

UNION
INTERNATIONALE
POUR L'ETUDE
DES
INSECTES SOCIAUX

Section française

Ecologie des Insectes sociaux

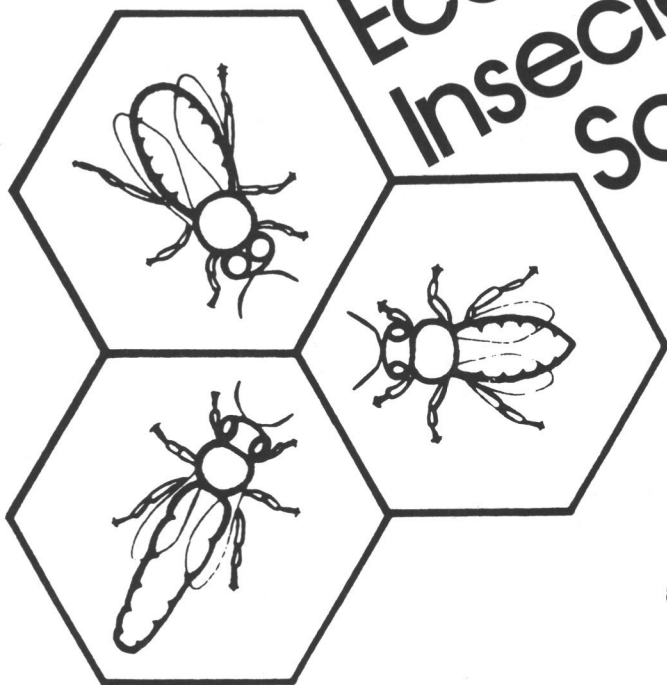


édité par
Daniel CHERIX
Lausanne
1980

UNION
INTERNATIONALE
POUR L'ETUDE
DES
INSECTES SOCIAUX

Section française

Ecologie des
Insectes
Sociaux



édité par
Daniel CHERIX
Lausanne
1980

Table des matières

<i>Avant-propos</i>	VII
<i>Auguste Forel</i> (1848-1931). D. CHERIX	IX
<i>Hommage au Professeur Martin Lüscher</i> . R. H. LEUTHOLD	XIII
L'écologie des fourmis : problèmes et perspectives (<i>conférence inaugurale</i>). C. BARONI-URBANI	1
<i>Communications</i>	
<i>Formicidae</i>	
Comportement individuel lors de déménagements successifs chez <i>Myrmica rubra</i> . M. ABRAHAM	17
Influence des densités végétales sur les fourmis méditerranéennes F. BERNARD	21
Données démographiques de diverses colonies polycaliques de <i>Formica polyctena</i> FÖRST. R. CEUSTERS	31
Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez <i>Formica lugubris</i> ZETT. dans le Jura suisse, par la méthode de coloration au spray. D. CHERIX et R. ROSENGREN	61
L'approvisionnement du nid chez <i>Lasius fuliginosus</i> : pistes, cycles d'activité et spécialisation territoriale des ouvrières. B. HENNAUT-RICHE, G. JOSENS et J.M. PASTEELS	71
Différences sexuelles dans la production de phéromones chez <i>Tetra- morium caespitum</i> (Formicidae). J.M. PASTEELS et J.C. VERHAEGHE	79
Les fourmis du groupe <i>Formica rufa</i> des Hautes-Alpes. C. TOROSSIAN, L. ROQUES et J.S. GION	87
Division du travail et comportement préférentiel dans une société de fourmis <i>Lasius niger</i> . H. VERRON	101
Relations interspécifiques chez les fourmis. C. de VROEY	107
A propos du polycalisme chez <i>Formica (Coptoformica) exsecta</i> NYL. P. WERNER, F. CATZEFLIS et D. CHERIX	115

Apidae et Vespidae

Sur la toxicité pour les abeilles des extraits d'abeilles adultes.
R. CHAUVIN 127

Mobilité des fondatrices de *Polistes gallicus*. M. PRATTE 133

Some aspects of the behaviour of the queen and workers in colonies
of *Melipona favosa* (F.) (Apidae) : individual behaviour of
workers involved in brood cell construction and provisioning.
M. J. SOMMEIJER 141

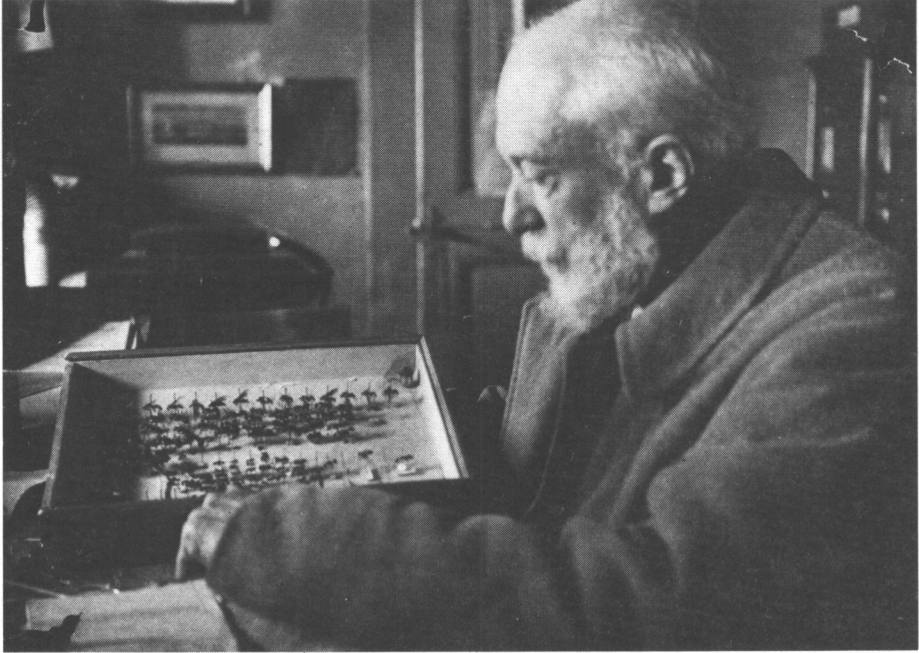
Termitidae

La récolte en strate herbacée de *Macrotermes aff. subhyalinus*
(Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride
(Kajiado-Kenya). M. G. LEPAGE 145

Action de l'analogue de l'hormone juvénile : hydroprène ou ZR 512
sur le développement des larves et des nymphes de *Hodotermes*
mossambicus (Hodotermitidae). J.L.N. LUAMBA et M. LÜSCHER 153

Acrididae

Contrôle densitaire du déplacement des populations, en
période de pullulation, chez un Acridien migrateur, le criquet pélerin
Schistocerca gregaria (FÖRSK.). R. MICHEL 155



Auguste Forel à Chigny/Morges.

(Photo aimablement prêtée par le Dr Oscar Forel, St-Prex)

Avant-propos

Tout d'abord, je voudrais remercier la SECTION FRANÇAISE de l'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX d'avoir accepté notre invitation à tenir son assemblée annuelle en Suisse. Nos remerciements s'adressent aussi à toutes les personnes qui ont participé à la réalisation de ce volume.

Celui-ci réunit les contributions scientifiques présentées lors de cette assemblée, à Lausanne, les 7 et 8 septembre 1979. L'idée, favorablement accueillie par la Section, d'organiser cette réunion en Suisse, au bord du Léman, naquit du fait que le secteur « *écologie des fourmis* » s'est développé à notre institut ces dernières années, bien que notre activité principale porte sur l'écologie des micromammifères. Ce développement a été fortement stimulé par la découverte d'une colonie géante de *Formica lugubris*; celle-ci dépasse en effet, et de loin, les systèmes connus à ce jour, puisqu'elle comporte un nombre impressionnant de 1000 nids et plus. Un pareil champ d'investigation et d'expérimentation ne pouvait être négligé!

En réalité, les recherches sur les insectes sociaux ne représentent pas une innovation pour notre région, car de grands savants originaires du Pays de Vaud ont largement contribué, au siècle dernier et dans la première moitié de ce siècle, à la création des fondements de la myrmécologie; on peut citer notamment R.E. BUGNION (1845-1939), C. EMERY (1848-1925) et A. FOREL (1848-1931). En particulier, l'œuvre d'*Auguste Forel* a connu un grand rayonnement; par de nombreuses publications, ce myrmécologue passionné a contribué à la connaissance de la systématique, du comportement et de la biologie générale des fourmis. Grâce à son ouvrage de synthèse, « *Le monde social des fourmis* », accessible aux profanes mêmes, il a influencé des générations d'entomologistes et stimulé l'étude des insectes sociaux.

Dès lors, il n'est pas étonnant que cette assemblée ait été dédiée à la mémoire d'AUGUSTE FOREL. Pour en rappeler le souvenir et faire revivre son époque, une petite exposition fut organisée au Musée zoologique. Nous remercions son directeur, le Professeur J. AUBERT, d'avoir bien voulu accueillir cette exposition, et la famille du Dr OSCAR FOREL, d'avoir mis à disposition de précieux documents. Afin de conférer une certaine permanence aux impressions, forcément passagères, laissées par l'exposition, l'éditeur a complété ce volume par une notice sur la vie de l'entomologiste A. FOREL. Il n'est évidemment pas possible, dans le cadre restreint de la présente publication, de mettre en lumière les autres facettes d'une aussi riche personnalité, ni de s'étendre sur son renom comme professeur en psychiatrie et comme humaniste luttant pour le bien social.

En Suisse, le Professeur MARTIN LÜSCHER a lui aussi orienté sa recherche sur les insectes sociaux. Nous nous réjouissons de rencontrer ce collègue à l'occasion de notre assemblée, mais une mort tragique l'a emporté trop tôt (voir *Hommage au Prof. M. Lüscher*). La tristesse de ce brusque décès nous permettra sans doute d'apprécier, face au destin, le dernier message laissé par AUGUSTE FOREL et cité par le Dr H. KUTTER(*): «*Nous, les morts, ne pouvons plus changer le passé. Vous, les vivants, vous pouvez forger un avenir meilleur. Ainsi, courage, et au travail!*»

Prof. P. Vogel

Directeur de l'Institut de zoologie et d'écologie animale
de l'Université de Lausanne

*H. KUTTER (1968): Persönliche Erinnerungen an August Forel. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 40:281-289.

AUGUSTE FOREL (1848-1931)

PAR

Daniel CHERIX

Institut de zoologie et d'écologie animale, Place du Tunnel 19, CH-1005 LAUSANNE

Auguste FOREL n'aimait pas les panégyriques ; il accueillait, paraît-il, avec un sourire quelque peu narquois ceux qui agitaient un ostensor sous son nez, comme il le disait plaisamment. Notre but n'est pas d'écrire son panégyrique, mais de retracer quelques éléments de la vie de ce grand homme, que les travaux en myrmécologie ont rendu célèbre dans le monde entier.

Né dans les environs de Morges (Vaud) le 1^{er} septembre 1848, il se voua dès sa plus tendre enfance à l'observation des insectes. Entre 5 et 8 ans, il éprouve une prédilection marquée pour les fourmis et les guêpes : « *Certes, je ne connaissais pas encore leurs mœurs, mais je remarquais comment elles s'aidaient entre elles, comment elles se faufilaient dans le nid, dont la structure éveillait ma curiosité au plus haut point.* » A cette époque, comme il le retrace dans ses Mémoires (1941), il parvint à distinguer parmi les fourmis de la Suisse, deux espèces pratiquant l'esclavagisme. Mais malheureusement pour lui, sa grand-mère, ayant une certaine influence sur son père et sa mère, réussit à lui faire interdire le fait de collectionner des insectes. Heureusement quelques temps après cet incident, son grand-oncle Alexis FOREL, entomologiste connu pour ses travaux sur les hémiptères, vint fort à propos plaider sa cause et réussit à la gagner. Auguste pouvait dès lors collectionner les insectes.

Son père lui fit même cadeau d'un exemplaire de l'ouvrage de RÉAUMUR (*Mémoires pour servir à l'étude des insectes*). Enfin sa grand-mère revenue à de meilleurs sentiments, se rappela qu'elle avait eu dans sa jeunesse un danseur, grand ami des fourmis, qui lui avait offert son ouvrage. Elle l'offrit à son petit-fils; c'était le célèbre mémoire de Pierre HUBER: *Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes* (Genève, 1810), pourvu d'une dédicace de l'auteur. C'est ainsi qu'à l'âge de 11 ans, Auguste FOREL prit l'engagement solennel de devenir le successeur d'HUBER, en tant qu'historien des fourmis. On peut dire qu'il a tenu parole.

Entre-temps, il fit ses classes à Morges, puis à Lausanne. C'est ainsi qu'il fit la connaissance d'Edouard BUGNION, qui devint très rapidement son ami. Plus tard, médecin et professeur d'anatomie et d'embryologie à Lausanne, il étudia toute sa vie les insectes, en particulier les termites. Du reste, l'ouvrage de MAERTERLINCK « les Termites », n'était-il pas entièrement basé sur les travaux de BUGNION !

C'est encore BUGNION qui attira l'attention du jeune FOREL sur les travaux de DARWIN. La zoologie étant, à cette époque, enseignée selon les idées de CUVIER... Après son baccalauréat, FOREL décide d'étudier la médecine, il part alors pour Zurich, les académies de Lausanne et Genève

n'ayant pas encore de faculté de médecine. A côté de ses études, à Zurich, il trouvera toujours le temps d'une excursion pour chasser les fourmis. C'est la raison pour laquelle ses camarades le surnommèrent Dr BUZONUS, sobriquet dérivé de buzon, qui en patois vaudois signifie fourmi.

A l'âge de vingt et un ans, en 1869, FOREL fut reçu membre de la Société suisse d'entomologie. Cela va l'encourager à publier ses premières observations sur la lestobiose, l'instinct de rapt et de guerre de *Solenopsis fugax*. Ayant envoyé ce travail à Gustave MAYR à Vienne, ce dernier le met en contact avec Carlo EMERY, de Naples, Vaudois d'origine, né la même année qu'Auguste FOREL, devenu plus tard professeur de zoologie à Bologne et myrmécologue averti. Ils deviennent alors d'excellents amis.

Poussé par le professeur HEER de Zurich à concourir pour le prix de la Société helvétique des sciences naturelles, il se met au travail pour présenter son ouvrage sur les fourmis de la Suisse (environ 70 espèces). C'est ainsi qu'il décrit, en Valais, une nouvelle espèce de fourmi esclavagiste qu'il dédia à Pierre HUBER : *Strongylognathus huberi*. En 1872, il reçoit le prix Schläfli et peu après, le prix Thore de l'Académie française des Sciences.

Ayant terminé ses études de médecine, après un court séjour chez LEYDIG pour étudier l'anatomie des insectes, FOREL va partir pour cinq ans chez le Prof. GUDDEN à la clinique universitaire de Munich. C'est là qu'il va réaliser la première coupe complète du cerveau humain, grâce à la mise au point du microtome dit de Gudden-Forel. A cette époque sortit enfin de presse son ouvrage sur les Fourmis de la Suisse (450 p.), dont il envoie un exemplaire à Charles DARWIN. Ce qui lui vaut une lettre fort élogieuse du père du transformisme. En 1876, il publie un ouvrage où il pose les premiers fondements de la théorie nouvelle des neurones.

En 1879, il est nommé médecin en second au Burghölzli, asile d'aliénés du canton de Zurich, puis après quelques péripéties, directeur et professeur ordinaire de psychiatrie à l'Université de Zurich. Quelques années plus tard, il se marie avec Emma STEINHEIL, fille de son ami mort tragiquement à ses côtés lors d'un voyage en Amérique centrale. A côté d'une activité professionnelle très importante (il ne faut pas oublier que la psychiatrie était à ses débuts), FOREL n'arrête pas de poursuivre ses recherches sur les fourmis. Il va publier au cours de toute sa vie un peu plus de 250 publications sur les fourmis et décrire plus de 3500 espèces et variétés ! A côté de la systématique, FOREL va faire de nombreuses expériences sur les sensations des insectes. Il va ainsi arriver à une nouvelle conception du sens de l'orientation chez les insectes, qu'il nommera sens topochimique de l'orientation, attribuée à des sensations olfactives par contact, sensations ayant leur siège dans les antennes.

En 1898, à l'âge de 50 ans, FOREL décide de se retirer pour se consacrer plus complètement à la lutte pour le bien social. Il s'installe à Chigny-sur-Morges. En 1905 il écrit un article très violent contre S. J. WASMANN, myrmécologue connu, intitulé «*Naturwissenschaft oder Köhlerglaube*» dans le volume 25 du «*Biologisches Zentralblatt*». Pendant longtemps WASMANN va tenir rigueur à FOREL de cet article, mais quelques années plus tard très gentiment le contact reprendra entre les myrmécologues. Ce petit fait nous montre que FOREL était un personnage au caractère très entier.

Quelques années plus tard, il va quitter la région de Morges pour s'installer près d'Yvorne dans une propriété que sa femme baptisera «*la Fourmilière*».

Pendant l'été, il fera de nombreuses excursions et recherches en compagnie de W.M. WHEELER qui séjournait chez eux, et qui plus tard devint professeur à Harvard.

Au mois de mai 1912, FOREL, surmené, subit une attaque d'apoplexie qui le réduit à l'infirmité avec paralysie du côté droit. Cette atteinte à sa santé ne va pas l'empêcher de poursuivre ses activités. Il se mettra à écrire de la main gauche. Peu après, il remet au nouveau Musée zoologique de Lausanne son ancienne collection des fourmis de la Suisse, ainsi qu'une nouvelle systématique des fourmis du canton de Vaud. Entre temps, sa grande collection est vendue au Musée d'histoire naturelle de Genève. Cette collection comptait alors environ 5900 espèces et sous-espèces représentées par 50000 individus au moins ! Il y avait là 1700 cotypes provenant des collections de ses collègues MAYR, EMERY, WHEELER... On y voyait encore les types des 3500 formes qu'il avait décrites lui-même. Il est stupéfiant de penser que FOREL a pu accomplir une telle œuvre, tout en déployant par ailleurs une intense activité professionnelle et sociale.

C'est au début de la Première Guerre mondiale que Forel découvrit une nouvelle espèce de fourmi pour la Suisse, dans les marais tourbeux de la plaine du Rhône, entre Roche et Yverne : *Formica picea*. Après la guerre, FOREL se met à la rédaction, entièrement de la main gauche du fait de sa paralysie, du « *Monde social des fourmis* » en 5 volumes. A ce propos il écrit dans ses Mémoires, en 1920 : « *Si je vis, je me propose d'écrire un dernier ouvrage que j'intitulerai : le monde social des fourmis ; les illustrations sont déjà prêtes. Je veux y décrire sous une forme populaire et pourtant scientifiquement exacte, les mœurs des fourmis du monde entier. Ceci une fois fait, j'aurais atteint l'âge où l'on doit se résigner à se taire* ».

Auguste FOREL mourut le 27 juillet 1931, à Yverne.

Il m'est difficile de conclure après un survol aussi sommaire de la vie et de l'activité myrmécologique d'Auguste FOREL ; laissons de côté l'hommage tardif que l'on peut voir sur les nouveaux billets de 1000 francs, qui l'aurait profondément choqué, lui si peu préoccupé des questions matérielles, et gardons plutôt l'image d'un homme foncièrement honnête, passionné, et entièrement voué à la lutte pour le bien social de l'homme, sans oublier les multiples exemples qu'il a tiré de ses « chères petites amies » les fourmis.

Bibliographie succincte

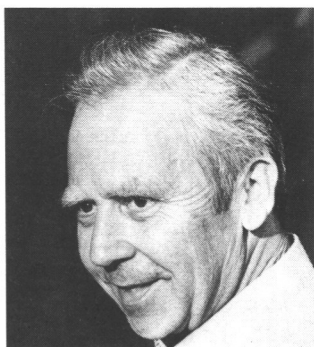
- BUGNION, E., 1931. Auguste Forel, 1848-1931. Souvenirs myrmécologiques recueillis par E. Bugnion. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 15 : 157-180.
- FOREL, A., 1941. Mémoires. La Baconnière S.A. Neuchâtel, 316 p.
- FOREL, O.-L., 1948. In memoriam Auguste Forel. *Jour. Suisse de Médecine* 34 : 838-841.
- KUTTER, H., 1931. Verzeichnis der entomologischen Arbeiten von Prof. Dr A. Forel. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 15 : 180-193
- KUTTER, H., 1968. Persönliche Erinnerungen an Auguste Forel. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 40 : 281-289.
- STUMPER, R., 1954. Deux grandes figures de la science des insectes sociaux. E. Wasmann et A. Forel. *Ins. Soc.* 1 : 345-369.
- WALSER, H., 1968. Auguste Forel. Briefe-Correspondance (1864-1927). Verlag Hans Huber, Bern.

Hommage au Professeur Martin Lüscher¹

PAR

Reinhard LEUTHOLD

Institut de zoophysologie, Engehaldenstrasse 6, CH-3012 BERNE



C'est le 9 août dernier qu'un tragique accident arracha Martin LÜSCHER aux satisfactions de son labeur quotidien, alors qu'il était âgé de 63 ans. Professeur de zoologie à l'Université de Berne, il dirigeait le département de zoophysologie² avec beaucoup de perspicacité quant à l'avenir de la science et une grande sollicitude envers ses collaborateurs et ses étudiants, sa réputation dépassant par ailleurs largement le cadre de l'Université. Nombreux sont ceux qui associent son nom et son renom à son film impressionnant sur la vie et le développe-

ment des termites africains. Les zoologues le considèrent comme l'une des grandes figures de leur monde scientifique.

Martin LÜSCHER, fils du peintre bâlois Jean-Jacques LÜSCHER, connut une jeunesse paisible dans la maison paternelle, entrecoupée de longs séjours en Provence où il s'imprégna de l'harmonie et de la beauté des paysages; c'est dans ce décor lumineux et mélodieux du sud de la France que germa en lui cette passion pour les fleurs et les animaux. En 1944, il obtint à Bâle son titre de docteur en zoologie et c'est dès après son mariage avec Noemi STOECKLIN, fille du peintre bâlois Niklaus STOECKLIN, qu'il se lança dans sa vie professionnelle comme zoologue. Ils partagèrent jusqu'au dernier jour une vie faite de travail, de joies et de soucis. C'est d'ailleurs aux grandes qualités de sa femme, et en particulier à sa richesse intérieure, qu'il doit une partie de ses succès scientifiques.

Martin LÜSCHER, alors jeune zoologue, occupa un premier poste d'assistant de recherche à Berne chez le Prof. F.E. LEHMANN; il eut ici l'occasion de se pencher sur les problèmes touchant à la physiologie du développement chez les amphibiens. Il rencontra par la suite son grand maître en la personne du Prof. Vincent WIGGLESWORTH, de Cambridge, spécialiste en physiologie des insectes qui l'accueillit pour poursuivre ses travaux. Martin LÜSCHER reconnut en Sir WIGGLESWORTH le fondateur d'une nouvelle

¹ Traduit de l'allemand par Martine Ammann (CH-1295 Mies).

direction de recherche, la physiologie expérimentale des insectes. LÜSCHER quitta alors l'Angleterre pour s'installer à Paris où il s'initia à la biologie des termites auprès du zoologue et spécialiste des termites de renommée mondiale, le Prof. P.P. GRASSÉ; il trouvera ici l'impulsion pour ses principales activités de recherches, soit la détermination des castes chez les termites. Il ne voulut toutefois pas limiter sa connaissance des termites aux seuls travaux de laboratoire et saisit l'occasion d'approcher des colonies de termites évoluées lors d'une expédition en Afrique. Il fut particulièrement fasciné par la structure de leurs nids qui pouvait atteindre 4 mètres de hauteur et reconnut pour la première fois que leur architecture intérieure correspondait à la conception ingénieuse d'un système de respiration avec régulation de température et d'humidité, un système de circulation mû par le réchauffement de l'air à l'intérieur du nid. Après avoir accompli différents travaux dans le terrain, le chercheur passa encore aux USA une année déterminante du point de vue de sa spécialisation; il travailla ensuite à l'Institut tropical suisse à Bâle avant d'être appelé en 1954 comme professeur à l'Université de Berne où il présida à la création d'un nouveau département de zoophysologie. Nommé professeur ordinaire en 1965, il occupa pendant quatre ans le poste de directeur de l'Institut de zoologie. Il fut doyen de la Faculté des Sciences au cours de l'année académique 1967/68 et, dès 1969, membre du Conseil du Fonds national suisse pour l'encouragement de la recherche scientifique. Sa dernière grande période d'activité le conduisit à Nairobi où il forma un groupe enthousiaste de recherches sur les termites dans le cadre d'un projet qu'il dirigea au nouveau « *International Center of Insect Physiology and Ecology* ».

Martin LÜSCHER porta son titre avec modestie et quiétude. Son enseignement était d'une clarté simple et évidente, sa critique toujours constructive, sa motivation de chercheur puisant sa force dans sa passion de l'observation, sa soif de connaître et de comprendre les relations entre les êtres. Il fut, comme bien d'autres chercheurs avant lui, fasciné par l'organisation mystérieuse des colonies de termites. Comment, en effet, toutes les différentes castes comprenant les ouvriers, les soldats et les individus destinés à la reproduction pouvaient-elles, sur la base d'une même origine, se développer de façon si équilibrée d'un point de vue numérique ? L'approche de la société de termites, telle qu'elle a été entreprise en Afrique, ainsi que la méthodologie de la physiologie expérimentale du développement, approfondie en cours d'étude, conduisirent à de nouvelles découvertes : tout comme dans l'organisme simple, toutes les composantes de l'organisme social sont soumises à une interaction constante. Martin LÜSCHER prit conscience de l'importance des « *hormones sociales* » comme agents de communication et de régulation dans la société d'insectes et a adopté à cet effet le terme aujourd'hui largement répandu de « *Phéromone* ». Les phéromones régulent la formation de la structure sociale. Les hormones déterminent les phases de développement de l'individu; ces dernières sont commandées et contrôlées par les phéromones. Pour parvenir à une meilleure compréhension de ces rapports, LÜSCHER élargit son activité de recherche à la recherche fondamentale sur les mécanismes d'interaction hormonale. Martin LÜSCHER et ses collègues ont par leurs travaux suivi l'évolution rapide des méthodes modernes d'analyse. Il s'acquit ainsi rapidement une renommée internationale comme spécialiste des termites et physiologiste des insectes.

