez certaines espèces de fourmis chassant en solitaire les ouvrières sortent toujours dans la même direction: c'est le cas des *Neoponera apicalis* (FRESNEAU, 1985) et des *Cataglyphis* (WEHNER et coll., 1983). Chez *Neoponera villosa* seule une fraction des fourrageuses manifeste une fidélité à leur territoire individuel, tandis que d'autres se montrent très versatiles quant au choix de leur aire de récolte (LACHAUD et col., sous presse).

Les ouvrières fourrageuses peuvent ramener au nid toutes sortes d'aliments: graines, proies, feuilles, mais aussi des liquides sucrés comme du nectar ou du miellat de pucerons. Les échanges de nourriture régurgitée (trophallaxie) sont un phénomène très spectaculaire chez les insectes sociaux. Ils sont possibles grâce à une structure anatomique particulière: le jabot ou estomac social dans lequel la fourmi accumule les liquides avant de les régurgiter à ses congénères restés au nid. Ce jabot est capable de se distendre énormément. Dans certaines espèces il y a même une caste d'ouvrières "pots de miel"

véritable outres pleines de liquide nutritif (*Myrmecocystus* par exemple), chez les *Proformica* de Provence on retrouve ces ouvrières qui permettent à la colonie de stocker des réserves (STUMPER, 1957). Chez les termites il existe aussi une trophallaxie d'origine proctodéale: l'aliment proctodéal est riche en flagellés et permet leur transmission dans la colonie au cours de mues successives (GRASSE & NOIROT, 1945).

Dans la plupart des cas la trophallaxie stomodéale (provenant du jabot) est absolument nécessaire pour la reine qui ne se nourrit pas directement et pour les larves qui reçoivent souvent aussi des proies. Il est possible de construire une véritable "sociogramme" d'un groupe de fourmis avec des fourrageuses permanentes, intermittentes et nourrices en fonction de la durée des échanges entre les individus (LENOIR, 1979).

Les individus qui sortent du nid à la recherche de nourriture sont beaucoup plus exposés que les autres et ont en général une mortalité importante. Chez *Cataglyphis* la 1/2 durée de vie est seulement de 4,2 jours alors que les ouvrières vivent plus d'un an en laboratoire (SCHMID-HEMPEL, 1984). Les fourrageuses représentent une faible partie de la colonie, 15% chez *Cataglyphis* (ibid): même en tenant compte des autres fonctions (gardiennes, nourrices...) qui mobilisent un certain nombre d'individus, il reste de nombreuses ouvrières inactives. Les fourmis restent groupées en paquet dans des chambres souterraines, et sortent au fur et à mesure des besoins. Cela entraîne un turn-over très rapide des ouvrières. Le même phénomène existe aussi chez les fourmis moissonneuses *Pogonomyrmex* (PORTER & JORGENSEN, 1981). Cette stratégie permet une incontestable efficacité. Cependant lorsque le taux de prédation devient trop important l'activité en surface peut se réduire considérablement et même disparaître provisoirement chez les fourmis moissonneuses (GENTRY, 1974; MACKAY, 1982). Les fourmis *Pheidole desertorum* ont adopté une stratégie anti-prédateur originale: elles ont de nombreux nids dont un seul est occupé à la fois et ainsi peuvent fuir devant une attaque de fourmis légionnaires (DROUAL, 1984). On signalera enfin un comportement tout à fait extraordinaire décrit par MÖGLICH & ALPERT (1979): les fourrageuses de *Conomyrma* bloquent l'activité de l'espèce concurrente *Myrmecocystus* en laissant tomber dans les orifices du nid de celles-ci de petites pierres qu'elles déplacent avec leurs mandibules. Les ouvrières de *Myrmecocystus* ne pouvant plus sortir, ceci laisse le champ libre aux *Conomyrma*.