Il conserva pourtant tout au long de sa vie son amour pour la campagne, pour les plantes, les animaux et pour ses semblables. J'ai encore très présentes à l'esprit les nombreuses heures passées dans la brousse africaine avec cet homme paisible, patient et détendu, s'émerveillant à la vue d'une termitière ouverte. C'est de là que naîtront l'impulsion et la motivation de sa vie de chercheur : la question suscitée par l'admiration et l'émerveillement, l'étonnement devant l'incompréhensible et le merveilleux. C'est en effet cette forme d'éthique, associée à la précision scientifique et au génie du chercheur, qui lui conféra cette place d'envergure dans le monde de la science.

L'écologie des fourmis : problèmes et perspectives

PAR

Cesare BARONI-URBANI

Muséum d'histoire naturelle, Augustinergasse 2, CH-4051 Bâle

Summary

The current status of ant ecology and its significance in a broader ecological context is reviewed. The author deals with the following set of parameters assumed to be among the most significant: 1. Variation and adaptation. In heterozygotic organisms natural selection tends to fix the allele frequency and morphological divergence as lower than in other animals. On the other hand, evidence for sibling species being karyologically and ecologically separate is available for a relatively high proportion of the investigated cases. Further research suggests a possible interaction between the genotype and the environment. 2. Foraging and nutrition. Ants are privileged feeders in general because of their high concentration of individuals in most colonies and environments and because of the recruitment behaviour which allows a higher number of individuals per unit time to exploit food sources. The quantitative advantages of recruitment on random foraging are shown by a simple mathematical model. Both these properties (high individual concentration and recruitment behaviour) are coupled with a broad food tolerance for many species. Recorded extremes range from urea to photographic gel. 3. Reproduction and growth. A single queen can produce several hundreds of new females in a year and the potentially explosive demographic increase which would result just in a short lapse of years is kept down to a more or less constant threshold by numerous predators at the time of nuptial flight or of colony foundation. Among these predators, the ants themselves, of the same or of another species, often play an important role. Once a new colony starts it will also increase up to a given demographic threshold which is merely conditioned by environmental factors. Particularly successful polygynic species with a high reproductive potential avoid local overpopulation by means of polycalic nesting behaviour. In this way, the population increase in favourable conditions has virtually no limits and one record in the literature describes a polycalic supercolony of red wood ants consisting of about 1,200 nests connected by over 100 km trails over a 70 hectares area. 4. Predation. Nearly all ants are active predators and hunting of preys continues even beyond the true alimentary demand of the colony. For this reason the price of population maintenance for ants is among the highest in the animal kingdom: the maintenance of 1 mg biomass of *Myrmica rubra* in Poland

requires 183 mg food during the activity season. 5. Competition. Inter- and intraspecific competition are an important component of ant patterns. They are well documented by several cases of mutually exclusive territoriality, contiguous nonoverlapping foraging areas and mosaic distributions of related species among islands of an archipelago. From all this one can deduce that most of the biota inhabited by ants are saturated or near to the saturation level. Immigration of one alien species or considerable demographic increase of a resident one can be made only at the expenses of one or more other species. Sometimes a very efficient competition and a high population density in some environments allow for coexistence of trophically related species only if they show nonoverlapping or little overlapping circadian foraging activities. The result of such a situation is an even deeper exploitation of the environment by ants. 6. Dispersal capacities. The dispersal capacities of ants seem to be potentially immense even for species with apterous queens and endogaecic behaviour. In most instances the main factor avoiding a continuous colonization of new areas is the pre-existence of other ant species. In spite of this, particularly successful tramp species are widespread at every latitude and some entire faunas, like the ant fauna of Eastern Polynesia, are likely to be mere the result of passive transport by man.

From all this it is deduced not only that ants play a dominant role in most terrestrial ecosystems, but that their study is likely to contribute significantly to the understanding of general ecological problems and to the construction of useful predictive models.

Introduction

Tout d'abord, il est juste de se demander s'il est sensé de parler d'une écologie des fourmis en tant que discipline privilégiée ou séparée de bon droit des autres. A notre avis, il y a des raisons valables : en premier lieu, les fourmis sont parmi les animaux les plus représentés dans un nombre très élevé de biocénoses et leur densité individuelle et biomasse relative leur confèrent un rôle prépondérant parmi les autres invertébrés terrestres.

Mais, c'est surtout grâce à leur vie sociale que l'étude des fourmis permet d'approcher certains problèmes écologiques d'une façon différente que chez d'autres animaux avec des résultats parfois du plus haut intérêt.

Tout d'abord, chaque colonie habite un nid plus ou moins fixe dans l'espace, ce qui permet une analyse de la distribution spatiale beaucoup plus détaillée que chez d'autres animaux. En plus, la présence simultanée de plusieurs individus dans chaque colonie fait que ainsi le territoire est occupé en même temps par des individus différents à plusieurs endroits et rend beaucoup plus aisée une analyse quantitative de certaines activités de la colonie tout simplement en enregistrant le nombre d'individus destinés à une certaine tâche.

Il en ressort que, si l'étude des rapports entre les fourmis et le milieu n'a pas beaucoup de chances de fournir des résultats sensiblement différents que chez d'autres animaux, c'est surtout la synécologie qui est susceptible de profiter considérablement des conditions spéciales des fourmis en tant qu'individus eusociaux et largement répartis dans la plupart des écosystèmes terrestres.

Pour avoir une idée de ce rôle important que l'on vient d'attribuer aux fourmis et des perspectives que son étude fait entrevoir, il faudra considérer les 6 paramètres suivants, choisis entre les plus susceptibles d'affecter l'impact biocénétique: 1. Variation et adaptation. 2. Fourragement et nutrition. 3. Reproduction et accroissement. 4. Prédation. 5. Compétition. 6. Capacité de déplacement.

1. *Variation et adaptation*

Théoriquement, des animaux à haploïdie masculine, comme les fourmis, devraient évoluer à une vitesse 1/3 plus élevée que ceux à mâles diploïdes (HARTL, 1972). Mais si l'on compare, p. ex., la grande homogénéité de la faune myrmécologique de l'ambre de la Baltique (WHEELER, 1914) de l'Oligocène inférieur, avec la faune contemporaine, on est tenté d'admettre avec d'autres (p. ex. MAYR, 1942:140) que l'évolution des fourmis est stagnante depuis le Miocène. Les cas bien connus d'espèces fossiles telles que *Lasius schiefferdeckeri* (presque impossible à distinguer du contemporain *L. niger*) et *Formica flori* (très semblable à la paléarctique récente *Formica fusca*) sont tellement en contraste avec ce qu'on connaît dans d'autres faunes contemporaines que certains chercheurs ont exprimé le doute que les fossiles en question étaient seulement des falsifications produites à fin lucrative (p. ex. CROWSON, 1970).

Nous savons maintenant que ce n'est pas le cas, mais l'étude des fourmis contemporaines montre déjà un nombre proportionnellement important de différences entre la systématique à base purement morphologique et le peu de données cytogénétiques disponibles. Des espèces morphologiquement constantes dans des genres tels que *Rhytidoponera* et *Myrmecia*, parmi d'autres, montrent des différences caryotypiques remarquables entre populations morphologiquement identiques (IMAI et al., 1977).

L'espèce normalement connue sous le nom de « *Aphaenogaster rudis* » aux Etats-Unis, dans le Nord de l'Etat de New York comprend deux populations qui diffèrent entre elles par la formule chromosomique, par leur écologie, et, très faiblement, par leur coloration. Cette même espèce, dans le NE de la Georgie, se manifeste sous forme d'au moins trois espèces cryptiques à formule chromosomique $n = 18, 20$ et 22 qui ont une distribution allopatrique et diffèrent aussi par les micromilieus préférés (CROZIER, 1977).

Il apparaît donc que chez les fourmis, l'évolution par rapport au milieu peut jouer un rôle important et difficile à détecter sur base purement morphologique.

Le cas bien connu des deux *Solenopsis* cryptiques *invicta* et *richteri* importées aux Etats-Unis de l'Amérique du Sud et avec *richteri* déplaçant d'abord la faune locale et étant déplacée après à son tour par l'invasion de *invicta* (BUREN, 1972) est, au contraire, un exemple d'espèces à morphologie très proche, mais dont le comportement compétitif ne laisse pas de doutes sur la similarité de préférendum écologique et sur l'importance de reconnaître la séparation entre les deux taxa.

Le peu de données disponibles montre que, comme le modèle théorique faisait supposer (HARTL, 1971), la diversité génétique chez les fourmis est inférieure à celle d'autres animaux en vertu du fait qu'en l'absence d'hétérozygotes, la sélection naturelle tend à fixer la fréquence des allèles.

Les données de PAMILO et al. (1978) sur 13 espèces de *Formica* sont significatives à cet égard. D'après ces auteurs l'on pourrait reconnaître une sorte d'interaction entre le génotype et le milieu dans le sens qu'il y a corrélation entre la quantité de variabilité génétique observée et le comportement de nidification de l'espèce. D'après TAYLOR et MITTON (1974), en outre, il y aurait une corrélation étroite entre l'activité enzymatique des allozymes de l'amylase et les variations de température.

2. Fourragement et nutrition

La nutrition joue un rôle important dans beaucoup de formes d'adaptation et la plupart des fourmis paraissent souvent omnivores ou presque. PHAM-TU-THIEN (1924) donne une liste des sources de nourriture habituelles pour *Pheidologeton diversus* dans l'Indochine. Les substances végétales vont du riz aux fleurs, aux feuilles et aux écorces des arbres, alors que la nourriture d'origine animale comprend des possibilités différentes telles que des arêtes de poisson, des escargots et même le cannibalisme. Cette espèce ne dédaigne pas les glucides dont elle s'approvisionne en lèchant les pucerons.

Parmi les ressources alimentaires les plus extraordinaires citées pour les fourmis, il vaut la peine de rappeler ici la gélatine photographique (BROWN, 1969) et l'urée (MAHDIHASSAN, 1977). BHAKTAR et WHITCOMB (1970) ont proposé une diète pour l'élevage artificiel des fourmis à base d'agar, d'œufs de poulet, de miel et d'une capsule commerciale contenant 19 vitamines et minéraux différents. Cette diète a donné de bons résultats (p. ex. elle a permis la production de sexués) pour 28 des 30 espèces testées. Mais aucune affinité phylogénétique ou écologique apparente n'a pu être mise en évidence entre les espèces qui ont montré une tolérance comparable à ce régime. En outre, quand la capsule de vitamines et de minéraux était omise du régime, les résultats étaient beaucoup moins satisfaisants (p. ex. on n'obtenait plus la production de sexués).

Le large éventail alimentaire de beaucoup d'espèces pourrait pourtant tromper. L'on connaît déjà pas mal d'espèces à régime alimentaire très spécialisé. C'est le cas de beaucoup d'espèces à mœurs endogées telles que les membres de la tribu des Dacetini qui semblent spécialisés à se nourrir de certaines espèces de Collembolés (WILSON, 1953). D'autres espèces, telles que le Ponerine *Leptogenys elongata* semblent se nourrir surtout d'Isopodes (WHEELER, 1904). Parmi les consommateurs de substances végétales, les Attini, spécialisés à se nourrir d'une seule espèce de champignons cultivée par eux-mêmes sont remarquables (WEBER, 1972).

En général, les consommateurs à régime alimentaire varié devraient être mieux adaptés à un nombre plus élevé de milieux, alors que les consommateurs spécialisés ont tendance à bénéficier d'un degré d'assimilation beaucoup plus élevé de la nourriture ingérée. Il paraît donc que la plupart des fourmis numériquement dominantes sont presque toujours des omnivores ou, au moins, à régime alimentaire assez varié. Même des prédateurs non spécialisés, mais très efficaces tels que les *Dorylus* (*Anomma*) ne dédaignent pas occasionnellement de la nourriture d'origine végétale (GOTWALD, 1974). Aussi le cas des *Atta* d'Amérique ne constitue qu'une exception apparente au principe des avantages de la polyphagie. Leur spécialisation apparente à se nourrir d'une seule espèce de champignons se base, en effet, sur une variété

presque inépuisable de matière végétale qui constitue le substrat pour la culture des champignons.

Mais un autre aspect de la nutrition chez les fourmis est d'importance primaire et représente une simple conséquence de leur vie sociale : leur capacité d'exploiter une source de nourriture en l'absence de compétiteurs, comme c'est souvent le cas, grâce au maintien d'un territoire.

En outre, la capacité de recrutement des camarades à une source de nourriture, permet aux fourmis une exploitation beaucoup plus rapide et massive par rapport à celle d'une autre espèce quelconque de la même taille, mais à mœurs non sociales.

Cet avantage peut être facilement modelé comme suit : p étant la probabilité de trouver de la nourriture distribuée aléatoirement et N le nombre d'individus présents sur une certaine surface, pour une espèce non sociale, la variation du nombre d'individus qui se nourrissent sera

$$\frac{dN}{dt} = -N_i p_i \quad [1]$$

c'est-à-dire
$$\int_{N_0}^N \frac{dN'}{N' p_i} = \int_0^t dt \quad [2]$$

ce qui donne
$$N_0 = N - N_0 e^{-tp} \quad [3]$$

La courbe exprimant la variation de N est donnée à la fig. 1 (B).

Pour une fourmi, à l'équation [1] il faut ajouter aussi la probabilité de recruter un autre individu une fois que la nourriture a été découverte (q), ce qui donne

$$\frac{dN}{dt} = -q_i (N_i - N_i p_i) p_i \quad [4]$$

en écrivant, pour simplifier

$$-(q_i p_i - q_i p_i^2) N_i^2 = -\alpha N^2 \quad [5]$$

on a
$$\frac{dN}{dt} = -\alpha N^2 \quad [6]$$

$$\int_{N_0}^N \frac{dN'}{N'^2} = \int_0^t dt' \quad [7]$$

dont la solution est
$$N = N_0 - \frac{1}{\alpha t + 1/N_0} \quad [8]$$

avec $\alpha = q (p - p^2) > 0$.

A remarquer que [8] est identique à [3] si $q = 0$.

La figure 1 (A) montre l'allure de cette fonction et il est évident que la montée de la courbe est d'autant plus rapide que les valeurs de q sont grandes,

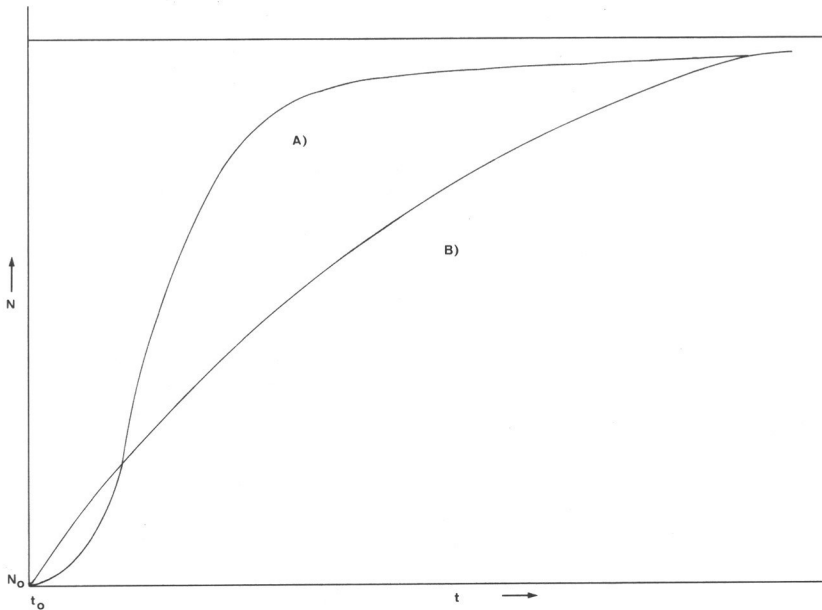


Fig. 1 — Variation attendue du nombre d'individus exploitant des sources alimentaires aléatoirement distribuées sur une surface déterminée dans le cas de fourrage individuel (B) et dans le cas d'une espèce qui recrute les camarades aux sources de nourriture (A).

c'est-à-dire d'autant plus que le mécanisme de recrutement de l'espèce est efficace.

Il paraît donc évident qu'un mécanisme de recrutement efficace, couplé au contrôle du territoire et à une large polyphagie, doivent permettre aux fourmis un contrôle presque absolu des ressources alimentaires dans beaucoup de milieux. Cela a pu être mis en évidence expérimentalement, p. ex., par BARONI-URBANI et AKTAÇ (1980) qui, dans une steppe de la Turquie, ont observé plus de 99,9 % de fourmis parmi les animaux visitant des appâts protéiques, lipidiques et d'hydrates de carbone. La préférence pour chaque type de nourriture est visible à la figure 2 qui est construite sur la base de toutes les fourmis observées visitant les différents appâts. L'on peut facilement remarquer que tous les appâts sont visités par l'une ou l'autre espèce, mais, la préférence absolue va aux substances sucrées qui sont d'ailleurs très rares ou absentes dans le milieu observé.

3. Reproduction et accroissement

La vitesse d'accroissement d'une population est un paramètre d'importance fondamentale. Une population est en équilibre quand la natalité est égale à la mortalité. Chez les fourmis, la vitesse d'accroissement potentielle est souvent énorme à l'époque du vol nuptial. D'après PETAL (1978) la production de sexués est responsable de 16 à 62 % de la productivité totale d'une colonie.

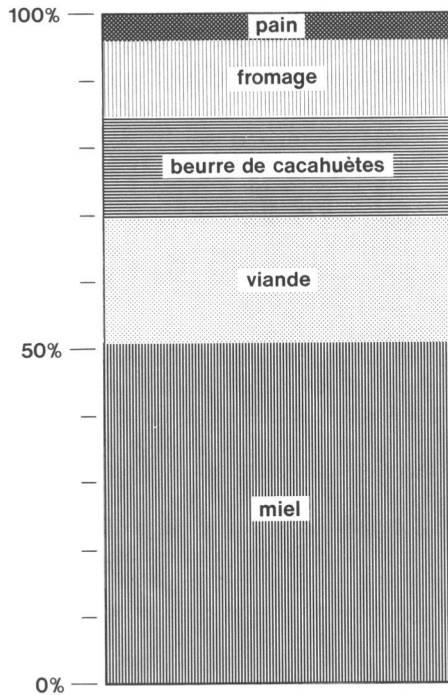


Fig. 2 - Exploitation de différents appâts distribués aléatoirement et non simultanément sur le terrain par une communauté de 14 espèces de fourmis dans une steppe de la Turquie. Redessiné d'après Baroni Urbani et Aktaş (1980).

Si l'on admet que la moitié de cette quantité est représentée par des femelles, filles d'une seule ou de peu de reines et que chaque nouvelle femelle est une fondatrice potentielle, la capacité d'accroissement qui en résulte est énorme. Vols nuptiaux engageant plusieurs milliers d'individus sont bien connus dans la littérature, même pour des espèces à colonies relativement peu peuplées, telles que *Myrmica laevinodis* (voir p. ex. HUBBARD et NAGELL, 1976). Il est évident, d'autre part, que seule une fraction infime de cette quantité de fondatrices potentielles arrive à établir une nouvelle colonie. Parmi les prédateurs les plus efficaces, il faut rappeler les fourmis elles-mêmes (de la même ou d'autres espèces), les libellules et plusieurs espèces d'oiseaux. Parmi les moins connus, mais apparemment efficaces, au moins dans certaines situations, rappelons le milan (L. HOTTINGER, comm. personnelle), plusieurs espèces de poissons (WAHTOLA, 1971) et les guêpes du genre *Vespula* (CHAPMAN, 1963). Une fois qu'une femelle fécondée réussit à fonder une nouvelle colonie, au moins s'il s'agit d'une espèce polygyne, il n'y a pas de limites théoriques à un accroissement continu de la population de la colonie. Il est évident que par l'adoption de reines nouvelles, le potentiel reproducteur de la colonie pourrait doubler ou plus après chaque vol nuptial.

En effet, ce n'est pas le cas et il paraît que même les espèces polygynes atteignent un niveau de saturation de la population qui est probablement ana-

logue au modèle logistique obtenu empiriquement par BITANCOURT (1941) ou bien par le modèle plus sophistiqué de BRIAN (1965). Une raison de ce comportement est, intuitivement, la nécessité d'éviter une concentration trop élevée d'individus par unité de surface. Une preuve à posteriori de cette hypothèse est représentée par les espèces polygyniques et polycaliques. La polycalie permet, en effet, l'accroissement presque illimité d'une colonie unique qui occupe en même temps un territoire de grandeur proportionnelle à sa population. L'exemple le plus extraordinaire de ce phénomène est sûrement représenté par la supercolonie de *Formica lugubris* du Jura décrite par GRIS et CHERIX (1977). D'après ces auteurs, la colonie en question compterait environ 1200 nids répartis sur 70 hectares et connectés par près de 100 km de chemins. La conclusion logique que l'on peut tirer de ces observations est que non seulement le nombre d'individus par colonie est sujet à des limites supérieures probablement exogènes, mais aussi le nombre d'individus par unité de surface. A ce sujet, il est probable que la plupart des milieux abritent un peuplement en fourmis près du niveau de saturation et, si des modifications interviennent, elles sont surtout des modifications qualitatives, dues à l'invasion d'une espèce dominante qui s'installe aux frais d'un ou plusieurs anciens colonisateurs. A cause du potentiel de dispersion énorme sus-mentionné, ce processus est probablement assez rapide et des variations appréciables sont parfois visibles dans un délai de peu d'années comme CONKLIN (1972) l'a montré pour trois différents milieux du Colorado.

4. Prédation

Presque toutes les fourmis exercent une activité prédatrice qui est, la plupart du temps, très efficace pour deux raisons différentes. En premier lieu, comme on l'a vu, elles ont tendance à remplir tout espace vide soit par leurs nids, soit par leurs territoires de chasse. En second lieu, leurs mœurs sociales font ainsi, que les butineuses continuent à ramasser des proies et à recruter d'autres individus sur le territoire de chasse indépendamment du besoin réel de nourriture de la colonie. Il s'en suit que le prix de maintenance de la population chez les fourmis est probablement le plus élevé de tout le règne animal. KAJAK et coll. (1972) ont calculé que dans une prairie polonaise, 1 mg de biomasse de *Myrmica* nécessite 183 mg de nourriture pendant la saison d'activité, contre, p. ex., 32 mg pour des araignées habitant le même milieu.

L'activité prédatrice des fourmis serait donc beaucoup plus poussée que pour d'autres animaux. Toujours d'après KAJAK et coll. (l.c.), une colonie de *M. rubra* peut consommer jusqu'à 8500 mg de biomasse par jour. CHERIX (sous presse) compte entre 8 proies par heure (à 3 heures du matin) et 237 proies par heure (à 2 heures de l'après-midi), transportées sur une piste pour une seule fourmière de *Formica lugubris* dans le Jura. D'après une extrapolation audacieuse et bien connue de PAVAN (1959), toutes les espèces du groupe *Formica rufa* sur les Alpes italiennes, dévorent 24 000 tonnes de nourriture par an, dont 14 000 sont représentées par des insectes.

DE BRUYN et MABELIS (1972) attribuent une grande importance à l'activité prédatrice des *Formica* qui comporterait même le cannibalisme d'une façon régulière. La prédation interspécifique et intraspécifique seraient, d'après ces auteurs, des facteurs d'homéostasie soit pour l'espèce elle-même, soit pour ses proies les plus communes.

Le régime alimentaire de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* dans le Sud des Etats-Unis comprend pratiquement tous les groupes d'invertébrés représentés en quantité discrète dans le milieu habité (WILSON et OLIVIER, 1969).

Un autre chiffre impressionnant est fourni par TOPOFF (1972) qui rapporte comment une colonie d'*Eciton burchielli* ramène plus de 100 000 proies animales par jour.

Ces derniers chiffres se réfèrent naturellement à des espèces parmi les plus remarquables par leur comportement et leurs colonies peuplées, mais il est fort probable que beaucoup d'autres espèces à biologie moins spectaculaire exercent un rôle tout à fait comparable à celui susmentionné, tout simplement grâce à une plus haute densité de colonies par unité de surface.

Bien que relativement peu de fourmis et pratiquement aucune des numériquement dominantes ne soient des prédateurs spécialisés, il y a un certain nombre d'espèces qui ont la réputation d'être des agents efficaces pour le contrôle biologique. A part le cas bien connu des *Formica* du groupe *rufa* susmentionné, l'on peut encore citer le cas curieux de *Wasmannia auropunctata*, nuisible en Amérique qui est sa patrie (SMITH, 1965) et réputée utile en Afrique où elle a été importée (BRUNEAU DE MIRÉ, 1969).

Cette valeur attribuée aux fourmis en tant que facteurs importants du contrôle biologique, malgré la diversification générale de leur régime alimentaire, est certainement due à quelques particularités biologiques telles que la capacité d'adaptation à plusieurs milieux différents, la mobilité, et une capacité de consommation des proies très élevée.

5. Compétition

La compétition pour une ressource alimentaire en quantité limitée n'est pas le seul type de compétition possible chez les fourmis. Grâce à leur comportement territorial (BARONI-URBANI, 1979), il est probable que la forme de compétition la plus commune soit une compétition spatiale pour assurer une surface minimale nécessaire à la survie de la colonie.

D'après les observations de BRIAN (1952 a et b) sur différentes espèces de *Myrmica*, la compétition spatiale s'exerce même au niveau de la place d'implantation du nid.

Chez les fourmis en général, la compétition intraspécifique entre colonies différentes est surtout de nature spatiale, c'est-à-dire qu'elle se manifeste surtout par le comportement territorial. Ce comportement joue en effet un rôle important dans la stabilisation démographique en évitant un accroissement trop élevé de la population. D'après le peu d'informations et d'indications disponibles, l'on peut facilement supposer que la plupart des milieux habités par des fourmis sont saturés ou près du niveau de saturation (BARONI-URBANI, 1979). Celui-ci est probablement l'un des traits les plus remarquables des peuplements myrmécologiques, même par rapport à d'autres insectes sociaux, tels que les termites, où la compétition pour la nourriture est rare et représente un facteur secondaire du peuplement (EMERSON, 1955). Une conséquence assez remarquable de cette compétition spatiale stricte chez les fourmis est représentée par la haute fréquence des distributions en mosaïque dans les faunes des fourmis insulaires. Ce type de distribution affecte 2 espèces de *Pseudomyrmex* et 2 de *Camponotus* qui représentent ensemble plus de 40% de la faune de 10 îlots des Keys de la Floride d'après les données de

MAC ARTHUR et WILSON (1967 : 63). D'après BARONI-URBANI (1974), une compétition mutuellement exclusive est démontrable pour les 7,3 % des fourmis de l'archipel toscan et pour les 22,1 % des fourmis des petites îles de la Polynésie.

La compétition spatiale chez les fourmis peut être restreinte à deux seules espèces dominantes comme c'est le cas entre *Pheidole megacephala* et *Iridomyrmex humilis* à Bermuda (LIEBERBURG et al., 1975), ou bien à une seule comme c'est le cas pour *Iridomyrmex purpureus* en Australie (GREENSLADE, 1975), où l'espace favorable à cette espèce est partagé entre territoires différents et à limites bien démarquées le long desquels les combats sont fréquents.

La compétition intraspécifique paraît pourtant beaucoup plus efficace que l'interspécifique, comme LÉVIEUX (1971) l'avait déjà remarqué pour *Camponotus acvapimensis* en Afrique. Les femelles fondatrices de cette espèce s'installent toujours en dehors des surfaces à forte présence de la même espèce, mais sans attribuer trop d'importance à la présence d'autres fourmis. Néanmoins, un travail récent de DE VROEY (1979) parvient à des résultats tout à fait différents pour *Myrmica rubra* où la compétition interspécifique serait beaucoup plus forte que l'intraspécifique. Cette constatation est bien documentée et nettement en contraste avec les données de la littérature précédente et avec ce que l'on pouvait attendre d'après le théorème de GAUSE (1934). Selon l'auteur même du travail, ce contraste serait dû au fait que *M. rubra* est une espèce polygyne et donc obligatoirement plus «tolérante» envers les autres individus de la même espèce, étant donné son habitude à l'adoption de nouvelles reines et la nécessité d'une capacité de reconnaissance des camarades plus élastique.

Dans les dernières années pourtant, l'on a commencé à apprécier l'importance d'une séparation temporelle au lieu de spatiale entre espèces en compétition pour la nourriture. Le phénomène a été signalé par BARONI-URBANI (1969) dans un pâturage des Apennins entre deux espèces numériquement codominantes de *Lasius* et de *Tetramorium* et par STEBAEV et REZNIKOVA (1972) chez 2 espèces de Formica dans la Sibérie méridionale.

La même séparation temporelle se retrouve entre *Solenopsis invicta* et *Monomorium minimum* dans la Louisiane (BARONI-URBANI et KANOWSKI, 1974) et peut être généralisée non seulement à des couples, mais à des sous-ensembles d'espèces dans des communautés entières (BARONI-URBANI et AKTAÇ, 1980). D'après LEVINS et al. (1973), les communautés de fourmis, étudiées sur les 140 îles du banc de Porto Rico, comprennent en moyenne près de 8 espèces chacune, et ces espèces se partagent le même milieu surtout en fourrageant à des heures ou à des températures différentes, ou bien en exploitant des sources alimentaires diverses.

Ce mécanisme paraît donc jouer un rôle important dans beaucoup de communautés de fourmis hétérogènes et le point à étudier reste de savoir si une telle séparation temporelle est une conséquence de la compétition avec d'autres espèces ou si plutôt, le milieu même permet l'invasion seulement de la part des espèces qui ont un rythme nyctéméral différent.

On admet généralement que les fourmis n'ont pas le sens du temps (REICHLER, 1943) et les mêmes deux espèces de *Tetramorium* et de *Lasius* observées par BARONI-URBANI (l.c.) sur les Apennins, ont été étudiées par

BRIAN et al. (1965) en Angleterre, où elles ne montrent aucune séparation temporelle, mais spatiale, ce qui dément la possibilité d'un apprentissage pour l'une ou l'autre espèce dû à l'influence exercée par un compétiteur. Pourtant la complémentarité temporelle est parfois si marquée qu'il est difficile de l'imaginer comme simple résultat sélectionné aléatoirement parmi un ensemble limité d'espèces.

La plupart des fourmis ont une activité nyctémérale bien définie (BARONI-URBANI, 1965), soit qu'elle soit endogène, soit qu'elle soit déterminée par des facteurs du milieu : il paraît donc raisonnable d'admettre que les rythmes complémentaires susmentionnés sont au moins en partie adaptés à certains facteurs du milieu qui sont, à leur tour, négativement corrélés avec la présence du compétiteur. En outre, même le compétiteur diminue fortement leur capacité de recrutement en engageant dans le combat les butineuses adversaires et perfectionne inévitablement la complémentarité des rythmes.

Le résultat d'une telle séparation temporelle entre espèces à régime alimentaire semblable est une exploitation encore plus massive du milieu : dans des milieux particulièrement pauvres comme les steppes turques susmentionnées les fourmis sont, par conséquent, les seuls animaux observables en quantité discrète.

6. Capacité de déplacement

En tant qu'animaux sociaux et qui vivent dans des nids qui abritent toute la colonie au moins pour de longues périodes de la vie, les fourmis sont censées exhiber une mobilité réduite. Evidemment, pour les femelles qui font un vol nuptial, les capacités de dispersion passive et leur possibilité de coloniser au hasard une région quelconque sont, théoriquement, presque illimitées. Mais des cas de distribution passive sur une longue distance sont connus aussi pour des espèces à femelles aptères et délicates telles que les *Leptanilla* qui habitent les îles Ogasawara, presque jamais peuplées par l'homme, d'origine sûrement volcanique récente et à quelques milliers de kilomètres de la terre la plus proche (BARONI-URBANI, 1977).

LEVINS et coll. (1973) estiment à 3400 par an le nombre de nouvelles introductions de fourmis dans les îles du banc de Porto Rico.

Evidemment, ces déplacements de fourmis sont essentiellement des déplacements passifs, mais ils offrent quand même des avantages d'adaptation puisque les femelles sont ainsi transportées aux endroits de concentration éolienne et de pluie.

Un corollaire essentiel à cette capacité de dispersion très élevée est que le facteur le plus important limitant la distribution des fourmis est probablement la présence d'autres fourmis de la même espèce ou à valence écologique semblable qui exercent un contrôle très sévère sur la plupart des surfaces aptes à la colonisation. Le cas de *Camponotus acvapimensis* décrit par LÉVIEUX (1971), et déjà cité auparavant, en est un bon exemple.

Naturellement, le transport aérien n'est pas le seul possible chez les fourmis et l'on connaît des cas de colonies entières transportées dans l'océan Atlantique sur un tronc d'arbre flottant (WHEELER, 1916).

Mais la plupart des déplacements importants de fourmis sont sûrement dus à l'intervention de l'homme. C'est par ce moyen de transport que toutes

les nombreuses espèces nuisibles ont été distribuées dans les cinq continents, mais l'homme est probablement aussi responsable du transport d'espèces beaucoup plus rares et moins agressives, telles que le parasite social *Anergates atratulus* de l'Europe aux Etats-Unis (BROWN, 1957).

En outre, l'on sait maintenant que près de la moitié des fourmis de la Polynésie a été importée par l'homme avec la civilisation européenne dans les derniers quatre siècles et, probablement, toutes les espèces des îles à l'Est de Rotuma, Samoa, Tonga et de la Nouvelle Zélande sont importées par l'homme (WILSON et TAYLOR, 1967).

Conclusion

Jusqu'à présent, l'on a essayé de démontrer le rôle fondamental joué par les fourmis dans la plupart des écosystèmes terrestres et leur intérêt écologique général. Il en ressort que l'étude de la plupart des biocénoses ne peut pas faire abstraction de celle des fourmis.

Pour des raisons seulement en partie contingentes, c'est-à-dire à cause de la présence de myrmécologues intéressés au problème, l'étude des fourmis est maintenant en tête de quelques recherches pilotes, telles que l'analyse des biomes insulaires qui offrent l'avantage de situations simples et limitées dans l'espace, et donc de grandes facilités de compréhension, d'expérimentation et de prévision. La compréhension profonde d'un écosystème quelconque demande l'intégration des résultats de différentes analyses de dynamique des populations, d'extinctions, de migrations, de l'ampleur de la niche, du comportement et de la capacité d'adaptation au milieu, de réaction envers les compétiteurs, etc.

Pour les fourmis, l'on dispose déjà de quelques données expérimentales et modèles théoriques pour bon nombre de ces problèmes que l'on pourra peut-être synthétiser plus vite que pour d'autres organismes en une seule théorie unifiée de la coexistence et de l'évolution qui permet des prédictions.

Bibliographie

- BARONI-URBANI, C., 1965. Sull'attività di foraggiamento notturna del *Camponotus nylanderii* Em. *Insectes Sociaux*, 12:253-264.
- BARONI-URBANI, C., 1969. Ant communities of the high altitude Appennine grasslands. *Ecology*, 50:488-492.
- BARONI-URBANI, C., 1974. Compétition et association dans les biocénoses des fourmis insulaires. *Rev. suisse Zool.*, 81:103-135.
- BARONI-URBANI, C., 1977. Materiali per una revisione della sottofamiglia Leptanillinae Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Basiliensia*, 2:427-488.
- BARONI-URBANI, C., 1979. Territoriality in social insects. In H. R. HERMANN (Ed.) « Social Insects », Vol. I, p. 91-120. Academic Press Inc., Londres et New York.
- BARONI-URBANI, C. and AKTAÇ, N., 1980. The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative Anatolian semi-steppic environment. Sous presse.
- BARONI-URBANI, C. and KANNOVSKI, P. B., 1974. Patterns in the red imported fire ant settlement of a Louisiana pasture: Some demographic parameters, interspecific competition and food sharing. *Environm. Entomol.*, 3:755-760.

- BHAKTAR, A. and WHITCOMB, W. H., 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomologist*, 53 :229-231.
- BITANCOURT, A. A., 1941. Expressão matemática do crescimento de formigueiros de *Atta sexdens rubropilosa* representado pelo aumento do número de olheiras. *Arch. Inst. Biol. São Paulo*, 12 :229-236.
- BRIAN, M. V., 1952a. Interaction between ant colonies at an artificial nest site. *The Entomologist's Monthly Magazine*, 88 :84-88.
- BRIAN, M. V., 1952b. The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.*, 21 :12-24.
- BRIAN, M. V., 1965. Social insect populations. Academic Press, New York et Londres, 135 p.
- BRIAN, M. V., HIBBLE, J. and STRADLING, D. Y., 1965. Ant pattern and density in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.*, 34 :545-555.
- BROWN, L. R., 1969. Odorous house ant feeds on photographic film. *J. Econ. Entomol.*, 62 :955-956.
- BROWN, Jr., W. L., 1957. Is the ant genus *Tetramorium* native in North America? *Breviora, Mus. Comp. Zool.*, Harvard, 72, 8 p.
- BRUNEAU DE MIRÉ, P., 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les mirides du cacaoyer, *Wasmannia auropunctata* Roger. *Café, cacao, thé*, 13 :209-212.
- BRUYN, DE, G. J. and MABELIS, A. A., 1972. Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. *Ekol. Polska*, 20 :93-101.
- BUREN, W. F., 1972. Revisionary studies on the taxonomy of the imported fire ants. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 7 :1-27.
- CHAPMAN, J. A., 1963. Predation by *Vespula* wasps on hilltop swarms of winged ants. *Ecology*, 44 :766-767.
- CHERIX, D., sous presse. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super colonie de *Formica lugubris* Zett. *Ins. Soc.*
- CONKLIN, A., 1972. A study of the ant populations at the plains foothill border, Colorado. *Southw. Naturalist*, 17 :43-54.
- CROWSON, R. A., 1970. Classification and Biology. Heinemann Educational Books Ltd., Londres, IX + 350 p.
- CROZIER, R., 1977. Evolutionary genetics of the Hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 22 :263-288.
- DE VROEY, C., 1979. Aggression and Gause's law in ants. *Physiol. Entomol.*, 4 :217-22.
- EMERSON, A. E., 1955. Geographical origins and dispersion of termite genera. *Fieldiana, Zool.*, 37 :465-521.
- GAUSE, G. F., 1934. The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GOTWALD, Jr., W. H., 1974. Predatory behavior and food preferences of driver ants in selected African habitats. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 67 :877-886.
- GREENSLADE, P. J. M., 1975. Dispersion and history of a population of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera : Formicidae). *Aust. J. Zool.*, 23 :495-510.
- GRIS, G. et CHERIX, D., 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Mitt. Schweiz. Entom. Ges.*, 50 :249-250.
- HARTL, D. L., 1971. Some aspects of natural selection in arrhenotokous populations. *Amer. Zool.*, 11 :309-325.
- HARTL, D. L., 1972. A fundamental theorem of natural selection for sex linkage or arrhenothoky. *Amer. Nat.*, 106 :516-524.

- HUBBARD, M. D. and NAGELL, B., 1976. Note on an extraordinarily high mating swarm in the ant *Myrmica laevinodis* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Entom. News*, 87:86.
- IMAI, H. T., CROZIER, R. H. and TAYLOR, R. W., 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*, 59:341-393.
- KAJAK, A., BREYMEYER, A., PEŃTAL, J. and OLECHOWICZ, E., 1972. The influence of ants on the meadow invertebrates. *Ekol. Polska*, 20:163-171.
- LEVIEUX, J., 1971. Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* (Hym. Form.) à l'aide de radio-isotopes. *Ins. Soc.*, 18:29-48.
- LEVINS, R., PRESSICK, M. L. and HEATWOLE, H., 1973. Coexistence patterns in insular ants. *Amer. Sci.*, 61:463-472.
- LIEBERBURG, I., KRANZ, P. M. and SEIP, A., 1975. Bermudian ants revisited: The status and interaction of *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis*. *Ecology*, 56:473-478.
- MAC ARTHUR, R. H. and WILSON, E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., XI + 203 p.
- MAHDIHASSAN, S., 1977. The black ant, *Camponotus* sp. feeding on urea. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 74:197-199.
- MAYR, E., 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York, 334 p.
- PAMILO, P., ROSENGREN, R., VEPSÄLÄINEN, K., VARVIO-AHO, S.-L. and PISARSKI, B., 1978. Population genetics of *Formica* ants I. Patterns of enzyme gene variation. *Hereditas*, 89:233-248.
- PAVAN, M., 1959. Attività italiana per la lotta biologica con formiche del gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alle foreste. *Min. Agric. & For., Collana Verde*, 4:1-80.
- PEŃTAL, J., 1978. The role of ants in ecosystems. In BRIAN, M. V. (Ed.) « Production ecology of ants and termites. IBP 13. Cambridge Univ. Press, p. 293-325.
- PHAM-TU-THIEN, 1924. Sur le régime alimentaire d'une espèce de fourmis indochinoises (*Pheidologeton diversus*) Ierdon. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 10^e série:131-135.
- REICHLER, F., 1943. Untersuchungen über Frequenzrhythmen bei Ameisen. *Z. vergl. Physiol.*, 30:227-251.
- SMITH, M. R., 1965. House-infesting ants of the Eastern United States. *U.S. Dept. Agric., Techn. Bull.* No. 1326, 105 p.
- STEBAEV, I. V. et REZNIKOVA, J. I., 1972. Two interaction types of ants living in steppe ecosystems in South Siberia, U.S.S.R. *Ekol. Polska*, 20:103-109.
- TAYLOR, C. E. and MITTON, J. B., 1974. Multivariate analysis of genetic variation. *Genetics*, 76:575-585.
- TOPOFF, H., 1972. Theoretical issues concerning the evolution and development of behavior in social insects. *Amer. Zool.*, 12:385-394.
- WAHTOLA, Jr., C. H., 1971. Winged ants as fish food. *The Prairie Naturalist*, 3:57-58.
- WEBER, N. A., 1972. Gardening ants. The Attines. *Mem. Amer. Phil. Soc.*, Philadelphia, Vol. 92, XVII + 146 p.
- WHEELER, W. M., 1904. A crustacean-eating ant (*Leptogenys elongata* Buckley). *Biol. Bull.*, 6:251-259.
- WHEELER, W. M., 1914. The ants of the Baltic amber. *Schrift. Phys. ökon. Ges. Königsberg*, 55:1-142.

- WHEELER, W.M., 1916. Ants carried in a floating log from the Brazilian mainland to San Sebastian island. *Psyche*, 33 :180-183.
- WILSON, E.O., 1953. The ecology of some North American Dacetine ants. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 46 :479-495.
- WILSON, E.O. and TAYLOR, R.W., 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera:Formicidae). *Pacific Ins. Monogr.*, 14 :1-109.
- WILSON, N.L. and OLIVIER, A.D., 1969. Food habits of the imported fire ant in pasture and pine forest areas in Southeastern Louisiana. *J. Econ. Entomol.*, 62 :1268-1271.

Comportement individuel lors de déménagements successifs chez *Myrmica rubra* L.

PAR

Martine ABRAHAM

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, Université libre de Bruxelles,
50, av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles

Summary

Individual carrying activity of *Myrmica rubra* L. was measured during successive nest-movings. 30% of the workers never carry. Idiosyncrasy of active workers seems to be relevant to a social order. The activity of each individual varies during successive movements, probably depending on the motivation of the ant. The manner of migrating of the workers is tested as a possible element of their motivation in carrying during the same movement.

De nombreux travaux montrent l'existence d'un polyéthisme chez la plupart des espèces de fourmis étudiées (revue dans WILSON, 1971, pp. 156-165). Nous tentons ici une analyse de ce phénomène, basée sur l'observation des caractéristiques comportementales individuelles des fourmis (idiosyncrasie).

Le comportement individuel des *Myrmica rubra* L. d'une colonie est suivi au cours de 7 déménagements induits en laboratoire à environ 5 jours d'intervalle selon une méthode précédemment décrite (ABRAHAM et PASTEELS, sous presse). La colonie étudiée se compose de 42 ouvrières, 4 reines et \pm 100 larves. Chaque fourmi porte une marque distinctive collée sur l'abdomen (VERRON et BARREAU, 1974).

Au cours de chaque expérience, on recense le mode d'arrivée des ouvrières vers le nouveau nid : les fourmis peuvent découvrir ce nouveau nid de manière tout à fait indépendante (exploratrices) ou être recrutées. Deux modes de recrutement interviennent : le transport, et le guidage chimique. Pour chaque transport observé, on relève la nature de la charge (couvain, reine ou ouvrière), et on identifie la ou les fourmis impliquées.

Le sociogramme de la figure 1 donne pour chaque individu (en abscisse) l'activité de transport déployée au cours des 7 déménagements (en ordonnée). 71% des ouvrières participent aux transports. La division du travail est nette, puisque 6 d'entre elles effectuent la moitié des transports; 2 fourmis ont, à elles seules, réalisé près d'un quart de ces actes. Une telle variabilité interindividuelle suggère l'existence d'une idiosyncrasie des ouvrières. En l'absence de toute information concernant le passé de la colonie, nous ne pouvons analyser les causes de ces particularités comportementales.

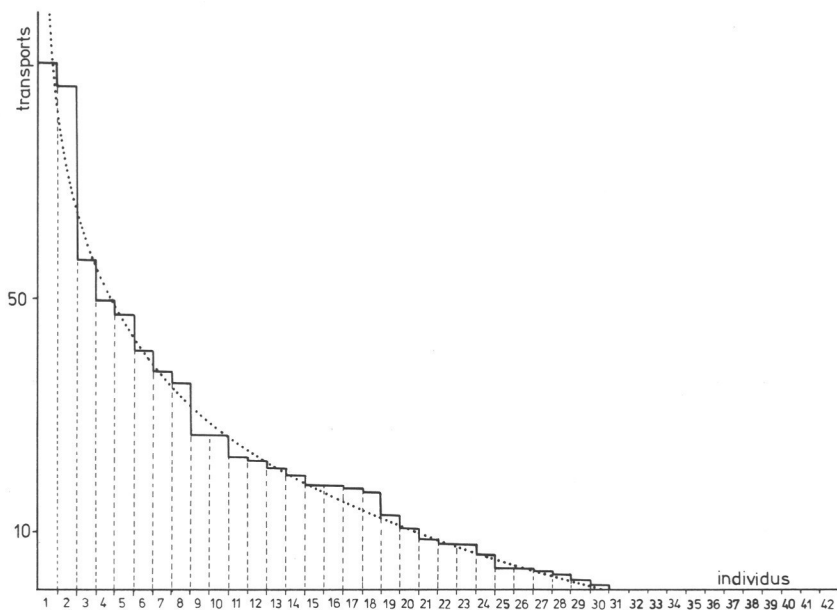


Fig. 1 — En trait plein: Sociogramme donnant l'activité de transport totale (7 déménagements) de chaque individu de la colonie. En trait pointillé: Courbe théorique (voir texte).

Chez cette espèce à ouvrières monomorphes, la pigmentation constitue une indication de l'âge des individus; on peut distinguer 5 catégories numérotées de 1 à 5 selon un degré de pigmentation croissant. Ceci nous a permis de montrer dans une précédente étude (ABRAHAM et PASTEELS, sous presse) que l'activité de transport dépend de l'âge. Ce résultat se voit confirmé ici: 29 des 30 transporteurs appartiennent aux catégories d'âge 3, 4 et 5.

Le graphique de la figure 1 montre une gradation du niveau d'activité entre les fourmis hyperactives et les inactives. La courbe théorique répondant à l'équation

$$y = 30 e^{-0.04x}$$

(où y représente le nombre d'individus ayant effectué au moins x transports) ne diffère pas significativement de la courbe observée. Ceci suggère l'existence d'un ordre social dont le déterminisme ne nous est cependant pas connu.

Le classement des ouvrières selon leur niveau d'activité reste constant au cours des 7 déménagements (KENDALL, $p < .001$). Sauf dans 1 cas, la corrélation reste significative lorsqu'on compare 2 à 2 des déménagements successifs. Elle tend à diminuer pour des déménagements plus éloignés dans le temps. Cependant, l'intensité de l'activité de transport varie fortement d'un déménagement à l'autre, son évolution tout au long des 7 expériences ne répond à aucune règle simple. Cette variabilité du comportement individuel témoigne de la plasticité de celui-ci et dépend probablement de la motivation de la fourmi au moment de l'expérience.

Le niveau d'activité d'une fourmi est-il lié à son mode d'arrivée vers le nouveau nid ? L'activité moyenne des exploratrices dans la suite du déménagement est de 5.84 transports; cette valeur est significativement supérieure (X^2 , $p < .001$) à l'activité moyenne des ouvrières guidées (2.16 transports); l'activité moyenne la plus faible est celle des ouvrières transportées (0.46 transports).

Le nombre de transports réalisés par une ouvrière au cours des 7 expériences est inversement corrélé au nombre de déménagements au cours desquels elle a été transportée vers le nouveau nid (SPEARMAN, $p < .001$). Par ailleurs, chaque fois qu'une fourmi migre par transport, le niveau d'activité de cet individu est inférieur à sa performance moyenne (calculée sur les 7 déménagements). Donc, non seulement les ouvrières souvent transportées sont les moins actives, mais dans chaque déménagement où une fourmi est transportée, son activité est réduite.

Les exploratrices par contre, constituent un groupe restreint d'individus, parmi lesquels se trouvent les transporteuses les plus actives. Lorsqu'une ouvrière est exploratrice, son activité peut aussi bien rester en deçà, qu'excéder sa performance moyenne. Il n'y a donc assurément aucun lien déterministe entre l'exploration et l'activité de transport développée dans la suite du déménagement.

En conclusion, *Myrmica rubra* montre une nette division du travail en ce qui concerne les transports vers un nouveau nid. Une part non négligeable de la colonie ne participe jamais à cette tâche. L'idiosyncrasie des ouvrières actives s'intègre dans un ordre social. Quelques individus peuvent être considérés comme organisateurs du déménagement : non seulement ils découvrent le plus souvent le nouveau nid, mais ils y transportent couvain et congénères en nombre plus grand, et plus régulièrement, que leurs compagnes.

Bibliographie

- ABRAHAM, M. et PASTEELS, J.M., sous presse. Social Behaviour during Nest-moving in the Ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.) *Ins. Soc.*
- VERRON, H. et BARREAU, S., 1974. Une technique de marquage des insectes de petite taille. *Bulletin biologique*, tome CVIII, (3):259-262.
- WILSON, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 548 pp.

Influence des densités végétales sur les fourmis méditerranéennes

PAR

Francis BERNARD

Ecologie, Université de Nice, parc de Valrose, F-06034 Nice

Summary

For the first time, countings of plants and ant nests, in 915 stations of southern France and 300 of North-Africa, allows to know the optimal density of plants for the 37 more common species. Those statements have all been made in squares of 100 m², where the number of plants varies from 13 to 4000 in a square, and the numbers of nests from one to 76.

We call *oligotrophic* the ants optima by less than 500 plants in the square, so dry places. Among them are several species quantitatively prevailing, like *Pheidole pallidula* in France, *Monomorium salomonis* and *Tapinoma simrothi* in Maghreb.

Mesotrophic are the ants optima between 500 and 1500 herbaceous plants. Here are the prevailing *Plagiolepis pygmaea*, and the majority of species. 3 species only are *eutrophic* (1500 to 4000 herbaceous plants in the square). Those grasslands forms are *Lasius alienus*, here prevailing, *Orthocrema sordidula* rather common, and *Diplorhoptum pygmaeum*, sometimes common in Camargue and on Annot sandstones.