Toute la vie de la société est basée sur un système très élaboré de communications, dont l'exemple le plus connu est celui de la danse des abeilles. Schématiquement on peut dire qu'il y a 4 voies sensorielles possibles pour la transmission de ces signaux: acoustique, tactile, visuelle et chimique. Nous présenterons seulement le langage antennaire tactile et les communications qui accompagnent le recrutement de congénères relativement à l'exploitation d'une source de nourriture, à la défense envers des intrus ou l'émigration de la colonie.

Le langage antennaire correspond à l'ensemble des mouvements d'antennes, et parfois de pattes qui sont présentées lors d'un échange trophallactique ou lors de recrutements. Les mouvements antennaires ont été bien étudiés chez les guêpes et les abeilles (MONTAGNER, 1966;

MONTAGNER & PAIN, 1971) où des séquences bien précises ont été définies. Chez les fourmis il n'y a pas de ritualisation et la variabilité est très grande (LENOIR, 1979; LENOIR & JAISSON, 1982; BONAVITA-COUGOURDAN, 1983).

Le recrutement des congénères se présente sous des formes très variables selon les espèces et il est possible de reconnaître une évolution allant du recrutement individuel avec marche en tandem jusqu'au recrutement collectif (WILSON, 1971; LENOIR & JAISSON, 1982; PASSERA, 1984). Le système le plus simple correspond à une invitation qui peut être mécanique (battements antennaires) ou chimique ("tandem calling"), l'ouvrière recrutée garde le contact entre ses antennes et l'abdomen de la recruteuse qu'elle suit. Parfois il y a dépôt d'une trace chimique. L'invitation peut permettre le recrutement d'un groupe de plusieurs dizaines d'individus qui vont suivre leur leader ou s'orienter simplement à l'aide de traces déposées par la recruteuse à son retour au nid. Enfin, le comportement d'invitation est totalement inutile pour certaines espèces qui pratiquent un recrutement de masse permettant la sortie d'un grand nombre d'ouvrières lorsque une source de nourriture importante est localisée. Cela peut aller jusqu'à la mise en place de pistes stables qui peuvent le rester pendant des années comme chez les fourmis rousses, les champignonnistes ou les moissonneuses. Dans un même milieu on trouvera des espèces qui ont des stratégies différentes. Ainsi dans des champs de lavande abandonnés du Luberon les espèces se succèdent dans le temps (voir lère partie) mais il peut y avoir aussi compétition (*Cataglyphis*, *Pheidole*: DELALANDE, 1985).

La stratégie de récolte n'est pas déterminée de manière rigide. Chez les *Veromessor*, fourmis moissonneuses des zones sub-désertiques américaines, les colonnes de récolte sont stables si les graines sont abondantes, elles le sont beaucoup moins si le milieu est pauvre, et la recherche isolée peut même réapparaître. (RISSING & WHEELER, 1976). Ce même phénomène a été décrit par DAVIDSON (1977, b) chez *Pogonomyrmex*. Nous l'avons retrouvé en Touraine chez *Messor structor* qui récolte le plus souvent isolément, mais peut exceptionnellement former des colonnes. Chez *Ectatomma ruidum* la récolte individuelle habituelle peut, dans certains cas évoluer en une stratégie de groupe avec de véritables pistes temporaires (LACHAUD et coll. à paraître). Le recrutement pour la défense du nid peut être plus ou moins important selon l'ennemi comme cela a été observé chez *Pheidole dentata* où les ouvrières minor recrutent de nouveaux soldats face à une intrusion de *Solenopsis*. Il y a dans ce recrutement spécifique un apprentissage rapide de l'espèce prédatrice (CARLIN & JOHNSTON, 1984).

*
**

Au total le succès des Insectes Sociaux dans l'exploitation de l'espace semble s'expliquer par la complémentarité des régimes alimentaires et des comportements mis en oeuvre tant dans l'espace que dans le temps pour se procurer des ressources. Cette variabilité observée aussi à l'échelle de la société et de celle de l'individu

permet en plus d'adapter les comportements aux particularités du milieu. Ceci explique l'avantage que les insectes sociaux présentent sur les insectes solitaires et rend compte de leur abondance dans les milieux les plus divers.