We study the optimal numbers of trees, and the report n/b (mean number of nests in places without trees/number in forests 6 to 44 trees by square). The most forest ants (15 to 24 trees by mean) are : *Formica gagates*, *Aphaenogaster subterranea* and *Messor rufitarsis*, that last being very surprising for an harvesting ant. The least forest is *Tapinoma nigerrimum*. *Camponotus cruentatus* inhabits garrigs and maquis in France, but, in North-Africa, it is chiefly a freeland ant, because garrigs and maquis are here too dry.

Introduction, méthodes et régions adoptées

En 1938, l'écologie des fourmis méditerranéennes nous a paru fort mal connue. Par exemple, pour chaque espèce, rien de précis n'avait été établi sur ses terrains favoris, la pente et l'exposition du sol, les densités d'arbres et de plantes basses.

Aussi avons-nous entrepris des relevés quantitatifs méthodiques, tous de même dimension, en 12 régions (5 siliceuses et 7 calcaires), de la frontière espagnole à l'italienne et, au Nord, jusqu'au Mont Ventoux (Vaucluse). En 40 ans, près de mille relevés furent pratiqués, dont 760 en zone de l'Olivier et 155 dans la zone alpine sans Oliviers (900 à 2000 mètres). Voici le principe de chacun de ces comptages dans la nature :

Un carré de 100 m² (10 m. de côté) est délimité, puis on y dénombre, d'une part les plantes (dont le total varie de 13 à 4000 par carré), d'autre part, les fourmières terricoles (il y en a de 1 à 76 par carré). Ayant discuté ce procédé dans nos travaux de 1958 et de 1979, on ne le critiquera pas ici. Sur environ 190 fourmis différentes de Provence, les terricoles représentent 94 espèces, dont 37 assez communes pour avoir été notées en plus de 100 relevés. Cidessous, on comparera surtout 23 espèces, dont 8 ont aussi fait l'objet de relevés en Afrique du Nord, ce qui permet de les placer sur nos diagrammes 1 et 2.

Citons enfin les régions parcourues, en notant les plus instructives. Les chiffres entre parenthèses pour chacune donnent le nombre total de carrés locaux :

Zones siliceuses : d'Est en Ouest : Estérel (135), Maures (74), îles d'Hyères (33), Camargue (30), Albères (81), Canigou (40) ; Alpes : grès d'Annot (43).

L'Estérel est une zone naturelle remarquable, car ses roches (surtout rhyolites et pyromérides) sont les plus acides d'Europe, leur teneur en CaO allant seulement de 0,3 à 1,9 %. Les autres roches siliceuses communes (grès, granites, micaschistes, etc..) ont de 2 à 8 % de chaux. Ces roches de l'Estérel éliminent complètement les fourmis calcicoles, telle *Aphaenogaster gibbosa*.

Les Maures sont le massif le plus densément boisé, surtout en chênes-liège. Pour l'île de Port-Cros, le lecteur est renvoyé à notre publication de 1977. Ce Parc national a trois fourmis endémiques, et 26 espèces banales des Maures y font défaut. Les Albères (autour de Banyuls) sont la zone de France la plus riche en fourmis, dont 25 sont d'origine ibérique. La Camargue, argilo-salée, est riche en galets siliceux amenés par le Rhône.

Zones calcaires : Alpes maritimes (185), calcaires peu élevés du Var (36), parages des gorges du Verdon (44), Sainte Baume (66), Alpilles (18), Vaucluse (63), Languedoc (20). Le Verdon et la Sainte Baume ont, de loin, fourni les résultats les plus intéressants. Dans notre note de 1975, on verra la dominance d'une fourmi à nourrices (*Proformica ferreri* BONDROIT) sur les crêtes de la Sainte Baume. Les gorges du Verdon, dépourvues de sources, sont la partie de Provence restée la plus sauvage, très peu habitée. Les fourmis introduites ailleurs par l'homme (surtout les *Messor* et *Lasius*), y sont rares, si bien que la dominance appartient à *Aphaenogaster gibbosa*, très subordonnée dans les six autres régions calcaires, et généralement nulle dans les cinq siliceuses.

Commentons maintenant les diagrammes 2 et 3, en insistant sur les cas d'espèce les plus inattendus :

Résultats

1. *Résultats schématisés sur la figure 2* (optima de ligneuses et d'herbacées) :

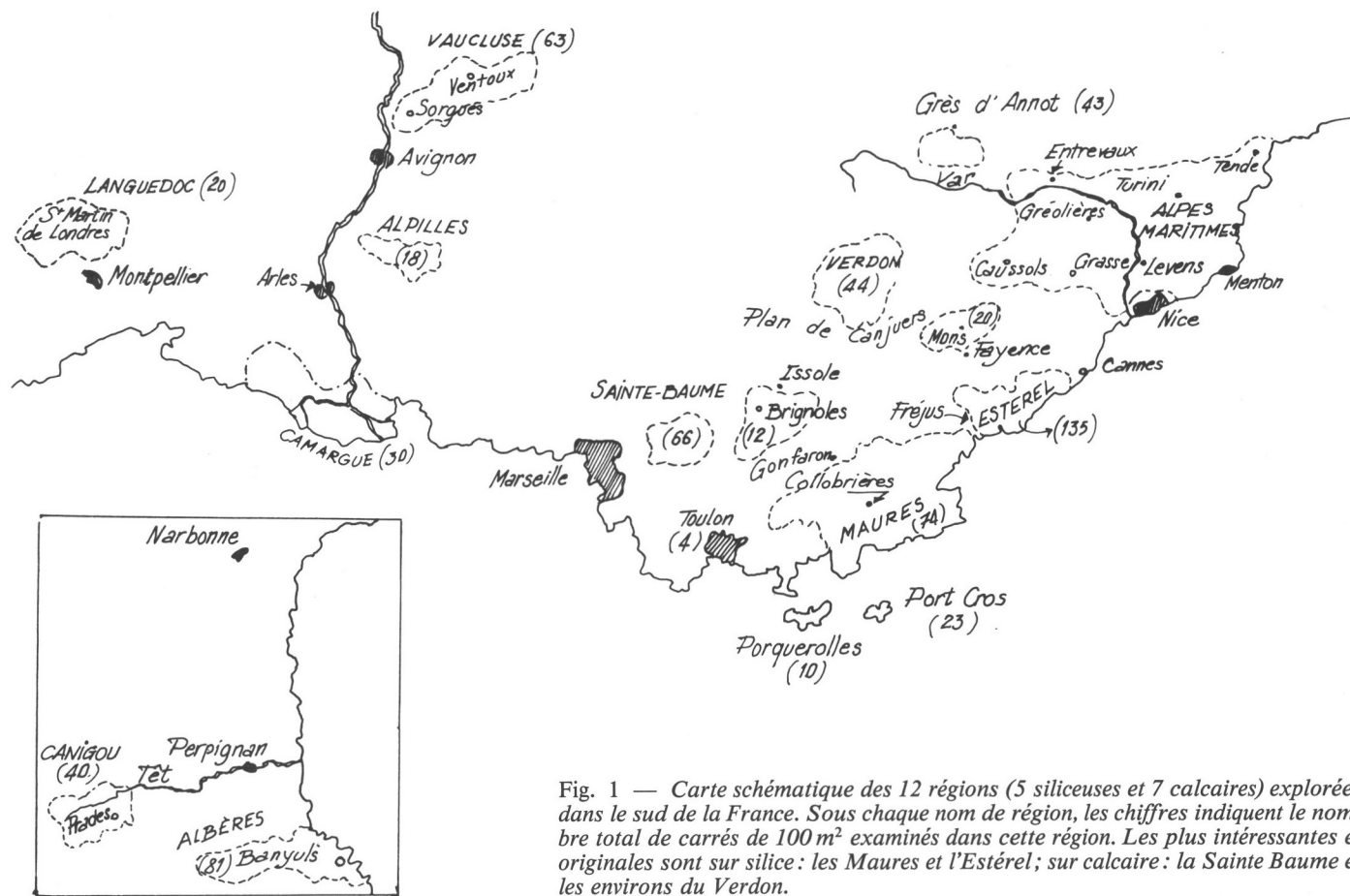


Fig. 1 — Carte schématique des 12 régions (5 siliceuses et 7 calcaires) explorées dans le sud de la France. Sous chaque nom de région, les chiffres indiquent le nombre total de carrés de 100 m² examinés dans cette région. Les plus intéressantes et originales sont sur silice : les Maures et l'Estérel ; sur calcaire : la Sainte Baume et les environs du Verdon.

Les chiffres (nombres de plantes sur 100 m²) correspondent aux optima de chaque espèce commune, établis comme suit :

On considère les stations où la fourmi est 2 à 10 fois plus abondante que dans la moyenne générale des carrés (ainsi, pour *Plagiolepis pygmaea*, dont

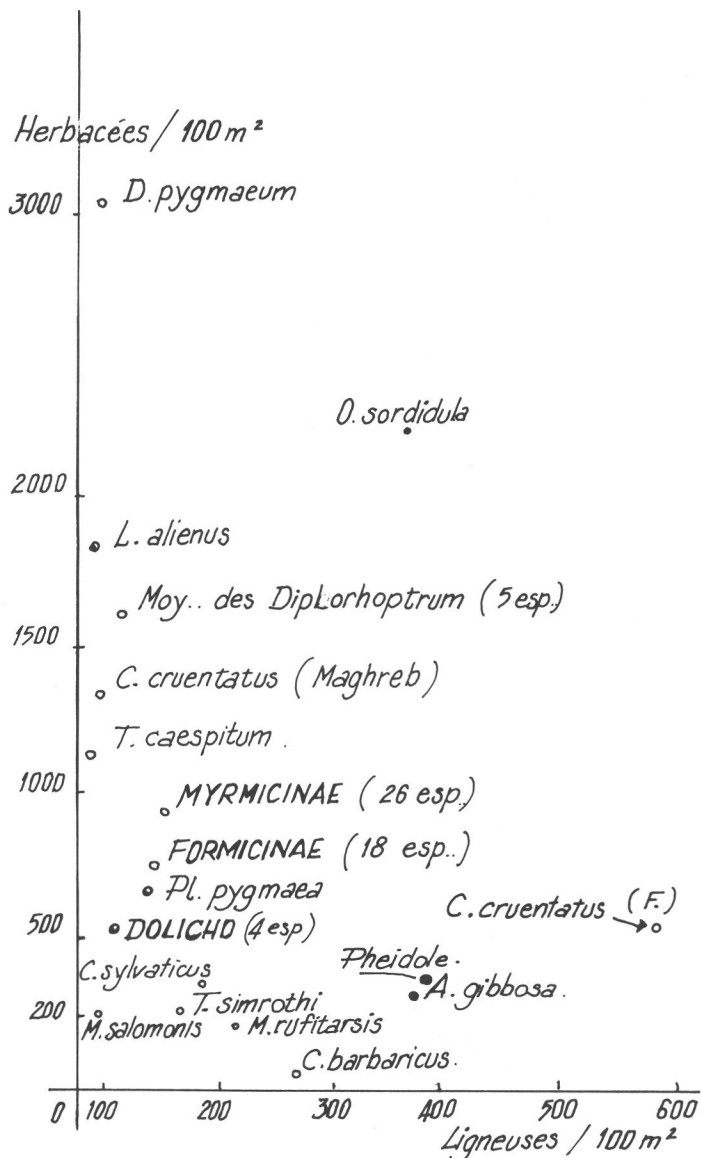


Fig. 2 — Optima de fourmis communes vis-à-vis du nombre de plantes ligneuses basses sur 100 m² (en abscisse), et vis-à-vis du nombre d'herbacées (ordonnée). Les moyennes des sous-familles, avec les nombres d'espèces étudiées, sont indiquées.

la moyenne fait 15 % du total des nids, on examinera les relevés où elle atteint 30 à 100 % des nids), et l'on calcule, pour ces stations optima (8 chez *Plagiolepis*, 5 à 15 chez les autres fourmis), la moyenne des plantes sur 100 m², distinguées en : arbres, plantes ligneuses basses, plantes herbacées.

En abscisse, nombres optima de ligneuses ; en ordonnée, nombres d'herbacées. Les ligneuses basses les plus fréquentes sont les cistes, genêts ou Térébinthacées. En herbacées, les 4/5 des prairies naturelles sont à graminées, 1/5 environ avec dominance de légumineuses. Une prairie dense va de 1000 à 4800 plantes sur 100 m². Maquis ou garrigues dépassent rarement 600 ligneuses.

Pour choisir des catégories d'abondances végétales, nous avons été amenés à utiliser des termes écologiques, familiers aux biologistes des mers et des eaux douces, mais, jusqu'ici peu employés en zone terrestre. Le choix des limites est un peu arbitraire ; voici, en tous cas, les valeurs adoptées :

a) Appelons *oligotrophes* les fourmis dont l'optimum est par moins de 500 herbacées soit moins de 5 plantes par m² moyen. Les huit oligotrophes figurées ici comprennent plusieurs espèces dominantes :

Pheidole pallidula (NYL.) est la forme prépondérante du Sud de la France (18 % des nids dans la moyenne de nos 760 stations), et est sans doute la plus indifférente à la nature du terrain : aussi commune en Camargue que dans l'Estérel et les Alpes maritimes. Elle est moins commune en Afrique du Nord, où elle préfère l'argile humide et les oasis, tandis qu'en France son milieu favori est dans les maquis (33 % des fourmilières).

Monomorium salomonis (L.) domine au Maghreb, même en plein Sahara où ses optima de plantes diffèrent peu de ceux de l'Atlas arrosé.

Tapinoma simrothi (KRAUSSE) pullule près de toutes les cultures nord-africaines, où elle a dû être introduite depuis la Palestine vers 1890 : FOREL ne l'a pas trouvée lors de sa longue exploration de l'Algérie en 1869, or elle abonde dans des oasis où FOREL a séjourné.

Passons à trois autres espèces, rarement dominantes mais dignes d'intérêt :

Messor rufitarsis est la seule fourmi moissonneuse originaire d'Europe (sans doute des Alpes calcaires). Son écologie est très distincte de celle des autres *Messor*, qui proviennent du Maghreb et recherchent des prairies sans arbres. Elle est nettement forestière, et ses optima sont sur argiles et tufs (on se demande comment ses graines n'y germent pas ?).

Camponotus sylvaticus (OL.) est mal nommé, car il abonde sur les rhyolites les plus arides de l'Estérel, et, à Banyuls, sur des schistes sans arbres ! On peut le considérer comme la plus xérophile des fourmis communes (encore plus xérophiles sont les *Proformica* des karsts, mais elles ne font que 1 à 2 % des nids).

Lasius niger doit être introduit d'Asie. Dans les forêts du Canigou et du Ventoux, il a beaucoup augmenté grâce aux travaux modernes de reboisement. Son écologie, plutôt forestière et calcicole, s'écarte beaucoup de celle de son congénère très voisin *L. alienus*, surtout silicicole de prairies.

b) Nommons *mésotrophes* les fourmis dont les optima se tiennent entre 500 et 1500 herbacées. Elles comprennent la plupart des 40 espèces les plus étudiées, dont la plus commune est *Plagiolepis pygmaea* (LATR.). Eleveuse de pucerons et coccides sur les racines du nid, cet insecte minuscule, assez silici-

cole a son milieu préféré dans l'humus épais des forêts de chênes-liège des Maures, où il y en a souvent 40 à 70 nids sur 100 m². *P. barbara* (SANT.) la remplace en Afrique du Nord, où son écologie diffère peu de celle de *P. pygmaea*. *Barbara* existe en France, où, jusqu'ici, elle ne se montre abondante que dans certaines forêts de l'Estérel.

Acrocoelia auberti EM. est sans doute originaire du Maroc nord, où elle présente sa plus grande variabilité morphologique. Egalement éleveuse d'Homoptères, elle résiste bien aux inondations, et supporte en France bien plus de ligneuses qu'au Maghreb.

Aphaenogaster subterranea et *Formica gagates* sont les plus forestières de nos fourmis. Toutefois, *subterranea* est parfois commun dans des prairies sans arbres. *Gagates* ne le pourrait pas, ses reines fondatrices ne pondant que sur les racines de chênes.

Tetramorium caespitum, la seule fourmi abondante à la fois au nord de l'Europe et en Provence, est omnivore et assez calcicole. Elle préfère les prairies en faible pente, donc elle supporte l'inondation. Certains nids contiennent des graines de légumineuses (surtout luzernes). Au Verdon, le calcul montre une bonne corrélation entre *caespitum* et légumineuses denses.

Terminons ce groupe mésotrophe par un *Camponotus* :

C. cruentatus (OL.) domine, non par les nombres d'♀, mais par leurs poids individuels : cette grosse fourmi atteint, en effet, 30 à 35 mg, ses concurrentes dépassant rarement 12 mg. Sur la figure 2, l'écart est considérable entre le milieu des *cruentatus* de France et celui de la même espèce au Maghreb. En France, son optimum a plus de 580 ligneuses, tandis qu'en Algérie il a seulement 20 ligneuses ! Cela tient probablement à ce que les maquis et garrigues sont des biotopes trop secs en Algérie, recevant seulement 200 à 500 mm de pluie, tandis qu'en France ils bénéficient de 750 à 1200 mm selon les régions.

c) Peu nombreuses en espèces sont les fourmis *eutrophes*, avantagées avec plus de 1500 herbacées. En pays froids, une prairie dense augmente la température moyenne des sols sous-jacents, ce qui protège les larves de fourmis, notamment chez *Myrmica* et *Lasius*. Sous climat méditerranéen, ce milieu doit être trop chaud, et peut-être trop humide pour des fourmis provençales.

Parmi les formes communes, trois seulement sont à citer comme eutrophes, mais il y en aurait bien plus en haute montagne ou en Scandinavie.

Lasius alienus pullule souvent dans les prairies, à plus de 900 m. d'altitude. Mais il reste banal dans les prés des environs de Marseille et de l'Estérel, surtout si l'homme les arrose.

Orthocrema sordidula supporte bien plus de ligneuses (optimum : 390). C'est surtout une fourmi de garrigues, une des plus curieusement spécialisées comme biotope général : presque partout, calcaires à *terra rossa*, exposés à l'Est et en pente de 8 à 9°. Les autres fourmis ont des tolérances de pentes et d'expositions bien plus variées. Dans l'Estérel, nous venons de décrire *O. esterelana*, bien plus silicicole et banale dans les maquis. Voisine de *O. sordidula*, elle élimine de l'Estérel ce congénère, pourtant commun dans les Maures.

Enfin, *Diplorhoptrum pygmaeum* BERNARD est la plus eutrophe, souvent dans des prés à 3000 ou 4000 plantes par 100 m². Trouvé d'abord dans l'Estérel en 1950, il y est assez rare, mais plus tard je l'ai trouvé commun en Camargue et sur les grès d'Annot. Sexués ailés décrits de Camargue en 1977.

2. Résultats sur la figure 3 (densités d'arbres et rapport n/b):

n est l'optimum de l'espèce sur terrains sans arbres. b est l'optimum en forêts (6 à 24 arbres par 100 m²). Les boisements les plus denses se trouvent

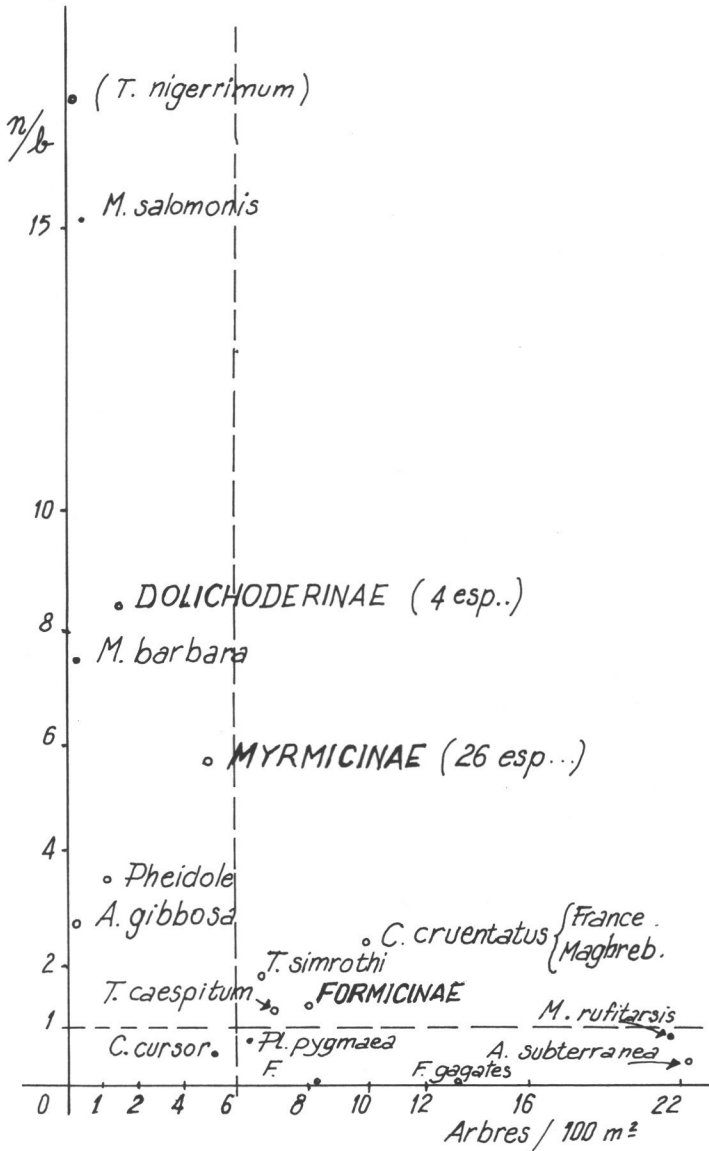


Fig. 3 — Optima de fourmis communes vis-à-vis du nombre d'arbres sur 100 m² (abscisse) et, en ordonnée, vis-à-vis du rapport moyen de n (lieux sans arbres) sur b (forêts avec 6 à 24 arbres sur 100 m²).

dans la Réserve nationale de l'île de Port-Cros, où il y a souvent 30 à 44 chênes verts. Là, comme dans des chênaies analogues à Mons (Var), *Aphaenogaster subterranea* domine.

Le schéma ne sépare pas les pins des chênes, mais, en Provence, les bois de chênes-liège ou de chênes pubescents ont une faune bien plus variée que celle des pinèdes, trop souvent incendiées dans leur histoire. Seules *Formica fusca*, *Lasius niger* et *Camponotus cruentatus* restent communs sous les conifères : ils doivent supporter cendres et acroléine des incendies.

On remarquera qu'une moissonneuse : *Messor rufitarsis*, et une insectivore : *Cataglyphis cursor*, se révèlent plus forestières que leurs congénères. C'est très net au pied de la Sainte Baume, et à Saint-Cézaire (près de Grasse), où de belles formations de chênes pubescents montrent l'abondance de ces espèces. *Camponotus aethiops* préfère aussi les chênes pubescents.

En Afrique du Nord, les deux dominantes diffèrent peu l'une de l'autre. *Tapinoma simrothi* est souvent forestière, tandis que *Monomorium salomonis*, au nord du Sahara, peuple des terrains dénudés. Au désert, il domine largement en lieux très arides, mais peut habiter certaines palmeraies, comme El Goléa. En ordonnée, le rapport n/b montre de grands écarts. La moins forestière est *Tapinoma nigerrimum*, dont je ne connais aucune station sous bois. Ses seuls emplacements un peu ombragés sont les garrigues du Canigou, grâce au grand *Cistus ladaniferus*. Là, *T. nigerrimum* loge dans un sable grossier. *A. gibbosa*, également très peu forestière, est la plus calcicole de toutes nos fourmis : en moyenne, 24 fois plus fréquente sur calcaire que sur silice, les autres calcicoles au plus 7 fois plus communs sur calcaire.

3. Fourmis reliées à des plantes particulières

Trois cas d'une telle liaison peuvent être établis. On a déjà signalé ci-dessus la corrélation de *Tetramorium caespitum* avec les légumineuses, bien constatée notamment au Verdon, et près de Zernez (Grisons, Suisse).

Le deuxième exemple concerne *Aphaenogaster gibbosa*. Au Verdon, seule région où cette espèce est dominante, elle est liée au thym. Ses stations les plus riches sont aussi avec le thym pour plante principale. Dans le reste du Midi, jusqu'à présent, je n'ai jamais trouvé *A. gibbosa* dans des carrés dépourvus de thym. Cette fourmi étant insectivore, sa nourriture ne dépend pas du thym, mais il doit y avoir simplement coïncidence entre le biotope favori du thym et celui de l'*Aphaenogaster*.

Enfin, le troisième cas est celui d'*Aphaenogaster gemella* (ROGER), insecte commun en Afrique du Nord, sans doute commun en Espagne (il est décrit des Baléares), et rare dans le sud de la France : connu de Camargue et de Villefranche-sur-Mer. En forêt de Mâmora (Maroc nord), nous avons vu cette fourmi transporter des pétales de cistes. Comme *gemella* est dominante en Mâmora (en moyenne : 40 % des fourmilières locales), nous avons fouillé ses nids, ici dans le sable. Tous les terriers contenaient des quantités de fleurs, principalement celles de *Lavandula stoechas*, mais aussi celles de cistes et de petites composées. Par contre, les légumineuses ne sont jamais récoltées : aucun nid de *gemella* dans les prairies à légumineuses. En Mâmora domine donc une fourmi florivore. Aux environs d'Alger, aussi dans l'Ouarsenis à 1200 m., *A. gemella* prend surtout de petites composées, plus rarement des labiées, pas de cistes : les préférences varient donc avec la région.

Bibliographie

- BERNARD, F., 1958. Résultats de la concurrence naturelle chez les fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. hist. nat. Afr. N.* 49 :302-356.
- BERNARD, F., 1974. Recherches écologiques sur les fourmis et la végétation des gorges du Verdon. *Bull. Mus. hist. nat. de Nice*, 11 :57-79.
- BERNARD, F., 1975. Ecologie des fourmis des grès d'Annot. *Bull. Mus. hist. nat. de Nice* 12 :43-54.
- BERNARD, F., 1976. Trente ans de recherches sur les fourmis du Maghreb. *Bull. Soc. hist. nat. Afr. N.* 67 :81-118.
- BERNARD, F., 1977. Ecologie des fourmis du Parc national de Port-Cros. *Bull. Museum hist. nat. Paris* 441 :53-82.
- BERNARD, F., sous presse. Fourmis et milieu en France méditerranéenne. Lechevalier, Paris.
- BRIAN, M.V. (Ed.), 1978. Production ecology of ants and termites. Cambridge Univ. Press. 410 p.
- LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F., 1969. L'échantillonnage des peuplements animaux en milieu terrestre. Masson, Paris, 302 p.

Données démographiques de diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena* Foerst.

PAR

Robert CEUSTERS

Katholieke Universiteit Leuven, Systematiek en Ecologie der Dieren,
Naamsestraat 59 B-3000 Leuven

Summary

Four polycalic colonies of *Formica polyctena* FÖRST, numbering 20 up to 130 nests, have been studied in four Belgian biotopes, differing in geographic situation, vegetation and evolution of plant growth. Two of these biotopes are situated in the Belgian Ardennes, in the neighbourhood of Bertrix (Luchi and Bertrix), one is bordering the High Moors (Vliegevenn) and the last one lies near Godinne sur Meuse (Godinne).

Over decades the age, spatial distribution, size and form of the nests was investigated. The diversity of nest forms is moulded into a systematically conceived frame on a qualitative base. The "nest size" and the "height index" both describe the nest form on a quantitative base. By means of these three features the external structure of all nests is determined so that a statistical investigation of the relation between biotope and nest structure could be made.

The biotope differences are neatly expressed in several ecological parameters.

Godinne is a variable coppice with the natural plant association *Quercus roboris-Betuletum*, and artificial plantations of *Pinus sylvestris* and recently of *Picea abies*. The insolation is variable, the annual turnover of individual nests is high, namely 29%. In a first period the average annual mortality and birth rates are in equilibrium at 23%, in a second period the 23% mortality rate surpasses the birth rate of 14% and the colony is in decline. The reason is to be found in the disturbance of the environment by the new plantations. The average longevity of 4 years is low. The survivorship curves show that the half live of the nests in the first period is 3 years and the potential longevity 23 years; in the second period the half live drops to 2 years and the potential longevity amounts only to 14 years. In the first period of colony growth the spatial distribution is contagious around several centres of expansion; in the second period of decline it becomes random and even regular. The average nest volume of 522 dm³ is low. The nest form is predominantly hemispherical with a large proportion of bell-shaped nests.

Luchi and Bertrix are stable biotopes with high trees of *Picea abies*. The annual turnover of individual nests is much lower than in Godinne, i.e. 22 and 19% respectively. The mortality rate is 14% for both, almost in equilibrium

with birth rates of 12 and 11 %. The average ecological longevity of the nests is 7 years, much longer than in Godinne. The survivorship curves show a half live of 4 years and a potential longevity of 21 years. The spatial distribution of the nests is random to regular. Luchi has an even insolation among the well spread trees. The average nest volume is high and amounts to 1026 dm³. The nest form is predominantly of the high conical type. The biotope of Bertrix has extensive ecotones with good insolation. The average nest volume is 921 dm³ and the nest form is partly conical and partly sphero-conical. A part of Bertrix shows environmental circumstances as in Luchi. Huge conical nests with an average nest volume of 2224 dm³ are found.

Vliegevenn is an unstable biotope with high trees of *Picea abies*. The cutting of large parcels of the forest creates ecotones, which are invaded by the graminaceous *Molinia coerulea*. Annual turnover of individual nests is high, i.e. 25 %. A mortality rate of 19 % exceeds a birth rate of 13 % during the period of observation. The average ecological longevity amounts to 5 years. A half live of 3 years and a potential longevity of 14 years are found. The spatial distribution of the nests is random to regular. The average nest volume of 840 dm³ and the large proportion of sphero-conical nests beside the conical nests are comparable with the results found in the biotope of Bertrix.

The understanding of environmental influences on the flourishing or the decline of the colonies of *Formica polyctena* is essential when the use of the ants in biological control of pests is envisaged.

Introduction

Le fait que les fourmis des bois du groupe *rufa* se répandent en Europe entre 40 et 70 degrés de latitude nord implique qu'elles peuvent vivre dans des circonstances diverses concernant l'ensoleillement, la température et le caractère du sol et de la végétation.

Nous avons étudié pendant plusieurs années quatre colonies polycaliques de *Formica polyctena* FÖRST, dans des biotopes différents de la Belgique Méridionale, tous situés à peu près à 50 degrés de latitude.

Biotopes

1. Godinne : Bois de Godinne « Le Stokisse »

La colonie se trouve sur le massif anticlinal de Godinne, entre 260 et 280 m d'altitude. Le Burnotien typique, c'est-à-dire l'Emsien avec grès rouge et pou-dingue à ciment rouge, affleure abondamment. Les alluvations anciennes recouvrant ce sous-sol sont toutefois d'une plus grande importance pour les couches superficielles que le sous-sol lui-même. La désagrégation des roches emsiennes (grès, schistes et poudingues rouges) donne un sol argilo-siliceux à réaction acide.

La végétation naturelle se situe dans l'alliance *Quercion robori-petraeae*, plus précisément dans l'association *Querco roboris-Betuletum*. Le biotope

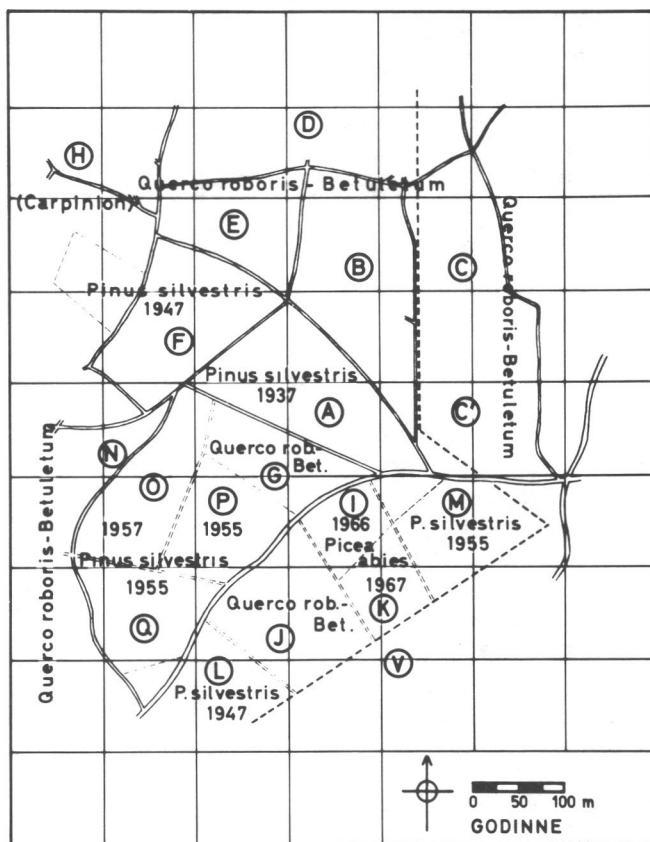


Fig. 1 — Carte du biotope de Godinne. La végétation dominante et les années de plantation de pins et de sapins sont indiquées.

est instable à cause de la taille cyclique du chêne et du bouleau et l'implantation de parcelles de *Pinus sylvestris* et plus récemment même de *Picea abies*. (Voir figure 1).

2. Luchi: «Forêt de Luchi»

La colonie se trouve dans l'aire d'affleurement du Gedinnien supérieur caractérisé par des schistes micacés. L'altitude est de 465 m. L'association phytosociologique naturelle est le *Luzulo-Fagetum typicum*, la hêtraie à luzule typique. Dans les zones humides, cette hêtraie est remplacée par le *Luzulo-Fagetum caricetosum*, une hêtraie subhumide à laïches et deschampsie cespiteuse. Dans les bas-fonds tourbeux, on trouve l'aulnaie oligotrophe à sphaignes, le *Carici elongatae-Alnetum*.

Dans le biotope de Luchi la végétation naturelle a été remplacée par des plantations artificielles de *Picea abies*. La colonie se trouve dans une forêt d'épicéa avec des arbres pour la plupart de 25 à 30 m de hauteur. La taille

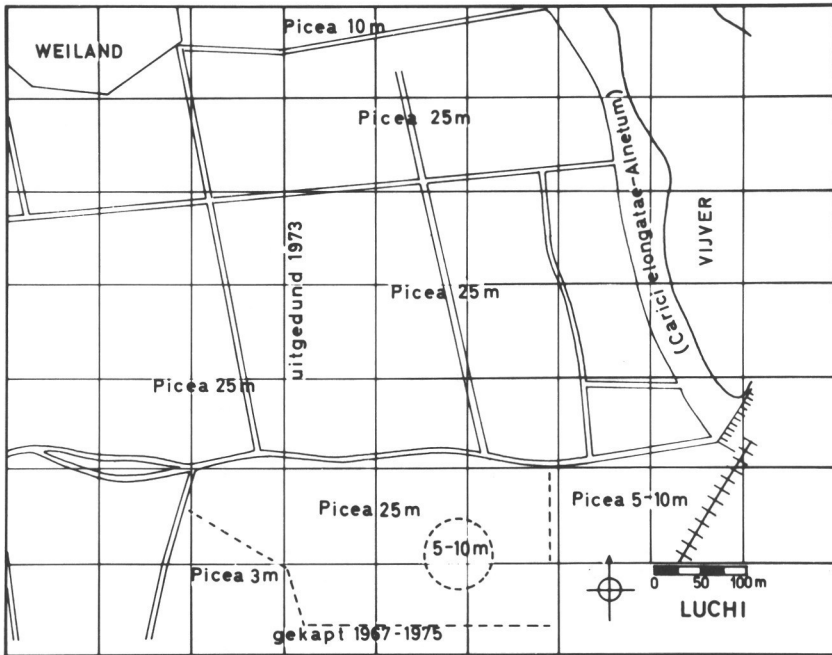


Fig. 2 — Carte du biotope de Luchi. La hauteur des sapins est mesurée dans l'année 1975. (gekapt = abattu; uitgedund = éclairci; vijver = étang; weiland = prairie).

d'arbres mûrs est régulière, ce qui donne un biotope assez stable. (Voir figure 2).

3. Bertrix: « Bois de la Haie-Chêne Fleurette »

La colonie se trouve dans l'aire des quartzophyllades du Siegemien inférieur à une altitude de 380 à 420 m. La forêt naturelle des plateaux et du haut des versants est la hêtraie à luzule et myrtille, le *Luzulo-Fagetum Vaccinietosum*. Sur la partie colluvionnée des pentes, on trouve aussi le *Luzulo-Fagetum typicum* et même, occasionnellement, un type plus riche à *Milium effusum*, le *Luzulo-Fagetum milietosum*. Comme à Luchi ces associations naturelles ont été remplacées par des plantations d'épicéa. Les parcelles où se trouvent les nids sont de différents âges. Une route asphaltée à travers la forêt crée un écotone qui influence la répartition et la forme des nids. (Voir figure 3).

4. « Vliegevenn » ou « Moxheuse Fagne » à la bordure des Hautes Fagnes entre Eupen et Malmédy

Le biotope est situé à la bordure des Hautes Fagnes à une altitude de 480 à 500 m. Le sous-sol des Hautes Fagnes et de sa périphérie immédiate est constitué par le Cambrien, terrain primaire formé principalement d'ardoises ou phyllades alternant avec des bancs de quartzite foncé, fréquemment tra-

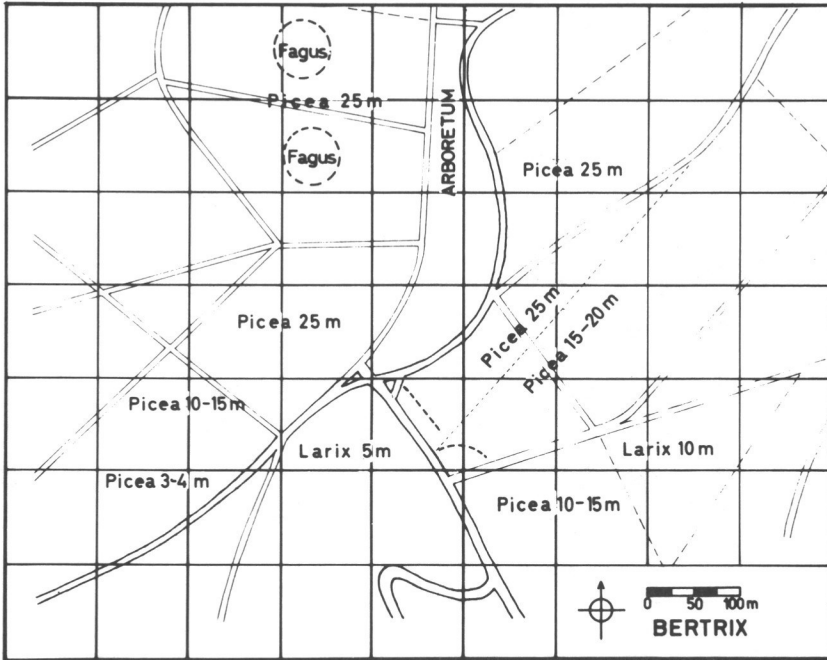


Fig. 3 — Carte du biotope de Bertrix. La hauteur des arbres est mesurée dans l'année 1975.

versés par des veines de quartz blanc, très dur. Comme terrain primaire on trouve aussi le Dévonien inférieur formé de roches quartzueuses ou schisteuses. Le Poudingue de Malmédy et les Silex crétacés des Hautes Fagnes représentent des terrains secondaires.

Le *Sphagnetum* ou la sphaigne caractérise la Fagne humide et dans les dépressions du Haut Plateau la tourbe continue à se former. Dès 1850 pourtant jusqu'à maintenant deux tiers de la Fagne ont été plantés d'épicéa qui assèche et tarit le terrain. Les endroits drainés et asséchés par les sapins sont envahis par la graminée autoritaire *Molinia coerulea* qui forme le *Molinietum*.

La colonie se trouve sur un terrain dont des parcelles entières d'épicéa sont récemment dénudées d'arbres, ce qui provoque la croissance rapide de la *Molinia* à partir des coupe-feu. Plusieurs nids se trouvent dans une situation instable (voir figure 4).

Etude écologique

Les paramètres écologiques évalués comportent l'évolution des nids dans le temps, la répartition des nids sur le terrain, la forme, la grandeur et la hauteur des nids.

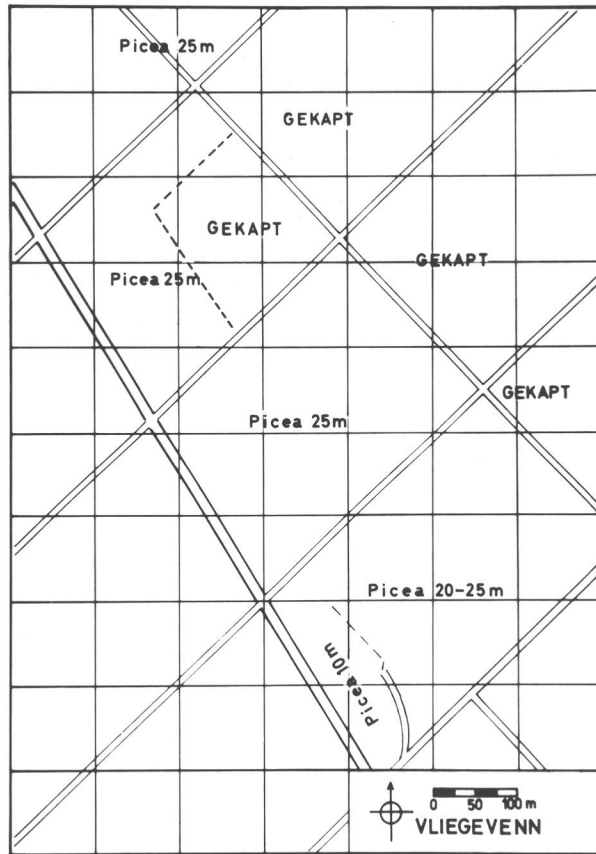


Fig. 4 — Carte du biotope de Vliegevenn. La hauteur des sapins est mesurée dans l'année 1975. Les parcelles dénudées d'arbres sont envahies par la graminée *Molinia caerulea*. (gekapt = abattu).

Le temps

En traitant les nids d'une colonie comme des individus il est possible de faire une estimation de la production des colonies durant des années pour les quatre biotopes différents.

Les paramètres de temps sont calculés selon PETRUCIEWICZ & MACFADYEN (1970). Les composants du calcul sont :

- 1) la période des années consécutives (T);
- 2) le nombre des nids individuels de la colonie qui ont existé durant la période (v);
- 3) le nombre des nouveaux nids nés durant la période (v_f);
- 4) le nombre des nids abandonnés ou morts durant la période (v_E);
- 5) le nombre des individus-années, qui est la moyenne annuelle des nids existants multipliée par la période d'observation ($\bar{N}T$).

Les tableaux des observations (tableaux 1 à 5) sont organisés de telle manière que le nombre des nouveaux nids (v_r) d'une année déterminée prend la tête d'une colonne, nombre qui diminue durant les années suivantes avec la mort de certains nids de cette cohorte. Les différentes sommes sont lisibles dans les marges du tableau.

Il faut mentionner qu'on ne connaît pas l'année de naissance des nids du début des observations (N_0); c'est la première colonne du tableau. Le nombre des nids qui ont existé durant la période T est alors : $v = N_0 + v_r$.

Parmi les possibles paramètres écologiques, on a retenu les suivants :

1) $\Phi_N = \frac{v}{NT} = \frac{1}{\bar{t}}$: la fraction du nombre moyen des individus échangés par unité de temps (une année). v représente le nombre des individus qui ont existé à n'importe quel moment de la période T ; le paramètre donne alors le taux total de renouvellement annuel des individus (en pour cent : $\Phi_N \times 100$) ;

2) $\bar{t} = \frac{NT}{v} = \frac{1}{\Phi_N}$: l'inverse de Φ_N donne la durée moyenne de présence des nids dans la colonie durant la période d'observation T ;

3) $\bar{t} = \frac{NT}{E}$: la longévité écologique moyenne des individus ;

4) $m = \frac{E}{NT} = \frac{1}{\bar{t}}$: la fraction du nombre moyen des individus échangés par unité de temps (une année) partant des nids éliminés durant la période T.

C'est le taux spécifique de renouvellement annuel ou le taux de mortalité annuelle (en pour cent $m \times 100$) ;

5) $b = \frac{r}{NT}$: la fraction du nombre moyen des individus échangés par unité de temps partant des nids nés dans la période T. C'est le taux de natalité annuelle (en pour cent $b \times 100$) ;

Dans le tableau 6 les paramètres écologiques des divers biotopes sont représentés. Le caractère instable du biotope de Godinne provoque un échange de nids élevé, 29 %, dans les deux périodes. Les nids se multiplient par scission, la rapidité de cette multiplication a pour conséquence que les nids restent de petite taille (voir plus loin). Dans la première période de 1943 à 1954 il y a un accroissement de nids, dont le maximum est trouvé en 1947. En 1954 le nombre des nids retombe sur la quantité initiale de 1943. La natalité et la mortalité sont hautes, 23 %, et elles sont en équilibre. La longévité écologique de 4 années est plutôt courte.

Dans la deuxième période la natalité de 14 % ne marche plus du même pas que la mortalité de 23 %. Des 130 nids de 1947 il n'en reste que 6 en 1978. Notre opinion est que la taille poussée du chêne et du bouleau et les plantations consécutives de pins et de sapins ont profondément perturbé le biotope.

Luchi et Bertrix par contre sont des biotopes stables. La longévité écologique moyenne est plus élevée, 7 années, la mortalité et la natalité sont quasiment en équilibre, 14 % contre 12 %.

Vliegevenn souffre d'une taille trop brusque des sapins. La longévité écologique est de 5 années et la mortalité de 19 % surpasse pour l'instant la natalité

Tableau 1 — *GODINNE 1943-1954. Evolution dans le temps de la colonie de Formica polyctena. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière: le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).*

1943	52												52			
1944	50	15											65	15	2	
1945	38	10	60										108	60	17	
1946	31	8	42	12									93	12	27	
1947	27	7	38	9	49								130	49	12	
1948	24	6	29	6	31	5							101	5	34	
1949	21	4	24	4	24	2	0						79	0	22	
1950	21	4	24	4	24	2	0	16					95	16	0	
1951	18	3	21	4	15	2	0	5	19				87	19	27	
1952	11	3	18	3	12	2	0	4	10	9			72	9	24	
1953	8	3	14	1	8	1	0	4	7	6	16		68	16	20	
1954	5	2	10	0	5	1	0	3	3	4	7	13	53	13	28	
													266	1003	214	213
													v	N	v_r	v_E

Tableau 2 — GODINNE 1966-1978. Evolution dans le temps de la colonie de *Formica polyctena*. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière : le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).

1966	22													22			
1967	12	9												21	9	10	
1968	10	6	3											19	3	5	
1969	10	5	3	0										18	0	1	
1970	7	2	3	0	3									15	3	6	
1971	7	2	3	0	1	3								16	3	2	
1972	6	2	3	0	1	3	0							15	0	1	
1973	5	2	2	0	0	1	0	0						10	0	5	
1974	5	1	1	0	0	0	0	0	0					7	0	3	
1975	5	1	1	0	0	0	0	0	0	2				9	2	0	
1976	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0			4	0	3	
1977	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		4	0	0	
1978	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	2	0	
														44	166	22	36
														v	N	v_r	v_E

Tableau 3 — LUCHI 1967-1978. Evolution dans le temps de la colonie de *Formica polyctena*. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière : le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).

1967	44												44			
1968	41	8											49	8	3	
1969	36	8	0										44	0	5	
1970	32	6	0	6									44	6	6	
1971	27	6	0	5	4								42	4	6	
1972	22	3	0	5	3	10							43	10	9	
1973	16	3	0	3	3	9	5						39	5	9	
1974	15	2	0	2	3	8	4	4					38	4	5	
1975	12	2	0	2	2	8	3	2	8				39	8	7	
1976	11	2	0	2	2	8	2	2	7	0			36	0	3	
1977	8	2	0	2	2	7	1	2	7	0	6		37	6	5	
1978	8	2	0	2	2	7	1	1	6	0	3	3	35	3	5	
													98	490	54	63
													v	N	v_r	v_E

Tableau 4 — BERTRIX 1967-1978. Evolution dans le temps de la colonie de *Formica polyctena*. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuels des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière: le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).

1967	38												38			
1968	35	8											43	8	3	
1969	32	6	2										40	2	5	
1970	29	6	2	6									43	6	3	
1971	26	6	2	4	8								46	8	5	
1972	19	4	2	4	7	2							38	2	10	
1973	16	3	1	4	4	2	1						31	1	8	
1974	11	2	1	3	3	2	1	5					28	5	8	
1975	8	1	1	2	3	2	1	5	11				34	11	5	
1976	5	0	0	1	3	1	0	4	5	2			21	2	15	
1977	5	0	0	1	3	1	0	4	5	2	1		22	1	0	
1978	5	0	0	1	3	1	0	4	5	2	1	2	24	2	0	
													86	408	48	62
													v	N	v_r	v_E

Tableau 5 — *VLIEGEVENN 1967-1978. Evolution dans le temps de la colonie de Formica polyctena. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel de nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière : le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).*

1967	36												36			
1968	26	6											32	6	10	
1969	23	5	0										28	0	4	
1970	19	5	0	5									29	5	4	
1971	17	5	0	5	4								31	4	2	
1972	16	5	0	2	1	0							24	0	7	
1973	12	4	0	2	1	0	5						24	5	5	
1974	9	1	0	2	1	0	5	6					24	6	6	
1975	7	1	0	2	1	0	5	6	2				24	2	2	
1976	5	1	0	1	1	0	3	5	2	3			21	3	6	
1977	4	1	0	1	0	0	2	1	2	3	3		17	3	7	
1978	4	1	0	1	0	0	2	1	2	3	3	2	19	2	0	
													72	309	36	53
													v	N	v_r	v_E

Tableau 6 — Paramètres écologiques de diverses colonies polycaliques de Formica polyctena.

	GODINNE 1943-1954	GODINNE 1966-1978	LUCHI 1967-1978	BERTRIX 1967-1978	VLIEGEVENN 1967-1978
T	11	12	11	11	11
\bar{N}	83.58	12.77	40.83	34.00	25.75
v	266	44	98	86	72
v_r	214	22	54	48	36
v_E	213	36	63	62	53
$\Phi_N \times 100$	28.93	28.71	21.82	19.15	25.42
\bar{t}	3.46	3.48	4.58	5.22	3.93
\bar{t}	4.32	4.26	7.13	7.24	5.34
m x 100	23.17	23.49	14.03	13.80	18.71
b x 100	23.28	14.36	12.02	10.69	12.71

de 13 %. L'échange de nids de 25 % est comparable au 29 % de Godinne tandis que Luchi et Bertrix ne montrent qu'un échange total de 22 % et de 19 %.

Les paramètres écologiques calculés jusqu'ici sont des valeurs moyennes qui, statistiquement parlant, ne sont valables que pour l'intervalle de temps considéré, c'est-à-dire l'unité de temps d'une année. Une courbe exponentielle de survie, $Y = ae^{bX}$, donne le degré instantané de mortalité. Une telle courbe est calculée moyennant des nids dont l'origine est connue et dont l'histoire est suivie pendant des années. C'est la somme de quelques cohortes de nouveaux nids (tableau 7). Sur ces courbes (figure 5), on peut lire la demi-vie des nids

Tableau 7 — Courbes exponentielles de survie des cohortes de nouveaux nids, $Y = ae^{bX}$.