Laboratoire d'Ecologie Animale
Faculté des Sciences
45018 ORLEANS CEDEX

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysologie
Faculté des Sciences
Parc de Grandmont
37200 TOURS

REFERENCES

- BARONI-URBANI, C. (1979).- Territoriality in Social Insects. *In* Social Insects, Hermann H.R. Edit., 1, Acad. Press, N.Y.
- BEQUAERT, J.C. (1929).- Some additional remarks on the masarid wasps (Hym), *Psyche*, 36, 364-369
- BEQUAERT, J.C. ((1930).- On the generic and subgeneric division of the Vespinae (Hym). *Bull. Brooklyn Ent. Soc.*, 25, 59-70.
- BEQUAERT, J.C. (1935).- Presocial behaviour among the Hemiptera. *Bull. Brooklyn. Entomol. Soc.*, 30, 177-191
- BERNSTEIN, R.A. (1975).- Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56, 213-219.
- BERNSTEIN, R.A. (1979).- Schedules of foraging activity in species of ants. *J. Anim. Ecol.*, 48, 921-930.
- BERNSTEIN, R.A. & GOBBEL, M. (1979).- Partitioning of space in communities of ants. *J. Anim. Ecol.*, 48, 931-942.
- BLUM, M.S. (1966).- The source of specificity of trail pheromones in *Termitopone Monomorium* and *Huberia*, and their relations to some other ants. *Proc. r. Ent. Soc. London*, 41, 155-160.
- BOIDRON, A. (1979).- L'exploitation du territoire chez *Lasius Fuliginosus* (Hym. Formicidae). Mémoire de Licence, U.L.B. Bruxelles, 82 p.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A. (1983).- Activité antennaire et flux trophallactique chez la fourmi *Camponotus vagus*. *Insectes Soc.*, 30, 423-442.
- BOURLIERE, F. (1952).- Le territorialisme dans l'organisation sociale des vertébrés. Coll. Int. CNRS, Paris, 34, 199-206.
- BRIAN, M.V. (1973).- Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra*. *Anim. Behav.*, 21, 691-698,
- BRIAN, M.V. (1973).- Feeding and growth in the ant *Myrmica*. *J. Anim. Ecol.*, 36, 337-342.
- BRIAN, M.V., HIBBLE, J. & STRADLING, D.J. (1965).- Ant pattern in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.*, 34, 545-555.
- BROSSUT, R. (1974).- Evolution du système glandulaire exocrine céphalique des *Blattaria* et des *Isoptera*. *Int. J. Insect. Morphol. Embryol.*, 2, 35-54.