$\frac{N}{AGE}$	GODINNE 1944-1948	GODINNE 1967-1971	LUCHI 1968-1973	BERTRIX 1968-1972	VLIEGEVENN 1968-1972
0	141	18	33	32	26
1	94	13	29	27	22
2	78	10	25	23	18
3	66	5	22	21	12
4	51	5	16	16	11
5	45	4	15		
6	37	3			
7		2			
r^2	0.9776	0.9695	0.9730	0.9770	0.9654
a	125.4183	16.9494	34.0292	32.1482	26.8367
b	-0.2111	-0.3031	-0.1673	-0.1638	-0.2327
$Y = a/2, X =$	2.73	2.09	4.33	4.26	3.12
$Y = 1, X =$	22.88	9.34	21.09	21.19	14.14

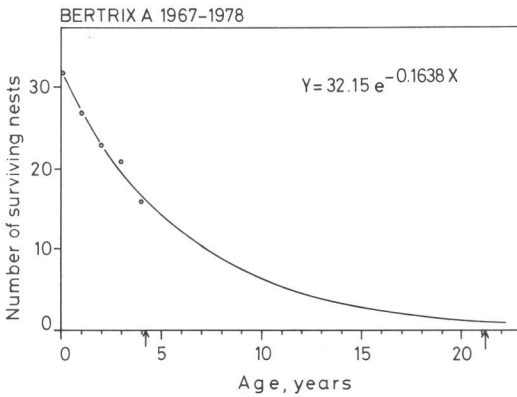
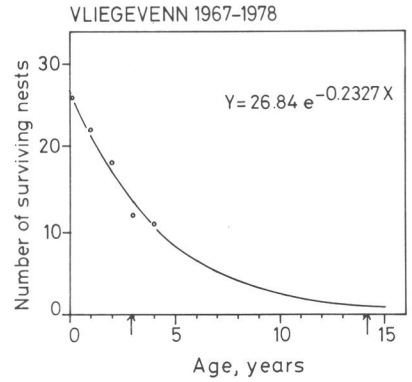
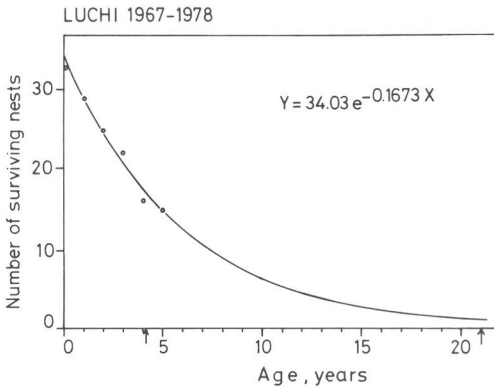
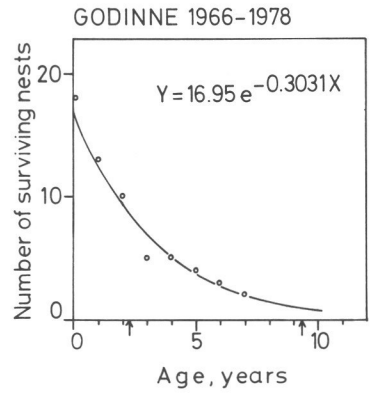
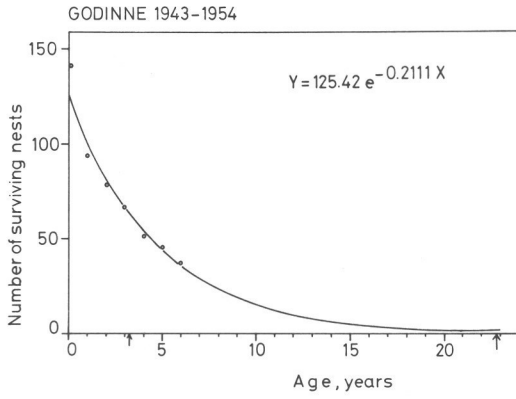


Fig. 5 — Courbes exponentielles de survie de la somme des cohortes de nouveaux nids dans les diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena*. Les flèches sur l'abscisse indiquent la demie vie de la cohorte et la longévité potentielle du dernier nid. (Number of surviving nests = nombre des nids survivants : age, years = âge, années).

dans la colonie (première flèche), c'est-à-dire le temps où la moitié des nids du début et la longévité potentielle du dernier nid de la cohorte seront morts (deuxième flèche).

La longue série d'observations de Godinne montre que la valeur de longévité estimée dans la première période suit de près la valeur observée. On attend qu'un nid atteindra l'âge de 23 ans et l'observation donne un nid de 21 ans et un nid de 28 ans. Il faut dire que ces nids âgés se trouvent dans un endroit du biotope non perturbé pendant des années.

Les courbes de survie doivent être considérées sous la restriction que le biotope évoluera selon les conditions de la période d'observation. La première et la seconde période de Godinne diffèrent considérablement. Dans la deuxième période l'espérance de vie a diminué fortement ; elle est de 9 années. Les biotopes stables de Luchi et de Bertrix donnent une espérance de vie de 21 années. Pour le biotope instable de Vliegevenn, cette espérance est de 14 années.

Répartition spatiale des nids

Pour la répartition spatiale des nids dans le biotope on emploie la méthode de la distribution des distances entre chaque nid individuel et son n-ième plus proche voisin, n allant dans cette étude de 1 à 10 (MORISITA, 1954 et THOMPSON, 1956).

Les distributions des distances observées sont comparées avec les fréquences attendues pour une population de même densité et répartie au hasard. On emploie la fonction de distribution au hasard :

$$F(\omega_n) : 1! - e^{-\lambda\omega_n} - \frac{\lambda\omega_n e^{-\lambda\omega_n}}{1!} - \dots - \frac{(\lambda\omega_n)^{n-1} e^{-\lambda\omega_n}}{(n-1)!}$$

$\omega_n = r_n^2$ c'est-à-dire le carré de la distance entre un nid et son n-ième voisin ; λ : le nombre moyen des individus par surface de cercle avec l'unité de calcul (hm) comme rayon. En prenant m pour la densité des nids par ha, on obtient $\lambda = \pi m$.

La fonction exprime avec quelle probabilité on peut attendre qu'au moins n nids seront trouvés dans un cercle de surface $\pi\omega_n$ avec n'importe quel nid comme centre. Au moyen de cette fonction on calcule des classes de probabilité égale de telle manière que les fréquences correspondantes, estimées ainsi qu'observées, sont au moins plus grandes que 5 en vue d'un test de conformité (χ^2). Si le résultat du test n'est pas significatif les nids sont répartis au hasard, si le test est significatif la distribution des fréquences observées indi-

Tableau 8 — Nids de *Formica polyctena* par hectare.

GODINNE	1945	6.1	BERTRIX	1967	4.6
	1947	6.3		1974	2.6
	1954	3.5	VLIEGEVENN	1967	1.5
	1967	3.3		1974	1.2
LUCHI	1967	2.0			
	1974	1.9			

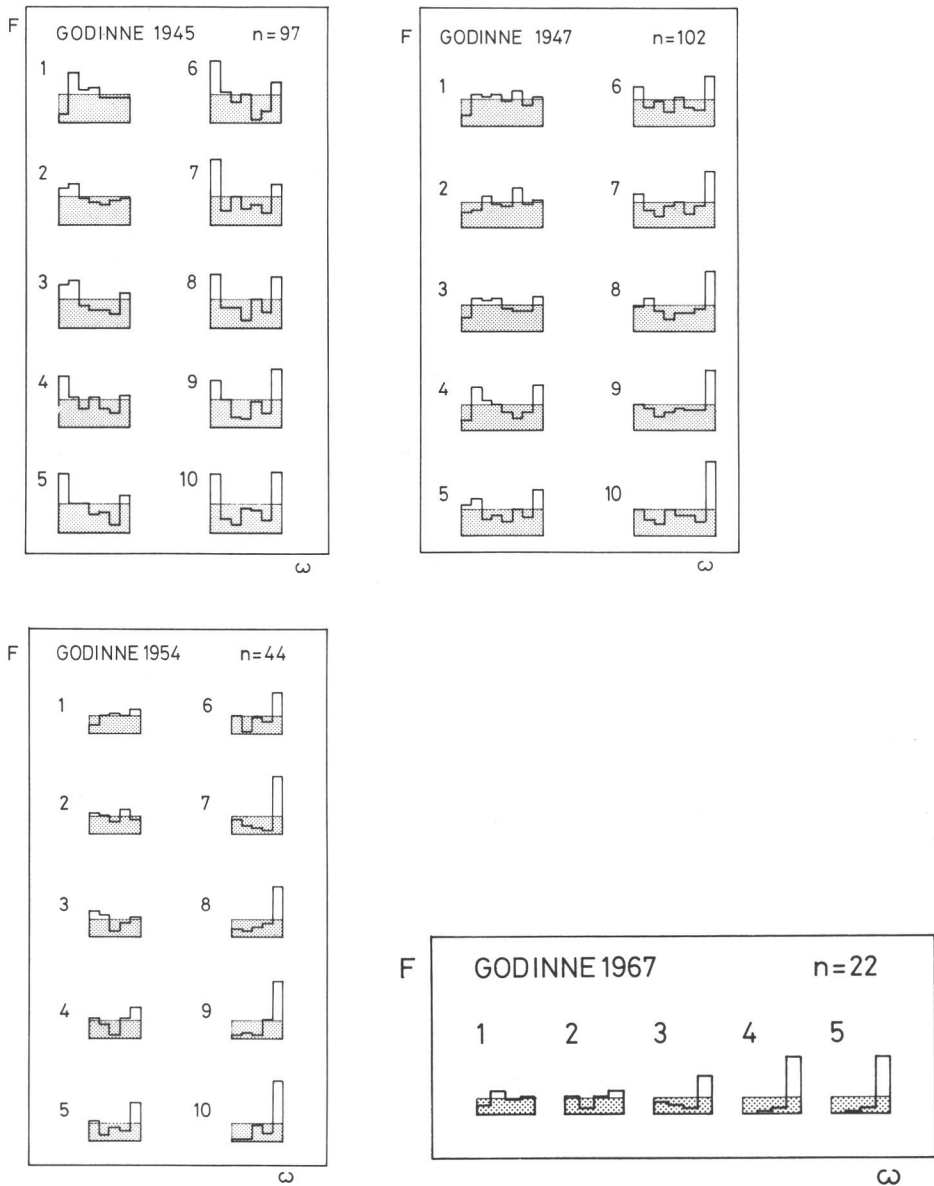


Fig. 6 — Histogrammes des fréquences (F) pour des classes d'égal probabilité attendue de ω_n (voir texte). Les fréquences attendues sont pointillées, les fréquences observées sont en ligne pleine.

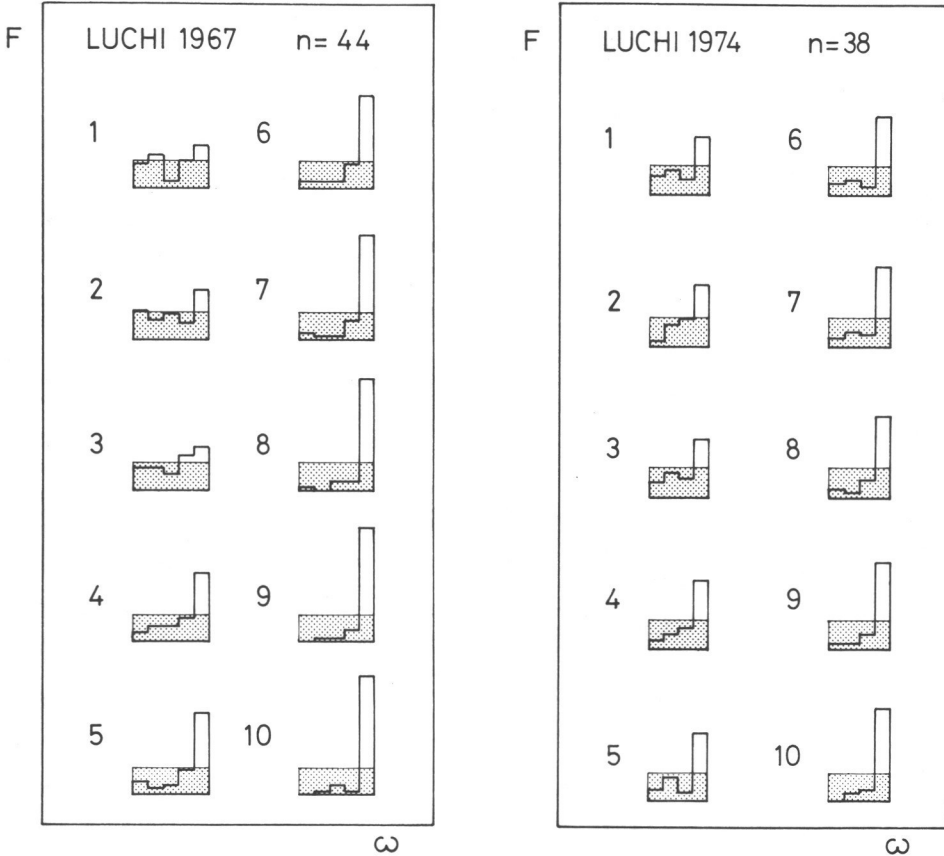


Fig. 7 — Histogrammes des fréquences (F) pour des classes d'égal probabilité attendue de ω_n (voir texte). Les fréquences attendues sont pointillées, les fréquences observées sont en ligne pleine.

quera une répartition contagieuse ou régulière (CAMPBELL & CLARKE, 1971).

Pour chaque biotope la répartition des nids de deux ou quatre années est étudiée. Le tableau 8 donne les densités des nids par hectare, le tableau 9 donne les moyennes des distances observées pour les 10 plus proches voisins. Les figures de 6 à 8 donnent les histogrammes des fréquences pour les classes de ω_n , pointillées pour les fréquences attendues, en ligne pleine pour les fréquences observées. L'échelle de l'abscisse (ω_n) est transformée afin que les distributions soient rectangulaires. Le tableau 10 donne les résultats des tests de conformité (ns : non significatif, s : significatif avec $p < 0.05$).

Les résultats montrent que la répartition des nids de Godinne en 1945 est au hasard jusqu'au deuxième voisin, qu'elle est pour la plupart des nids contagieuse du troisième au septième voisin, et qu'elle est partiellement contagieuse et partiellement régulière dès le huitième voisin. Cela veut dire que les nids sont nettement répartis en groupes de 4 à 8.

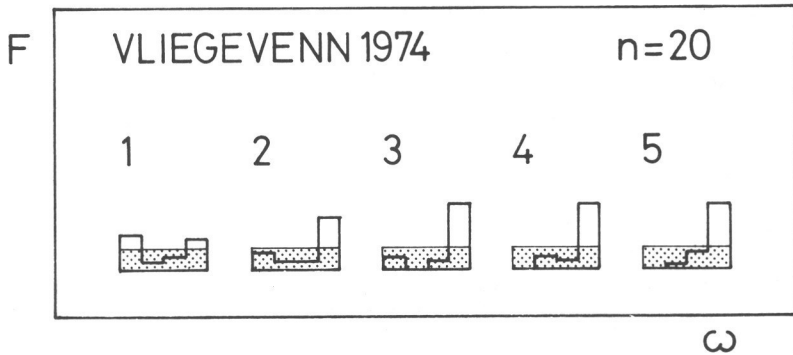
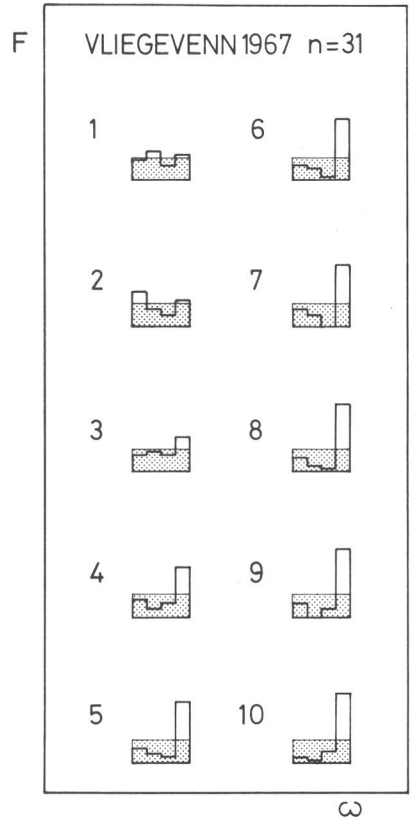
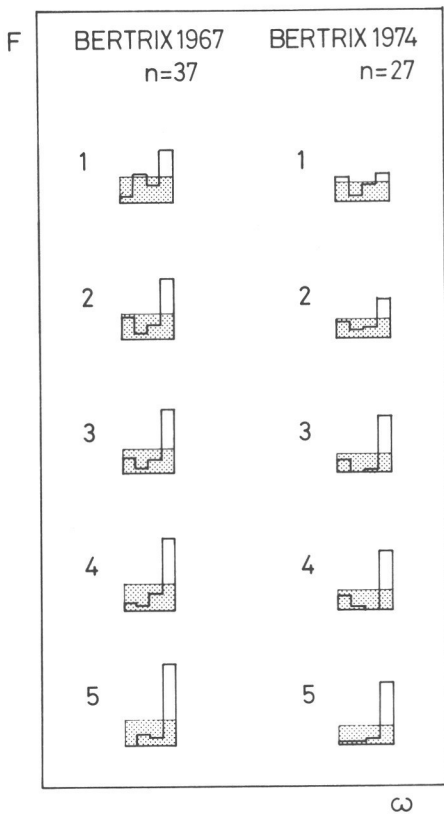


Fig. 8 — Histogrammes des fréquences (F) pour des classes d'égalité probabilité attendue de ω_n (voir texte). Les fréquences attendues sont pointillées, les fréquences observées sont en ligne pleine.

Tableau 9 — Les moyennes des distances observées (en m) entre chaque nid individuel et son n-ième plus proche voisin.

Voisin		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
GODINNE	1945	21	30	39	45	50	56	61	68	73	77
	1947	22	32	41	49	54	60	66	71	76	81
	1954	30	41	51	65	76	88	99	109	120	128
	1967	32	50	70	90	100	115	134	152	177	197
LUCHI	1967	42	61	77	95	112	126	145	159	173	187
	1974	51	74	87	106	119	137	147	161	174	186
BERTRIX	1967	34	54	69	90	110	139	153	165	176	187
	1974	44	68	101	123	156	174	189	228	260	270
VLIEGEVENN	1967	42	64	90	120	147	176	186	201	211	226
	1974	53	91	117	177	213	233	274	310	323	343

Tableau 10 — Tests de conformité (X^2) entre les fréquences attendues et observées pour la distribution des distances entre chaque nid individuel et son n-ième plus proche voisin (ns : non significatif, s : significatif avec $p < 0.05$).

Voisin		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
GODINNE	1945	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s	s
	1947	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1954	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1967	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
LUCHI	1967	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1974	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s
BERTRIX	1967	s	s	s	s	s					
	1974	ns	s	s	s	s					
VLIEGEVENN	1967	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1974	ns	ns	s	s	s					

En 1945 la colonie de Godinne est en expansion. La fondation de nouveaux nids par scission explique ce groupement autour de plusieurs centres d'expansion. En 1947 la colonie atteint son plus grand nombre de nids. La répartition est au hasard jusqu'au troisième voisin et dès lors elle devient de plus en plus régulière. La colonie occupe tout le terrain.

La détérioration ultérieure du biotope fait diminuer le nombre des nids qui cherchent les coupe-feu à ensoleillement favorable. En 1954 et 1967 la répartition est au hasard jusqu'au troisième voisin et elle devient dès lors régulière.

La répartition des nids dans les autres biotopes est au hasard pour le premier, le deuxième ou le troisième voisin et puis elle devient régulière. La signification est que deux, trois ou quatre nids se trouvent plus ou moins en groupe et qu'ils sont pour le reste bien dispersés sur le terrain. Le biotope stable de

Luchi montre une occupation régulière de tout le terrain. Entre les grands sapins épars l'ensoleillement est aussi bien qu'au bord des chemins. A Bertrix les nids sont attirés par les routes forestières le long desquelles ils sont dispersés régulièrement. A Vliegveenn la plupart des nids sont régulièrement répartis le long des coupe-feu.

En général les nids de *Formica polyctena* ont tendance à occuper leur biotope d'une manière partiellement aléatoire, partiellement régulière. Dans des périodes d'accroissement rapide de nouveaux nids on peut néanmoins attendre une répartition contagieuse qui disparaîtra par la suite.

La grandeur, l'indice de hauteur et la forme des nids

Définitions

Le nid épigé peut être décrit univoquement par sa grandeur, son indice de hauteur et sa forme. Ces paramètres sont définis partant du diamètre, de la hauteur et d'une section verticale du nid. La section verticale est construite au moyen de mesures et de prises photographiques.

L'indice de hauteur (hI) est la hauteur (h) du nid divisée par le rayon (r) ; ses valeurs sont réparties autour de 1, entre 0 et 2 ; il donne le degré d'escarpement du nid.

La grandeur (G) du nid est définie par la racine carrée de la surface (S) de la section verticale. Il serait peut-être préférable de définir la grandeur du nid par la racine cubique du volume. Cette valeur est toujours plus grande que celle de la racine carrée, en moyenne 5,5 % pour tous les nids observés. Parce que la section verticale du nid donne aussi la forme, nous avons choisi la racine carrée de la section. La surface de la section et le volume du nid sont calculés par intégration. La meilleure unité de calcul pour des constructions de la taille d'un nid de fourmis des bois est à notre avis le dm. La définition de la grandeur est conçue pour des raisons de statistique. Les grandeurs des nids sont réparties normalement, ce qui n'est pas le cas pour les surfaces et les volumes.

La forme des nids est de caractère nominal. Dans la littérature on ne trouve nulle part une classification univoque qui essaie de systématiser la diversité de la forme du nid chez les fourmis des bois.

Cette forme est déterminée par deux attributs de nature géométrique : le nid épigé a l'aspect ou d'un hémisphère ou d'un cône, ce qui donne les éléments de forme « hémisphérique » ou « conique ». Ces deux éléments caractérisent le type du nid. A la hauteur du sol la coupole peut s'arrêter nettement ou elle se prolonge dans un bord qui donne au nid la forme d'une cloche. C'est un troisième élément de forme, supplémentaire et indépendant. Un nid conique ou hémisphérique se caractérise dès lors par une forme « normale » (n) ou une forme en « cloche » (k).

Partant de ces éléments on peut construire un cadre systématique dans lequel rentrent toutes les formes observées. Il y a des nids de type pur, c'est-à-dire « hémisphérique » ou « conique » et des nids de type composé c'est-à-dire « sphéro-conique ». Selon l'indice de hauteur la forme est basse, de moyenne hauteur ou haute. Nous avons numéroté les formes dans un ordre logique allant de « hémisphérique » à « conique ».

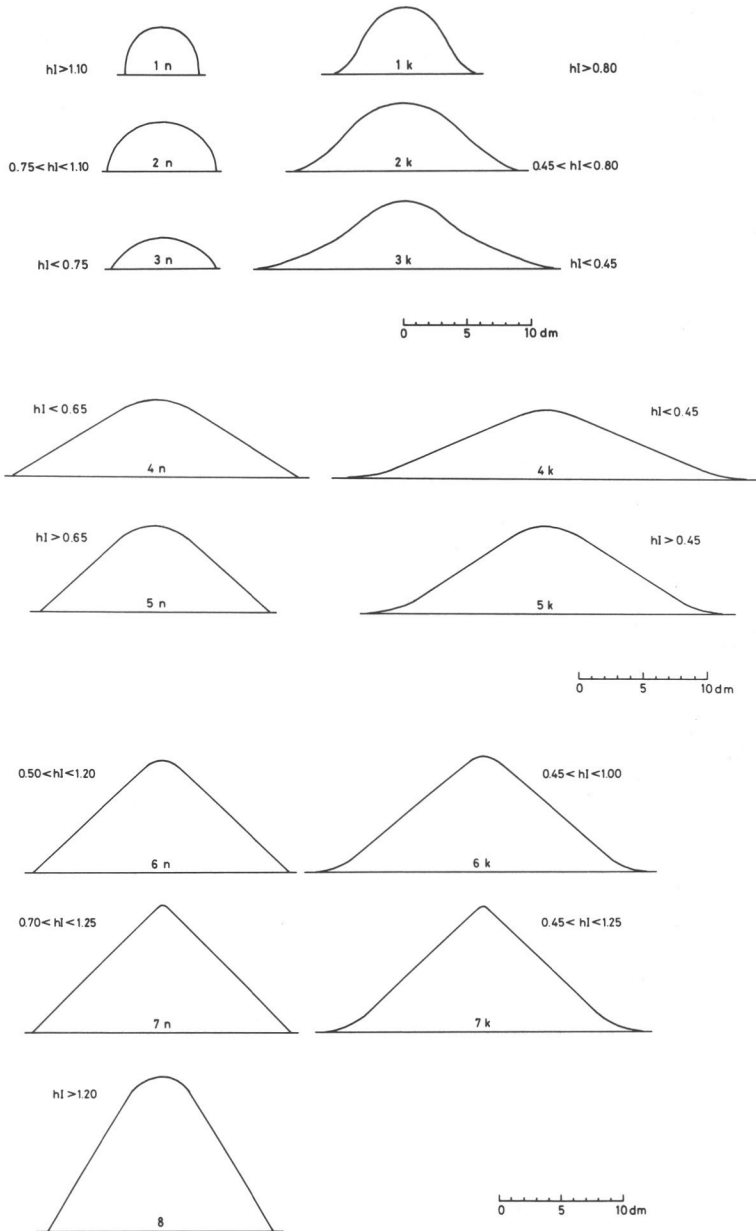


Fig. 9 — Représentation graphique à échelle du système de 15 formes de nid dans lequel toutes les formes de nid observées chez *Formica polyctena* sont classifiées (voir texte). Les sections sont construites en tenant compte de la grandeur moyenne et de l'indice de hauteur moyen de tous les nids ressortissants à chaque forme. Les limites de l'indice de hauteur (hI) de chaque forme sont indiquées. (1 à 8 : les 8 types de forme; n : forme normale; k : forme en cloche).

1. Forme hémisphérique haute : le nid a la forme d'un hémisphère élevé.
2. Forme hémisphérique : le nid a la forme d'un hémisphère normal.
3. Forme hémisphérique basse : le nid a la forme d'un segment sphérique ou il est hémisphéroïdal.
4. Forme sphéro-conique basse : le sommet du nid a l'aspect d'un segment sphérique, mais ses pentes sont raides comme celles d'un cône bas.
5. Forme sphéro-conique : le sommet du nid est hémisphérique mais ses pentes continuent en ligne raide comme celles d'un cône.
6. Forme conique tronquée : le nid a la forme d'un cône à sommet arrondi.
7. Forme conique pointue : le nid a la forme d'un cône parfait, même le sommet est assez pointu.

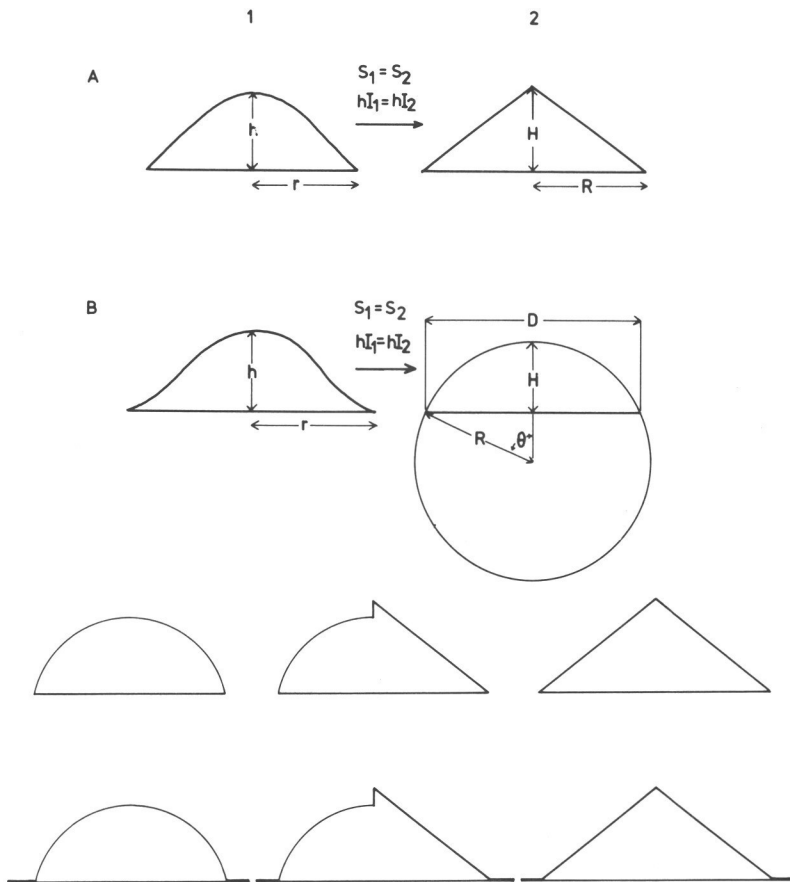


Fig. 10 — Transformation de la section verticale d'un nid en un triangle (A) ou en un segment de cercle (B) ou en une combinaison des deux, de telle manière que la surface (S) de la section et l'indice de hauteur (hI) originaux sont maintenus. La représentation graphique à échelle sur la carte du biotope donne ainsi des informations sur la forme, la grandeur et la hauteur des nids.

8. Forme conique tronquée haute : les pentes du nid sont celles d'un cône élevé, mais le sommet est fortement arrondi. Cette forme est rare (6 fois sur 770 observations de forme) et la forme en cloche n'est pas trouvée. Ces 6 nids se trouvent dans des bois denses d'épicéa avec des arbres de 5 à 10 m de hauteur. L'ensoleillement dans ces bois est pauvre.

Le système élaboré de 15 formes de nids nous permet de classifier les formes observées d'une manière univoque. La figure 9 donne les différentes formes. Dans la représentation on a tenu compte de la grandeur moyenne et de l'indice de hauteur moyen de tous les nids classifiés sous chaque forme.

Cette diversité de formes n'est pas représentable graphiquement comme telle. La section verticale peut néanmoins être transformée en un segment de cercle ou à un triangle ou à une combinaison des deux, de telle manière que la surface de la section et l'indice de hauteur originaux sont maintenus (figure 10). Les figures 11 à 14 donnent les cartes des biotopes pour l'année 1967.

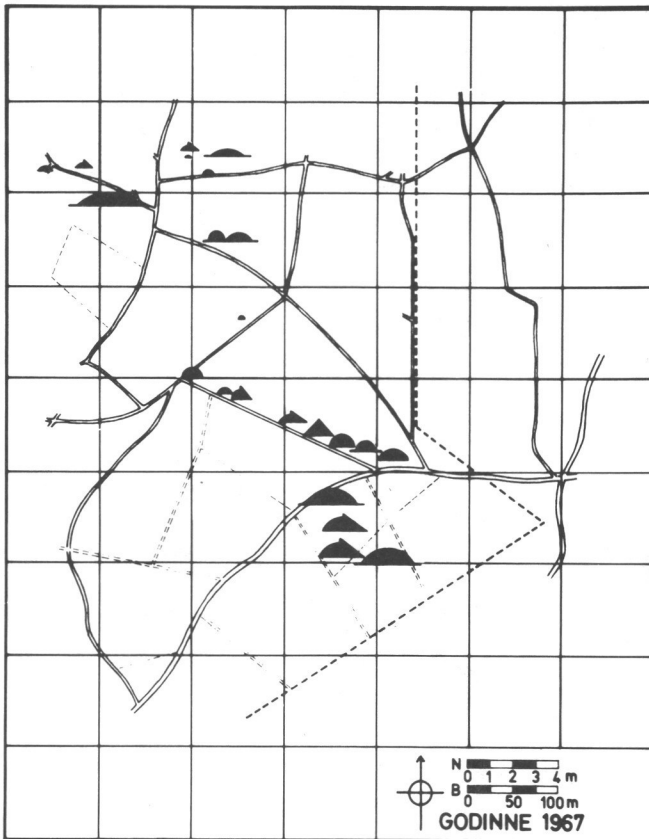


Fig. 11 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Godinne en 1967.

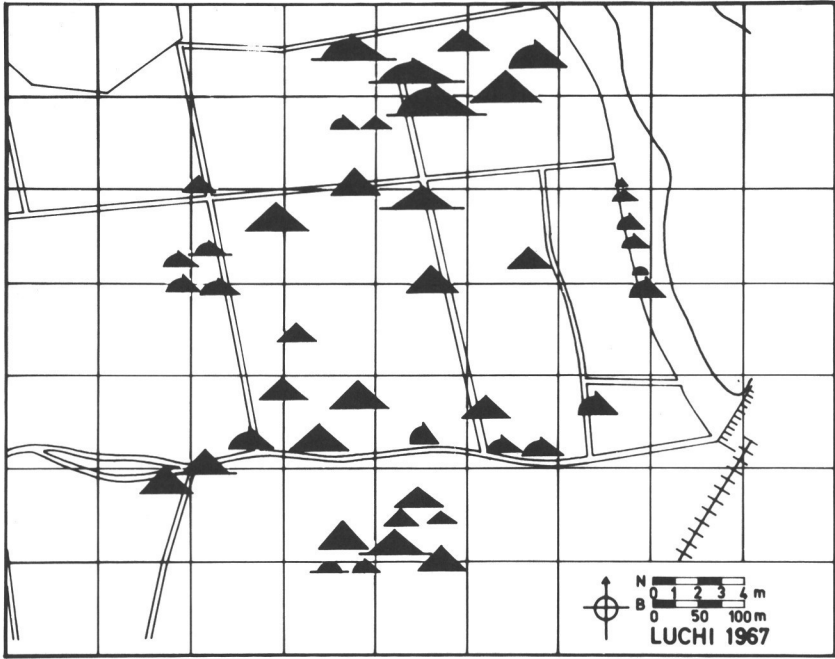


Fig. 12 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Luchi en 1967.

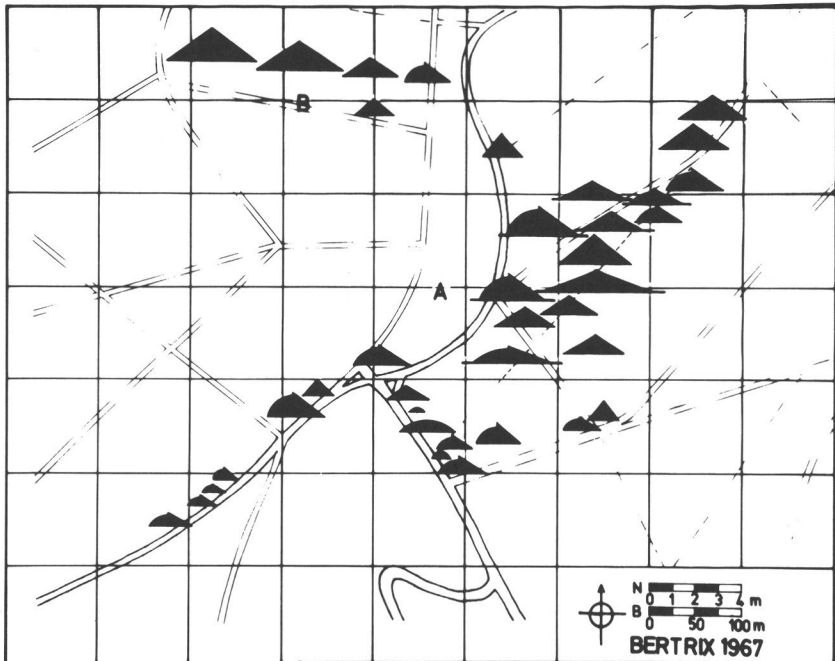


Fig. 13 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Bertrix (A et B) en 1967.

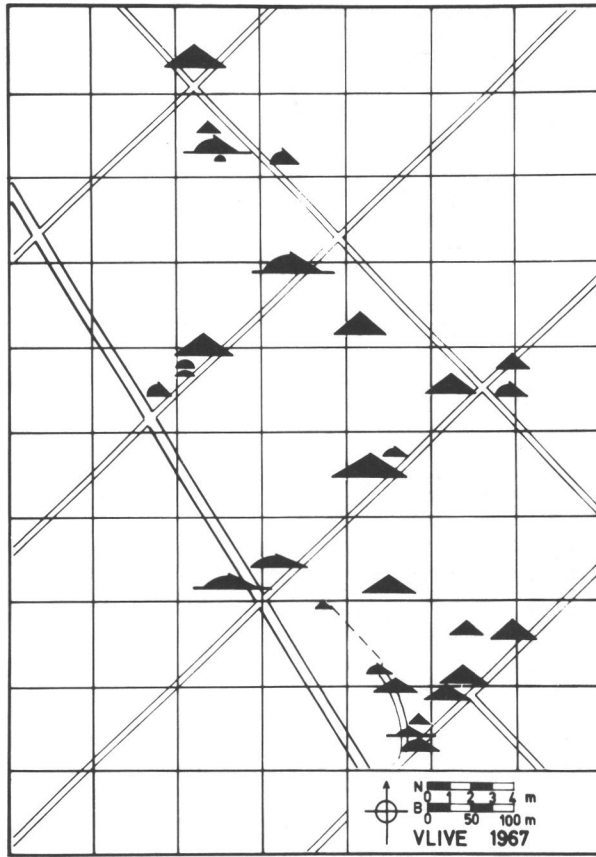


Fig. 14 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Vliegevenn en 1967.

L'influence du biotope sur les nids

Nous avons fait les sommes des formes de nids des années 1966 à 1975 pour les quatre biotopes étudiés. Bertrix est divisé en A et B ; B est une petite partie du biotope bien caractéristique avec des sapins de 30 m régulièrement dispersés. Le tableau 11 donne la répartition des fréquences observées sous chaque forme. Les histogrammes de cette répartition (figure 15) nous montrent que Godinne possède surtout des nids de forme hémisphérique et que la forme en cloche est trouvée pour la moitié des nids. A Luchi par contre la plus grande partie des nids sont coniques et la forme en cloche est peu représentée. Bertrix A et Vliegevenn prennent une position intermédiaire, les nids sphéro-coniques dominent et la forme en cloche est peu représentée.

Ainsi le caractère du biotope s'exprime dans la forme des nids. L'analyse des fréquences donne des différences hautement significatives. Comme par la forme les divers biotopes se caractérisent par la grandeur et l'indice de hau-

Tableau 11 — Répartition des fréquences de nids de *Formica polyctena* trouvées pour chaque forme dans les biotopes de Godinne, Luchi, Bertrix A, Vliegveenn et Bertrix B. (T: type; E: élément de forme; n: forme normale; k: forme en cloche).

		GODINNE			LUCI			BERTRIX A			VLIEGEVENN			BERTRIX B		
T	E	n	k		n	k		n	k		n	k		n	k	
		1		11	7	18	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
2		18	18	36	15	2	17	13	7	20	7	0	7	1	2	3
3		12	14	26	0	0	0	9	2	11	1	0	1	0	0	0
4		13	3	16	27	0	27	21	2	23	21	0	21	6	0	6
5		9	5	14	66	15	81	64	13	77	58	9	67	18	0	18
6		4	0	4	88	20	108	34	6	40	48	3	51	21	0	21
7		0	0	0	39	8	47	0	0	0	1	0	1	2	0	2
8		0	0	0	(3)	0	(3)	(3)	0	(3)	0	0	0	0	0	0
		67	47	114	235	46	281	141	30	171	136	12	148	48	2	50

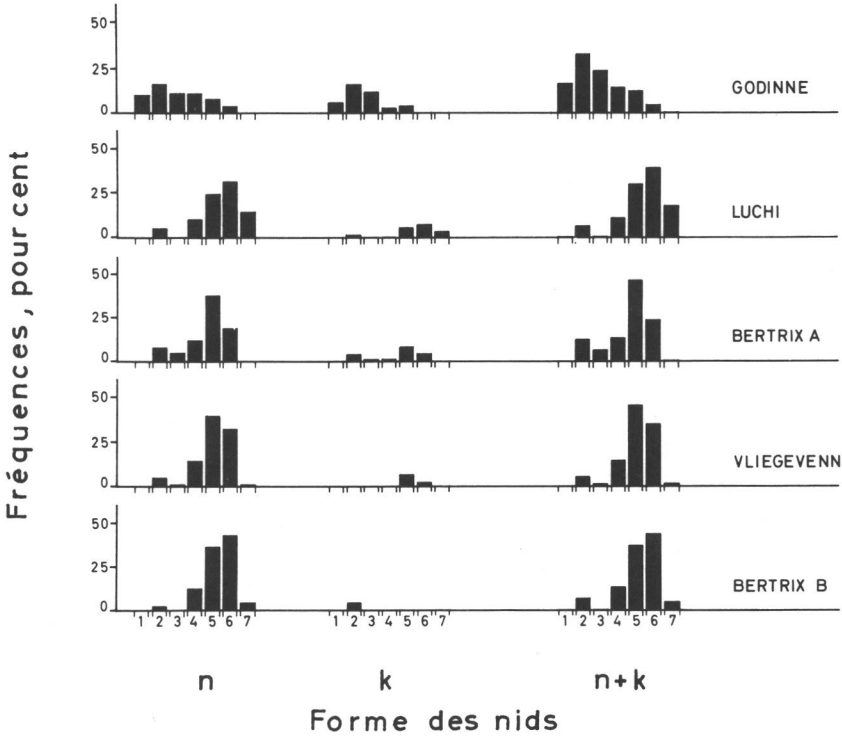


Fig. 15 — Histogrammes de la distribution des fréquences des nids de *Formica polyctena* sous chaque forme du système exposé dans le texte. (1 à 7 : les types de forme; n : forme normale; k : forme en cloche; n + k : la somme des formes normales et des formes en cloche).

teur de leurs nids. La figure 16 montre la corrélation des grandeurs et des indices de hauteur pour la somme de tous les nids dans les biotopes. Les diagrammes détaillés sont dans les figures 17 et 18.

Godinne a en général des petits nids de hauteur variable, Luchi a des nids grands et hauts, Bertrix A et Vliegevenn prennent de nouveau la position intermédiaire. Bertrix B a de très grands nids.

Les volumes moyens des nids épiés pour les biotopes au cours des années sont les suivants :

	Nombre d'observations	Volume moyen en dm^3
GODINNE	114	522
LUCHI	285	1026
BERTRIX A	175	921
BERTRIX B	50	2224
VLIEGEVENN	150	849

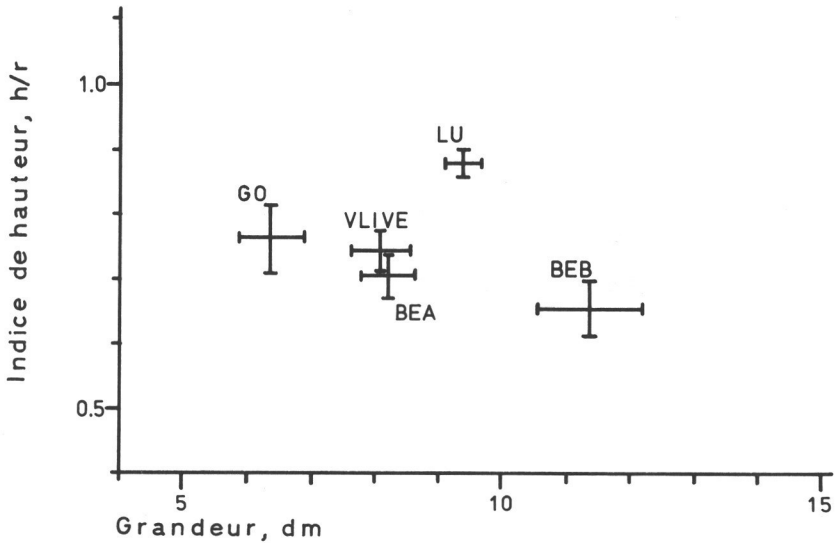


Fig. 16 — Corrélation de la grandeur et de l'indice de hauteur des nids de *Formica polyctena* dans les biotopes de Godinne (GO), Luchi (LU), Bertrix A (BEA), Bertrix B (BEB) et Vliegenn (VLIVE). Les moyennes avec leurs limites de confiance sont indiquées.

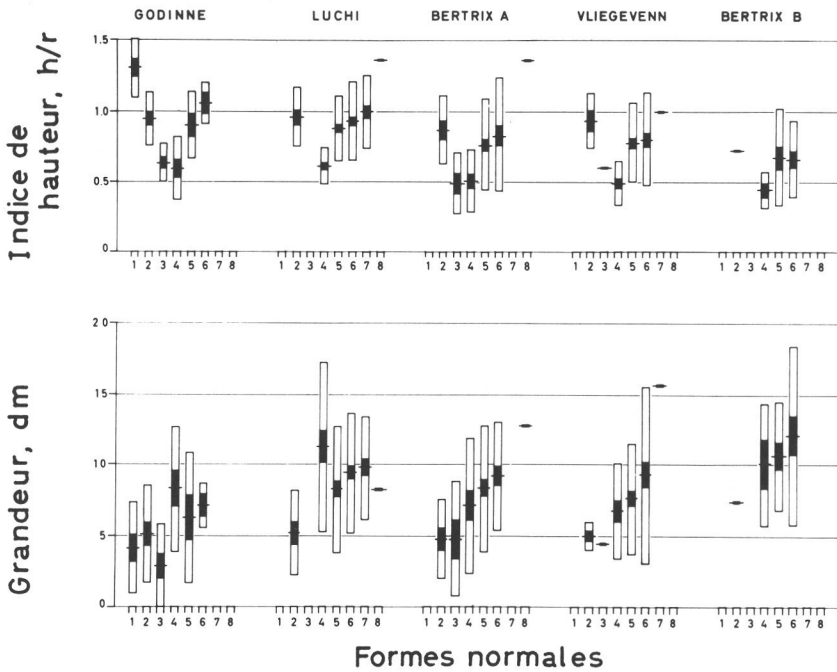
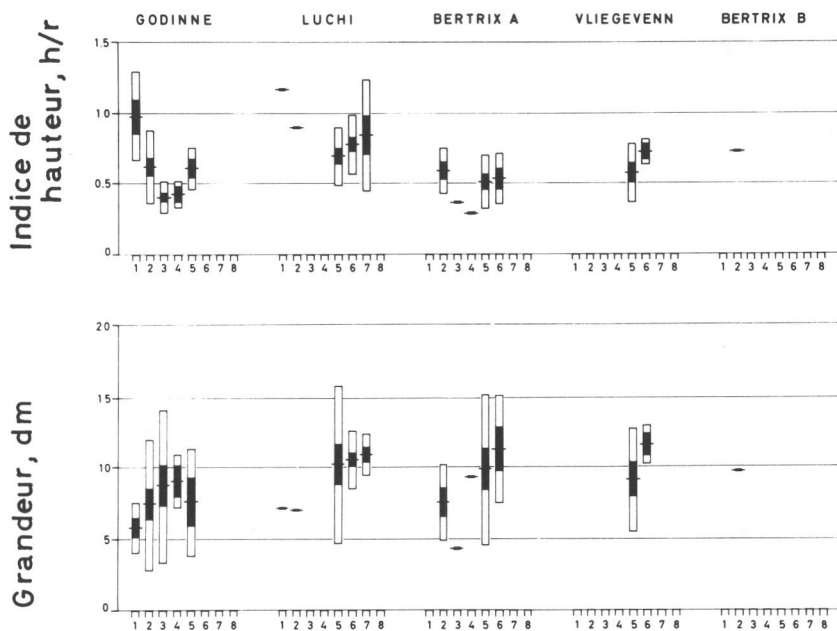


Fig. 17 — Diagramme en barres de la grandeur et de l'indice de hauteur des nids de *Formica polyctena* pour les huit formes normales dans les diverses colonies. Sont indiquées: les moyennes (petites lignes horizontales), l'intervalle de confiance des moyennes (barre noire) et l'intervalle de confiance des observations (barre noire + barres blanches). Quand les fréquences d'observation sont trop peu nombreuses on donne seulement la moyenne.



Formes en cloche

Fig. 18 — Diagramme en barres de la grandeur et de l'indice de hauteur des nids de *Formica polyctena* pour les sept formes en cloche dans les diverses colonies. Sont indiquées: les moyennes (petites lignes horizontales), l'intervalle de confiance des moyennes (barre noire) et l'intervalle de confiance des observations (barre noire + barres blanches). Quand les fréquences d'observation sont trop peu nombreuses on donne seulement la moyenne.

Il est illustratif de noter que le plus grand nid trouvé à Bertrix B a un volume de 6030 dm^3 et que dans l'année 1967, à titre d'exemple, le volume total des nids dans les colonies représente 9 m^3 à Godinne, 46 m^3 à Luchi, 45 m^3 à Bertrix A et 27 m^3 à Vliegevenn.

Conclusions

La strate arborescente des biotopes de *Formica polyctena* FÖRST. fournit aux fourmis le matériel pour la construction du nid, l'ensoleillement nécessaire pour la régulation de la température et la nourriture présente sous la forme des Aphidides et des phytophages liés à la végétation.

Les différences des biotopes sont exprimées dans divers paramètres écologiques.

A Godinne l'ensoleillement est très variable à cause de la taille du bouleau et du chêne et des implantations de pins, qui après quelques années sont telle-

ment denses que les nids ne survivent que sur les bords. L'échange des nids est par conséquence élevé, l'espérance de vie est courte, les nids restent petits et prennent surtout la forme hémisphérique. Les parties plus stables du biotope donnent des nids âgés, de grande taille et de forme hémisphérique en forme de cloche.

Luchi est un biotope stable de grands sapins épars, l'ensoleillement est uniforme et venant d'en haut ; les nids ont une vie longue, ils sont grands et pour la plus grande partie de forme conique.

Bertrix B est comparable à Luchi.

Bertrix A et Vliegevenn sont des bois de sapins qui montrent des écotones à ensoleillement élevé. Les nids sont en moyenne grands et de forme sphéro-conique. La taille des sapins à Vliegevenn rend le biotope instable et par suite la longévité diminue.

L'étude de la longévité, de la forme, de la grandeur et la hauteur des nids permet de constater une corrélation univoque entre ces données mesurables et le biotope. La connaissance de cette corrélation est indispensable pour l'utilisation des fourmis dans la défense des forêts.

Bibliographie

- BRIAN, M. V. (Ed.), 1978. Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press, London. 410 p.
- CAMPBELL, D.J. and CLARKE, D.J., 1971. Nearest neighbour tests of significance for non-randomness in the spatial distribution of singing crickets (*Teleogryllus commodus* Walker). *Anim. Behav.* 19 : 750-756.
- FRANCOEUR, A. and PEPIN, D., 1978. Productivité de la fourmi *Formica dakotensis* dans la peissière tourbeuse. 2. Variations annuelles de la densité des colonies, de l'occupation des nids et de la répartition spatiale. *Ins. Soc.* 25 : 13-20.
- MORISITA, M., 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci. Kyushu U. Series E (Biol.)* 1 : 187-197.
- PETRUSEWICZ, K. and MACFADYEN, A., 1970. Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. I.B.P. Handbook 13, Blackwell, Oxford.
- PIELOU, E.C., 1977. Mathematical ecology. Wiley, London.
- RAIGNIER, A., 1948. L'économie thermique d'une colonie polycalique de la fourmi des bois (*Formica rufa polycytena* Först.). *La Cellule* 51 : 281-368.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1971. Ecological methods. Chapman and Hall, London. 391 p.
- THOMPSON, H.R., 1956. Distribution of distance to n-th neighbor in a population of randomly distributed individuals. *Ecology* 37 : 391-394.

Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura suisse, par la méthode de coloration au spray

PAR

Daniel CHERIX

Institut de zoologie et d'écologie animale, Place du Tunnel 19, CH-1005 Lausanne

Rainer ROSENGREN

Institute of Zoology, University of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, SF-00100 Helsinki 10

Summary

The authors have studied route fidelity in a wood ant (*Formica lugubris*) in the Swiss Jura Mountain. The results show that it subsists after the hibernation period (6 months) with a RF coefficient included between 69 and 95 %. On the other hand, the technique used (spray marking method) allows to discuss the longevity of foragers, which can exceed 1 year. Finally, the authors approach the problem of the foraging strategy in wood ants in respect to route fidelity.