- BROSSUT, R. (1975).- Pheromonal bases of gregarism and interattraction. *Proc. Symp. Pheromones Defensive Secretions. Soc. Insects*, Dijon, 67-85.
- BROWN, J.H. & DAVIDSON, D.W. (1977).- Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196, 880-882.
- BRUNS, H. (1958).- Untersuchungen und Beobachtungen an einer Naturkolonie der Roten Waldameisem (*Formica rufa* L.) im Schadgebiet der kleinen Fichtenblattwespe (*Pristiphora Abietina*). *Z. Angew. Entomol.*, 43 (3), 326-335.
- CARLIN, N.F., JOHNSTON, A.B. (1984).- Learned enemy specification in the defense recruitment system of an ant. *Naturwissenschaften*, 71, 156-157.
- CERNA, M. (1978).- Activity of a captive female *Lasius alienus* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta entomologica bohemoslovaca*, 75, 145-154.
- CHERIX, D. (1981).- Contribution à la biologie et à l'écologie de *Formica lugubris* Zett. (Hym. Form.). Le problème des supercolonies. Thèse Université Lausanne, 212 p.
- CLEMENT, J.L., LANGE, C., BLUM, M. HOWARD, R. & LLOYD, H. (1985).- Chimiosystématique du genre *Reticulitermes* (Isoptères) aux U.S.A. et en Europe. *Actes Coll. Insectes Soc.*, 2, 123-132.
- COCKERELL, T.D.A. (1907).- A fossil honey bee. *Entomologist*, 40, 227-229.
- COLLINS, N.M. (1981).- The role of Termites in the decomposition of wood and leaf litter in the Southern Guinea Savanna of Nigeria. *Oecologia*, 51, 389-399.
- DAVIDSON, D.W. (1977 a).- Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58, 711-724.
- DAVIDSON, D.W. (1977 b).- Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58, 725-737.
- DAVIDSON, D.W., BROWN, J.H. & INOUE, R.S. (1980).- Competition and the structure of granivore communities. *Bioscience*, 30, 233-238.
- DEJEAN, A. & PASSERA, L. (1974).- Ponte des ouvrières et inhibition royale chez la fourmi *Temnothorax recedens*. *Insectes sociaux*, 21, 341-356.
- DEJEAN, A. (1982).- Quelques aspects de la prédation chez une fourmi de la tribu des Dacetini (Formicida Myrmicinae). Thèse Université Toulouse, 263 p.
- DELAGE-DARCHEN, B. (1968).- Recherches sur les Fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain: éthologie, physiologie de l'alimentation. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 12ème série, 10, 197-266.
- DELALANDE, C. (1985).- Rythmes d'activité de quelques espèces de Fourmis en région méditerranéenne (Hym. Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 2, 303-318.
- DROUALL, R. (1984).- Anti-predator behaviour in the ant *Pheidole desertorum*: the importance of multiple nests. *Anim. Behav.*, 32, 1054-1058.
- EMERSON, A.E. (1955).- Geographical origin and dispersion of termite genera. *Fieldiana, Zool.*, 37, 465-521.
- EMERSON, A.E. (1968).- Cretaceous Insects from Labrador. 3: a new genus and species of termites (Isopt. Hodotermitidae). *Psyche*, 74, 276-289.
- FRESNEAU, D. (1984).- Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery. *Insectes Soc.*, 31, 387-402.
- FRESNEAU, D. (1985).- Individual foraging and path fidelity in a Ponerine ant. *Ins. Soc.*, sous presse.

- FRESNEAU, D., GARCIA-PEREZ, J. & JAISSON, P. (1982).- Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In "Social Insects in the Tropics", P. Jaisson Ed., 1, 129-155.
- FRESNEAU, D. & LACHAUD, J.P. (1984).- Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum*. In "Processus d'acquisition précoce. Les Communications", A. DE HARO & X. ESPALADER, Eds., Publ., Univ. Autonoma Barcelona & Soc. Fr. Et. Comp. Animal, 437-444.
- GENTRY, J.B. (1974).- Response to predation by colonies of the Florida Harvester Ant. *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 55, 1328-1338.
- GÖSSWALD, K. & KLOFT, W. (1956).- Der Eichenwickler (*Tortrix viridiana* L.) als Beute der Mittlensen und kleinen Roten Waldameise. *Waldhygiene*, 7, 205-215.
- GRASSE, P.P. (1952).- Le fait social: ses critères biologiques, ses limites. In "Structure en Physiologie des Sociétés Animales", 7-17. Coll. Int. CNRS, CNRS Edit., Paris.
- GRASSE, P.P. & NOIROT, Ch. (1945).- La transmission des flagellés symbiotiques et les aliments des Termites. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 79, 273-292.
- GREAVES, T. (1962).- Studies on foraging galleries and the invasion of living trees by *Coptotermes acinaciformis* and *C. brunneus* (Isoptera). *Aust. J. Zool.*, 10, 630-651.
- HAMILTON, W.D. (1976).- Origin and evolution of non reproductive castes in Social Insects. Symp. 15th Int. Cong. Entomol., Washington, D.C.
- HAVERTY, M.I., LA FAGE, J .P. & NUTTING, W.L. (1974).- Second activity and environment control by foraging of the subterranean termite *Heterotermes aureus* (Snyder) in a desert grassland. *Life Sciences*, 154, 1091-1101.
- HAVERTY, M.I., NUTTING, W.L. & LA FARGE, J .P. (1975).- Density of colonies and spatial distribution of foraging territories of the desert subterranean termite *Heterotermes aureus* (Snyder). *Environ. Entomol.*, 4, 105-109.
- HEDIGER, H. (1964).- Man as social partner of animals and vice-versa. *Symp. Zool. Soc. London*, 14, 291-300.
- HÖLLDOBLER, B. & LUMSDEN, C.J. (1980).- Territorial strategies in ants. *Science*, 210, 732-739.
- HOWARD, R.W. & Mc DANIEL, C.A., NELSON, D.R., BLOMQUIST, G .J., GELBAUM, L.J. & ZALKOW, L.H. (1982).- Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* Banks and their role as potential species and caste recognition cues. *J. Chem. Ecol.*, 8, 1227-1239.
- HUBER, P. (1810).- Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. J. Paschoud ed., Paris, 328 p.
- JAFFE, K. & MARCUSE, M. (1983).- Nestmate recognition and territorial behaviour in the ant *Odontomachus baury* Emery. *Ins. Soc.*, 30, 466-481.
- JENSEN, T.F. (1978 a).- A energy budget for a field population of *Formica pratensis* Retz. *Natura Jutlandica*, 20, 203-226.
- JENSEN, T.F. (1978 b).- Annual production and reproduction in ant populations. *Oikos*, 31, 207-213.
- KALMUS, H. (1965).- Origins and general features in social organization of animal communities. In *Symp. Zool. Soc. London*, Acad. Press, London, 1-12.
- LACHAUD, J.P., FRESNEAU, D. & GARCIA-PEREZ, J. (à paraître).- Etude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérides. *Folia Entomol. Mexicana*.

- LE MASNE, G. (1952).- Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. In "Structure et Physiologie des Sociétés Animales" Coll. Int. CNRS, CNRS Edit., Paris, 19-70.
- LENOIR, A. (1979).- Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. *Bul. Biol. Fr. Belg.*, 113, 79-314.
- LENOIR, A. & ATAYA, H. (1983).- Polyéthisme et répartition des niveaux d'activités chez la fourmi *Lasius niger* L. *Z. Tierpsychol.*, 63, 213-232.
- LENOIR, A., JAISSON, P. (1982).- Evolution des communications antennaires chez les insectes sociaux. In "Social Insects in the Tropics", P. JAISSON ed., 1, 157-180, Presses Univers. Paris XIII.
- LEPAGE, M. (1974).- Les termites d'une savane Sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal): Peuplements, populations, Consommation, Rôle dans l'Ecosystème. Thèse Univ. Dijon, 344 p.
- LEPAGE, M. (1981 a).- L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelsoni* (Sjöstedt) (Isoptera Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). I. L'activité de récolte et son déterminisme. *Ins. Soc.*, 28, 297-308.
- LEPAGE, M. (1981 b).- L'impact des populations de *Macrotermes michaelsoni* (Sjöstedt) (Isoptera Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). II. La nourriture récoltée. - Comparaison avec les grands herbivores. *Ins. Soc.*, 28, 309-319.
- LEROUX, J.M. (1982).- Ecologie des populations de Dorylines *Anomma nigricans* Illiger (Hym. Form.) dans la région de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse Université Paris 6, 167 p.
- LEVIEUX, J. (1971).- Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* à l'aide de radio-isotopes. *Ins. Soc.*, 18, 29-48.
- LEVIEUX, J. (1972).- Le rôle des fourmis dans les réseaux trophiques d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, 5, 143-240.
- LEVIEUX, J. (1976).- La nutrition des fourmis tropicales. V. Elements de synthèse. Les modes d'exploitation de la biocénose. *Ins. Soc.* 24, 235-260.
- LIN, N. & MICHENER, C.D. (1972).- Evolution of sociality in insects. *Q. Rev. Biol.*, 47, 131-159.
- LONGHURST, C., JOHNSTON, R.A. & WOOD, T.G. (1979).- Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Santschi) (Formicidae Myrmicinae) on termites in southern Guinea savanna, Nigeria. *Oecologia*, 38, 83-91.
- LONGHURST, C. & HOWSE, P.E. (1979).- Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.), (Hym. Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Ins. Soc.*, 21, 204-215.
- MAC AHAN, E. (1979).- Temporal polyethism in termites. *Sociobiology*, 4, 153-168.
- MACKAY, W.P. (1982).- The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 53, 406-411.
- MARTIN, N.M. & WEBER, N.A. (1969).- The cellulose utilizing capability of the fungus cultured by the Attine ant *Atta colombica tonsipes*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 62, 1386-1387.
- MARTIN, N.M., CARMAN, R.M. & MAC CONNELL, J.G. (1969).- Nutrients derived from the fungus cultured by the Attine ant *Atta colombica tonsipes*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 62, 11-13.

- MARTIN, N.M. & MARTIN, J.S. (1970).- The biochemical basis for the symbiosis between the ant, *Atta colombica tonsipes* and its food fungus. *J. Ins. Physiol.*, 16, 109-119.
- MICHENER, C.D. (1969).- Comparative social behaviour of bees. *Ann. Rev. Entomol.*, 14, 299-342.
- MIRENDA, J.T. & VINSON, S.B. (1981).- Division of labour and specification of castes in the red imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav.*, 29, 410-420.
- MÖGLICH, M. & ALPERT, G.D. (1979).- Stone dropping by *Camponotus bicolor*: a new technique of interference competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6, 105-113.
- MONTAGNER, H. (1966).- Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. Thèse Université, Nancy, 143 p.
- MONTAGNER, H. & PAIN, J. (1971 a).- Analyse du comportement trophallactique des jeunes Abeilles (*Apis mellifera* L.) par l'enregistrement cinématographique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D.272, 297-300.
- MONTAGNER, H. & PAIN, J. (1971 b).- Etude préliminaire des communications entre ouvrières d'Abeilles au cours de la trophalaxie. *Ins. Soc.*, 18, 177-192.
- NEL, J.J.C. (1968).- Aggressive behavior of the harvester termites *Hodotermes mossambicus* (Hagen) and *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt). *Ins. Soc.*, 15, 145-156.
- NIELSEN, M.G. (1970).- Production of workers in an ant nest in "Meeting on methods of productivity investigations on social Insects and their role in the Ecosystem". I.B.P. Meeting, Varsovie, 1-8.
- NIELSEN, M.G. & JENSEN, T.F. (1977).- Measurement of metabolism of workers ants by using the elimination of Caesium 134. *Oecologia*, 30, 209-214.
- NIELSEN, M.G. & JOSENS, G. (1978).- Production by ants and termites. In "Production Ecology of ants and termites" Ed. M.V. Brian, Cambridge University Press, 45-53.
- NUTTING, W.L., HAVERTY, M.I. & LAFAGE, J.P. (1973).- Foraging behaviour of two species of subterranean termites in the sonoran desert of Arizona. Proc. 7th Cong. I.U.S.S.I., London, 298-301.
- OHIAGU, C.E. (1979).- A quantitative study of seasonal foraging by the grass Harvesting termite *Trinervitermes geminatus* (Wasman) (Isoptera Nasutitermitinae) in southern Guinea Savanna, Mokwa, Nigeria, *Oecologia*, 40, 179-188.
- O'NEAL, J. & MARKIN, G.P. (1973).- Brood nutrition and parental relationships of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 8, 294-303.
- OSTER, G.F. & WILSON, E.O. (1978).- Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton University Press.
- PASSERA, L. (1969).- Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latreille et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis xene* Stårcke (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Sc. nat. Zool.*, 11, (12e sér.), 327-482.
- PASSERA, L. (1984).- L'organisation sociale des fourmis. Privat.
- PORTER, S.D. & JORGENSEN, C.D. (1981).- Foragers of the harvester ant *Pogonomyrmex oxyheei*: a disposable caste? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9, 247-256.
- RISSING, S.W. & WHEELER, J. (1976).- Foraging responses of *Veromessor pergandei* to change in seed production (Hym., Formicidae). *Pan-Pac. Entomol.*, 52, 63-72.

- ROSENGREN, R. (1971).- Route fidelity visual memory and recruitment behaviour in foraging wood Ants of the genus *Formica*. *Acta Zool. Fennica*, 133, 1-106.
- SCHMID-HEMPEL, P. & SCHMID-HEMPEL, R. (1984).- Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor*. *Insectes Soc.*, 31, 345-360.
- SCHNEIRLA, T.C. (1957).) A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinae with respect to functional pattern. *Insectes Soc.*, 4, 259-298.
- SEIFERT, K. (1962).- Die chemische Veränderung der Holzzellwandkomponenten unter dem Einfluss tierischen und Pflanzlicher Schädlinge 4 Mitteilungen: Die Verdannung von Kiefer und Rothluchenh Holz durch die Termiten *Kaloterme flavicollis*. *Fabr. Holzforschung*, 16, 161-168.
- SMEETON, L. (1981).- The source of males in *Myrmica rubra*. *Insectes Soc.*, 28, 263-278.
- STUMPER, R. (1957).- Sur l'éthologie de la fourmi à miel *Proformica nasuta*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Luxembourg*, 60, 87-97.
- TRANIELLO, J.F.A. (1978).- Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science*, 202, 770-772.
- VROEY (de), V. (1979).- Relations interspécifiques chez les Fourmis. C.R. U.I.E.I.S., section française, Lausanne, 107-113.
- WEHNER, R., HARKNESS, R.D., SCHMID-HEMPEL, P. (1983).- Foraging strategies in individually searching ant *Cataglyphis bicolor*. In "Information Processing in Animals", 1, 75 p, Springer Verlag.
- WELLENSTEIN, G. (1954).- Was können wir von der Roten Waldameisen im Forstschutz erwarten? *Beitr. Ent.*, 4, 117-137.
- WELLENSTEIN, G. (1957).- Die Beeinflussung der forstlichen Arthropoden fauna durch Waldameisen (*F. rufa* Gruppe). *Z. angew. Entomol.*, 41, 368-384.
- WELLENSTEIN, G. (1965).- Die Einwirkung der Waldameisen (*F. rufa* Gruppe) auf die Biozönose. Methoden und Ergebnisse. *Minist. Agric. For.*, Rome, *Collana Verde*, 16, 369-392.
- WHEELER, W.M. (1910).- Ants, their structure, development and behaviour. Columbia Univ. press, N.Y., 663 p.
- WILSON, E.O. (1962).- Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (E. Smith). 1.- The organization of foraging. 2.- An information analysis of the odor trail. 3.- The experimental induction of social responses. *Animal Behaviour*, 10, (1-2), 134-164.
- WILSON, E.O. (1971).- The Insects Societies. Belknap Press Harvard, Cambridge, X + 548 p.
- WILSON, E.O. (1976 a).- A social ethogram of the neotropical Ant *Zacryptocerus varians* (F. Smith). *Anim. Behav.*, 24, 354-363.
- WILSON, E.O. (1976 b).- Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 141-154.
- WILSON, E.O. (1980).- Caste and division of labour in leaf-cutter ants I. The overall pattern in *Atta sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 143-156.
- WILSON, E.O., CARPENTER, F.M. & BROWN, W.L.Jr. (1976 a).- The first Mesozoic ants. *Science*, 157, 1038-1040.
- WILSON, E.O., CARPENTER, F.M. & BROWN, W.L. Jr. (1976 b).- The first Mesozoic ants with a description of a new subfamily. *Psyche*, Cambridge, 74, 1-19.
- WILSON, N.L., DILLIER, J. H. & MARKIN, G.P. (1971).- Foraging territories of imported fire ants. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 64, 660-665.