Introduction

Bien que la littérature sur les fourmis des bois (groupe *Formica rufa*) soit très abondante, (voir COTTI, 1963), plusieurs problèmes généraux restent encore sans réponse à l'heure actuelle. Parmi ces problèmes, celui que nous abordons dans ce travail : la stratégie pour la recherche de nourriture («*foraging strategy*»). Ce problème est abordé par la fidélité des fourmis à un site («*Ortstreue*»).

Il a été observé à de nombreuses reprises que les pistes des fourmis des bois peuvent demeurer inchangées pendant de nombreuses années dans des forêts non perturbées (STAEGER, 1936 ; CHAUVIN, 1962 ; ROSENGREN, 1971). Les travaux d'OEKLAND (1931) ont montré l'existence d'une fidélité (qu'il appelle «*Teilung des Arbeitsgebietes*») pendant un mois au moins, mais cette fidélité ne subsistait pas après l'hibernation des individus.

Le travail de ROSENGREN (1971) a permis de démontrer les faits suivants chez *Formica aquilonia* YARROW et *Formica polyctena* FOERST. :

- degré élevé de fidélité sur pistes («*route fidelity*»), compris entre 65 et 100 % pour des périodes de plus de 4 mois pour les fourrageuses marquées au printemps et même après la période d'hibernation pour des fourrageuses marquées à la fin de l'été et en automne.
- la fidélité sur pistes n'est pas influencée par les conditions météorologiques ou par l'heure de la journée.

— la cause principale de cette fidélité topographique est liée à l'existence d'une mémoire de points de repère comme des arbres.

La fidélité sur pistes a été remise en question par HORSTMANN (1975) et il nous a paru intéressant de reprendre en partie ce problème avec une autre espèce du groupe *rufa*, *Formica lugubris* ZETT., dans le Jura suisse. De plus, les résultats obtenus nous permettent de discuter de la durée de vie des fourrageuses, car les données sérieuses manquent totalement pour les espèces du groupe *rufa*, mis à part le travail d'OTTO (1958) sur le polyéthisme chez *Formica polyctena*.

Matériel et méthodes

L'étude des grandes populations d'insectes sociaux demande des méthodes permettant un travail rigoureux sur un grand nombre d'individus. C'est l'avantage de la méthode au spray, développée par l'un de nous, qui est beaucoup plus fiable que le marquage manuel employé par de nombreux chercheurs. Les marquages ont été réalisés avec des sprays Magi-Dyes Company Ltd, Cricklewood London N.W. 2 U.K. de couleur argent et bleu. Habituellement ces sprays sont utilisés pour teindre le cuir. La méthode pour marquer les fourrageuses consiste non pas à projeter un brouillard, mais de fines gouttelettes de peinture qui séchent très rapidement et se retrouvent plus de 11 mois après le marquage.

Nos expériences ont été menées sur *Formica lugubris*, dont la fourmilière appartient à la super colonie décrite par GRIS et CHERIX (1977) et CHERIX et GRIS (1978). Cette fourmilière compte 4 pistes (figure 1), les pistes I et IV

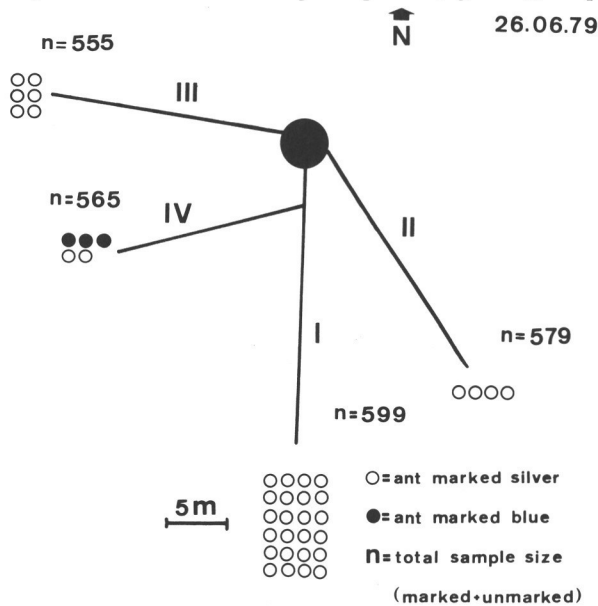


Fig. 1 — Fourmilière étudiée avec ses pistes, plan de situation, et les résultats du 26 juin 1979 lors d'un prélèvement d'échantillons sur les pistes I à IV.

ayant un départ commun d'une longueur de 3 m environ. Les marquages ont eu lieu le 20 août 1978 et nous avons marqué les fourrageuses de la piste I et IV à environ 6 m du nid, respectivement en argent (I) et en bleu (IV). On peut estimer grossièrement entre 5 000 et 10 000 le nombre de fourrageuses marquées par piste, soit entre 15 et 30 % de la population totale des fourrageuses. Les ouvrières ayant reçu de la peinture sur les yeux ou les antennes sont éliminées en quelques jours (voir Discussion).

L'échantillonnage des fourmis marquées se fait selon deux méthodes ; la première consiste à compter pendant 5 minutes le trafic dans chaque sens à l'aide de compteurs manuels (un pour les fourmis non marquées et le deuxième pour les fourmis marquées) et ceci pour les 4 pistes. Pour le traitement des données nous groupons les résultats des deux directions pour une piste. La deuxième méthode consiste à prélever rapidement 500 à 1 000 fourrageuses sur chaque piste. Ces ouvrières sont tuées, puis examinées au binoculaire (surtout après la période d'hibernation). On procède alors à un « *blind test* », il s'agit de donner à une personne neutre les échantillons pour comptage.

Les comptages sur pistes ont eu lieu aux dates suivantes : 25 août et 19 septembre 1978, puis 29 mai, 4, 18 et 21 juin 1979. Les prélèvements d'ouvrières ont été effectués les 24 août 1978, 26 juin, 21 et 27 juillet 1979.

Le coefficient de fidélité sur piste RF (« route fidelity ») défini par ROSENGREN (1971) est déterminé de la manière suivante :

$$RF = 100 \frac{C}{C + D}$$

C = « *conservants* » fourmis marquées trouvées sur la piste originale

D = « *deviants* » fourmis marquées trouvées sur une fausse piste.

Résultats

1. Fidélité sur pistes

Les résultats globaux sont présentés au tableau 1. La première estimation grossière de la fidélité sur pistes avant et après l'hiver donne les résultats suivants :

- a) selon la méthode des comptages sur pistes pendant 5 minutes ; (résultats 1978 et 1979 groupés) 91.3 % pour l'année 1978 et 95.6 % pour l'année 1979. Le fait de trouver une fidélité sur pistes plus élevée en 1979 est dû en partie à la taille assez faible des échantillons obtenus par la méthode des comptages sur pistes.
- b) selon la méthode des prélèvements d'échantillons sur pistes : 94.4 % en 1978 et 69.1 % en 1979.

Ces résultats montrent clairement la persistance d'une fidélité sur piste même après la période d'hibernation.

Il convient dans une deuxième étape d'analyser statistiquement nos résultats en tenant compte du nombre total d'individus observés sur les pistes. Nous testerons tout d'abord le système des pistes I et IV groupés vis à vis des pistes II et III, puis les pistes I et IV entre elles.

Dates	Piste I			Piste II			Piste III			Piste IV		
	NM	S	B	NM	S	B	NM	S	B	NM	S	B
*24.08.78	312	184	-	705	7	-	765	5	1	251	15	291
25.08.78	238	136	-	208	3	-	345	5	-	157	4	41
25.08.78	277	189	-	241	2	-	329	3	1	171	11	69
19.09.78	190	75	-	117	10	-	163	4	-	102	7	16
04.06.79	141	8	-	45	-	-	114	-	-	23	1	1
18.06.79	420	21	-	242	-	-	423	-	-	362	1	3
21.06.79	473	9	-	116	-	-	298	-	-	371	-	1
*26.06.79	575	24	-	575	3	1	549	6	-	560	2	3
*21.07.79	827	52	10	746	3	1	750	3	-	800	-	6
*27.07.79	788	27	3	742	7	4	749	4	2	775	2	2

Tableau 1 — Résultats globaux pour les quatre pistes. Les dates avec * désignent les prélèvements sur pistes. NM = fourmis non marquées, S = fourmis marquées argent, B = fourmis marquées bleu

Les résultats se trouvent dans les tableaux 2 et 3. Nous posons comme hypothèse (Ho) que les fourmis sont distribuées au hasard et nous calculons le coefficient RF théorique, puis nous testons l'hypothèse par un test de X^2 .

Les résultats figurant dans les tableaux 2 et 3 démontrent clairement que notre hypothèse de base est rejetée. Ceci signifie tout d'abord (tableau 2) que les fourrageuses marquées sur les pistes I et IV sont fidèles à ce système. Ceci démontré, nous voyons (tableau 3) que cette fidélité est encore plus poussée, car nous avons une fidélité des fourrageuses bleues à la piste (IV), il en va de même pour les fourmis marquées argent. Il nous est donc possible de soutenir le fait que les fourrageuses de *F. lugubris* montrent une fidélité sur pistes, même après la période d'hibernation qui dure, dans la région étudiée, environ 6 mois.

2. Durée de vie des fourrageuses

Nous avons reporté à la figure 2 les pourcentages des fourmis marquées en fonction du temps. Il apparaît qu'un pourcentage non négligeable de fourmis subsistent après la période d'hibernation et se retrouvent plus de 11 mois après le marquage (voir aussi tableau 1). Il convient de discuter pas à pas les données de la figure, car il est évident que la diminution des ouvrières marquées (indiquant la mortalité ou la prédation) n'est pas un phénomène linéaire et cette diminution est étroitement liée aux différentes phases d'activité des fourmis, comme l'a montré entre autres ROSENGREN (1977 a et b): le pourcentage de fourrageuses vétérans (ayant passé la période d'hibernation) est fortement influencé par l'intensité du trafic au printemps. Ceci étant lié à l'apparition des fourrageuses novices lors du recrutement en masse en début de saison. Dès lors nous pouvons partager la figure en 4 parties (A, B, C et D) que nous allons discuter séparément.

A) La diminution d'individus marqués dans cette partie s'explique par deux raisons. La première est l'élimination assez rapide des ouvrières trop

Dates	RFc	RFth	NM (II + III)	NM (I + IV)	(M (II + III)	M (I + IV)	Total	X ²	dl	P
24.08.78	97.4	41.5	1470 (1188.9)	563 (294.1)	13 (294.1)	490 (208.9)	2536	807.1	1	P < 0.0005
26.06.79	74.4	50.8	1124 (1114.8)	1135 (1144.2)	10 (19.2)	29 (19.8)	2298	8.8	1	P < 0.0005
21.07.79	90.7	53.1	1496 (1467.8)	1627 (1655.2)	7 (35.2)	68 (39.8)	3198	43.5	1	P < 0.0005
27.07.79	66.7	51.4	1491 (1483.2)	1563 (1570.8)	17 (24.8)	34 (26.2)	3105	4.9	1	P < 0.05

Tableau 2 — Tests de la fidélité sur pistes obtenus en groupant les pistes I et IV vis-à-vis des pistes II et III pour les échantillons prélevés sur piste. NM = fourmis non marquées, M = fourmis marquées. (Voir texte).

Dates	Couleur		SILVER (argent)				BLUE (bleu)			Fidélité			
	Piste	N	piste I		IV	piste IV		I	RFc	RFth	X ²	dl	P
24.08.78	1053	496	37.1 (184)	2.7 (15)	557	52.2 (291)	0 (0)	96.9	50.5	422	1	P < 0.005	
26.06.79	1164	599	4.0 (24)	0.3 (2)	565	0.5 (3)	0 (0)	93.1	51.4	20.2	1	P < 0.005	
21.07.79	1695	889	5.8 (52)	0 (0)	806	0.7 (6)	1.1 (10)	85.3	51.3	31.4	1	P < 0.005	

Tableau 3 — Tests de fidélité sur pistes entre I et IV. N = nombre total, n = nombre de fourmis sur piste I ou IV, p₁ = fréquence des fourmis marquées sur la « bonne » piste, p₂ = fréquence des fourmis marquées trouvées sur la « fausse piste ».

marquées (peinture sur les yeux ou les antennes) et une certaine mortalité. Il est évident que toutes les fourrageuses marquées ne vont pas survivre à l'hiver (ROSENGREN, 1971).

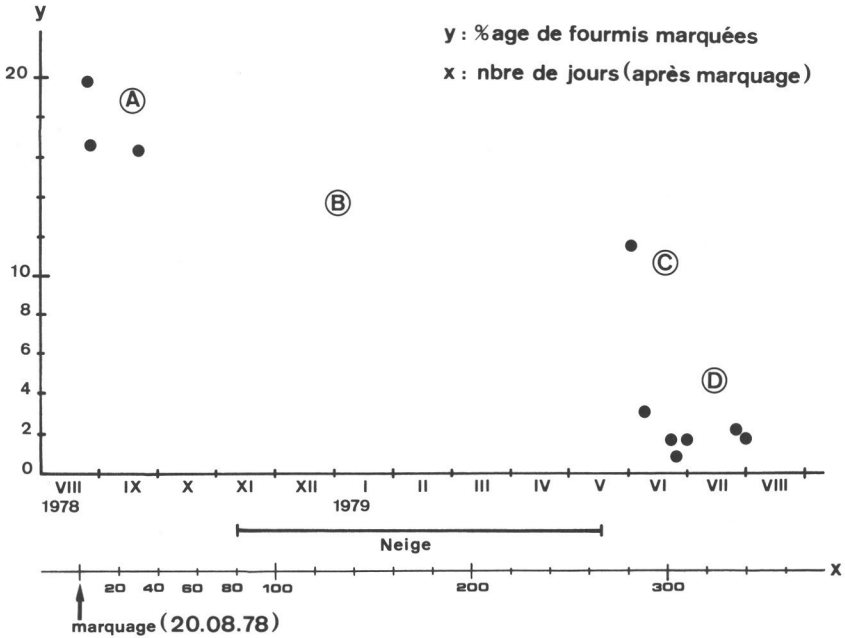


Fig. 2 — Variations du nombre de fourmis marquées au cours du temps.

- B) Pendant la période d'hibernation un certain nombre de fourrageuses vont disparaître, soit de mort « naturelle » soit par prédation (principalement les pics). Nous constatons dans le cas étudié que la diminution du pourcentage d'individus marqués pour cette période est d'environ 5 %. Cette faible mortalité paraît normale si l'on compare avec les résultats obtenus chez *F. polyctena* pour la même période par l'un de nous (non publié) et qui obtient environ 8 %. D'autre part, le premier point obtenu après le réveil printanier est représentatif d'un trafic bas, donc d'un pourcentage élevé de fourrageuses vétérans (ROSENGREN, 1977 a).
- C) La rapide diminution à laquelle nous assistons dans cette zone n'est pas uniquement due à une mortalité élevée chez les fourrageuses vétérans, mais aussi à l'apparition en masse de fourrageuses novices, ce qui entraîne une brusque chute du pourcentage d'individus marqués ; l'hibernation ayant permis à un certain nombre d'ouvrières du service intérieur (« *Innendiensttiere* ») de passer au service extérieur (« *Aussendiensttiere* »). Ainsi le recrutement en masse nous met dans la situation d'un niveau de trafic élevé, ce qui entraîne un pourcentage bas d'ouvrières marquées.
- D) Enfin dans la dernière partie du graphique, nous sommes en pleine saison d'activité et l'on constate une diminution lente du nombre de fourrageu-

ses vétérans, reflétant la mortalité réelle, l'intense phase de recrutement ayant atteint son équilibre, il y a simplement remplacement des fourrageuses mortes par de nouvelles ouvrières.

Discussion

Il semble donc bien que le phénomène de fidélité sur piste décrit et démontré par ROSENGREN (1971) s'applique à d'autres espèces du groupe *rufa* situées dans d'autres régions, contrairement aux opinions émises par HORSTMANN (1975) qui avait marqué un nombre trop faible d'ouvrières (200 à 500) pour espérer retrouver des fourrageuses marquées après la période d'hibernation. Toutefois, il faut dire à sa décharge que les expériences menées dans le Jura suisse, ont été faites dans un milieu présentant une certaine similitude avec les forêts finlandaises. En effet, nous nous trouvons dans une forêt de conifères, forêt climacique caractérisée par une productivité basse et une stabilité biotique élevée, contrairement aux forêts de chênes d'Allemagne, caractérisées par une productivité forte et un faible degré de stabilité écologique. Il suffit pour cela de penser aux modifications du feuillage entre le printemps et l'été pour s'en rendre compte.

L'expérience menée sur *Formica lugubris* dans le Jura a montré que la fidélité sur pistes était conservée, même après l'hibernation avec un coefficient RF très élevé (entre 70 et 95 %). Ces faits militent une nouvelle fois en faveur d'une mémoire topographique, fait aussi prouvé par le travail de ROSENGREN et PAMILO (1978). D'autre part les résultats obtenus ne nous permettent pas d'envisager la « *column-hypothesis* » de ZAKHAROV (1973) pour expliquer cette fidélité sur pistes. Selon cet auteur les fourrageuses sont distribuées sectoriellement à l'intérieur de la fourmilière, et de ce fait, entraînent une fidélité sur pistes. Cette hypothèse nous paraît difficile à envisager vu la situation particulière des pistes I et IV. Comment expliquer autrement que par l'existence d'une mémoire topographique le fait que les fourmis de la piste IV empruntent pendant quelques mètres un tronçon commun avec les ouvrières de la piste I.

Enfin plusieurs auteurs ont montré l'existence d'une piste chimique chez les fourmis du groupe *rufa* (HENQUELL, 1976, 1978 ; HORSTMANN, 1976 et ELGERT et ROSENGREN, 1977), et l'on pourrait admettre qu'une piste chimique serait responsable de la fidélité sur pistes. Il est difficile de penser qu'une phéromone puisse subsister plus de 6 mois en hiver, alors que l'on sait que les phéromones sont des substances volatiles dont l'effet est d'une durée limitée dans le temps. De plus, cela signifierait que chaque piste posséderait une phéromone spécifique, ce qui paraît peu vraisemblable. Toutefois l'existence d'une piste chimique peut expliquer en partie « *la constance des pistes* », mais pas la fidélité sur pistes.

En ce qui concerne la durée de vie des fourrageuses, nos résultats montrent qu'une partie non négligeable des fourrageuses passent un hiver dans la fourmilière et reprennent leur activité l'année suivante. La question que l'on peut se poser est alors la suivante : les fourrageuses marquées le 20 août 1978 sont-elles nées la même année ? Le travail que nous menons depuis plusieurs années dans cette région (CHERIX, sous presse) nous a permis de montrer que

les nouvelles ouvrières (premières éclosions) apparaissent entre la troisième et la quatrième semaine du mois de juillet. Selon OTTO (1958), le temps minimal pour une ouvrière pour passer du service intérieur au service extérieur est d'environ 40 jours après l'éclosion. Si l'on rapporte ces éléments à notre cas particulier, le marquage ayant eu lieu moins d'un mois après les premières éclosions, on peut penser que lors du marquage nous avons bien marqué des ouvrières nées l'année précédente. Dès lors nous pouvons dire qu'une partie des fourrageuses vivent deux ans (en subissant deux périodes d'hibernation) et l'autre partie une année (en subissant une période d'hibernation). Enfin il est possible de voir un avantage dans ce comportement en rapport avec la mémoire topographique ; la présence de fourrageuses vétérans permet d'induire les fourrageuses novices au début de la saison d'activité. On assiste à une transmission de la mémoire topographique, ce qui a été mis en évidence par les travaux de ROSENGREN (1977 a et b), puisque les novices ont une mémoire topographique (exprimée par la fidélité sur pistes) beaucoup plus faible en début de saison que les vétérans.

Enfin, pour terminer, abordons le problème plus général de la stratégie pour la recherche de nourriture (« *foraging strategy* ») à la lumière des résultats obtenus relatifs à la fidélité sur pistes. Cette fidélité sur pistes exprime une *stratégie prédictive*. Les sources de nourriture (miellat de pucerons par exemple) se retrouvent tout au long de la saison d'activité au même endroit. C'est ce que l'on constate dans les forêts de conifères du Jura qui ont atteint un stade de climax. Toutefois cette stratégie ne saurait être la seule en cause, si l'on pense à la recherche des proies (mis à part les pucerons, voir CHERIX, sous presse) dans le terrain. Dans ce cas nous avons plutôt à faire à une *stratégie opportuniste*, la nourriture se trouve sur de grandes surfaces et ne peut être, dans certains cas, exploitée par un seul individu d'une part et change de localisation d'autre part. Cette stratégie a retenu l'attention principalement chez les insectes sociaux qui sont « *opportunistes* », car ils peuvent changer d'un jour à l'autre de zones de nourriture et informer la société sur la direction de la nouvelle source de nourriture par des signaux (danse des abeilles, phéromones de pistes chez les fourmis et les termites). Enfin une dernière possibilité, qu'il ne faut pas négliger, mais de moindre importance, est la *stratégie stochastique* où la recherche de nourriture se fait au hasard dans l'habitat. Il est intuitivement évident que la stratégie stochastique est la plus rémunératrice si la nourriture est dispersée à travers l'habitat au hasard. Ceci ne semble pas être le cas si l'on considère le régime alimentaire des fourmis des bois, et leur habitat.

Pour conclure, nous pouvons penser, en ce qui concerne les fourmis des bois, qu'il existe un équilibre entre la stratégie prédictive et la stratégie opportuniste, la stratégie stochastique étant peu importante. Cependant il ne faut pas négliger le fait qu'une société basée sur le polyéthisme présente une souplesse considérable et qu'elle peut s'adapter rapidement à de nouvelles situations.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. le Professeur P. Vogel (Lausanne) et M. le Dr C. Baroni-Urbani (Bâle) pour leurs critiques constructives et l'aide apportée à la rédaction de ce travail. Enfin nous remercions Mme J. Hopfgartner et M. S. Demotz (Lausanne) d'avoir participé au « blind test » et compté plusieurs milliers de fourmis.

Bibliographie

- CHAUVIN, R., 1962. Observations sur les pistes de *Formica polyctena*. *Ins. Soc.* 9 : 311-321.
- CHERIX, D., sous presse. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une supercolonie de *Formica lugubris* Zett. *Ins. Soc.*
- CHERIX, D. et GRIS, G., 1978. Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura (Hymenoptera, Formicidae). *Proc. of the VIIIth Meeting of Soc. Ins. Section PES.* 4-9 Sept. Pulawy : 7-12.
- COTTI, G., 1963. Bibliografia ragionata 1930-1961 del gruppo *Formica rufa*. *Collana Verde* 8 : 1-413.
- ELGERT, B. and ROSENGREN, R., 1977. The guest ant *Formicoxenus nitidulus* follows the scent trail of its wood ant host. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* 53 : 35-38.
- GRIS, G. et CHERIX, D., 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Bull. Soc. Ent. Suisse* 50 : 249-250.
- HENQUELL, D., 1976. Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelles. *Ins. Soc.* 23 : 577-583.
- HENQUELL, D., 1978. Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* élevée dans des conditions de vie semi-naturelles. Thèse, Besançon 80 p.
- HORSTMANN, K., 1975. Ueber das Verhalten der Aussendienstarbeiterinnen der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerst.) im Frühjahr. *Waldhygiene* 11 : 1-12.
- OEKLAND, F., 1931. Studien über die Arbeitsteilung und Teilung des Arbeitsgebietes der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) *Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere* 20 : 63-131.
- OTTO, D., 1958. Ueber die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und ihre verhaltenphysiologischen Grundlagen. *Deutsche Akad. Landw. Wiss. Berlin Wiss. Abh.* 30 : 1-166.
- 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.
- ROSENGREN, R., 1977 a. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zool. Fennica* 149 : 1-30.
- ROSENGREN, R., 1977 b. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group) II. Nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zool. Fennica* 150 : 1-30.
- ROSENGREN, R., and PAMILO, P. 1978. Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (*Formica rufa* group) in early spring. *Memorabilia Zool.* 29 : 143-155.
- STÄGER, R., 1936. Topographische Konstanz der Strassen bei *Formica rufopratensis*. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 16 : 679-684.
- ZAKHAROV, A.A., 1973. Sectorial distribution of ant columns within the nest of *Formica rufa* (Hymenoptera, Formicidae) *Zool. Zh.* 52 : 519-524.

L'approvisionnement du nid chez *Lasius fuliginosus* : pistes, cycles d'activité et spécialisation territoriale des ouvrières

PAR

Blandine HENNAUT-RICHE, Guy JOSENS, Jacques PASTEELS

Département de Biologie animale, Université libre de Bruxelles
50, av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles

Summary

A nest of *Lasius fuliginosus* was observed from September 1977 to August 1979. The route system remained constant from one year to the other. Route fidelity was very high during the summer and lasted at least 15-21 days; but it dropped after hibernation.

The nest population was estimated at about $2 \cdot 10^6$ individuals and honeydew collected at about 50 kg per year. The activity of the ants along the tracks was related to temperature.

Introduction

Lasius fuliginosus exploite son territoire en empruntant un réseau de pistes de récolte stables (DOBZANSKA, 1965 ; GASPAR, 1967).

En rapport avec ce comportement, nous avons étudié :

- la permanence du réseau routier ;
- la spécialisation territoriale des ouvrières ;
- les variations de l'activité de récolte en fonction des cycles nycthémeraux et saisonniers.

Le nid étudié est installé dans une souche pourrie à la lisière d'un bois de diverses essences (chêne, érable, charme, coudrier,...) sur la commune de Treignes (50° 06'05" lat. N; 4° 39'47" long. E, Belgique.)

Notre étude a débuté en septembre 1977, s'est prolongée durant toute l'année 1978 et a été poursuivie par A. BOIDRON en 1979.

Le présent article résume une partie de nos observations.

Résultats

Permanence du réseau routier

Nous avons opéré une cartographie complète du nid et de ses 7 pistes en septembre 1977. Les arbres du territoire ont été numérotés et les pistes balisées au moyen d'allumettes décapitées. L'orientation générale des pistes est donnée schématiquement dans la figure 1.

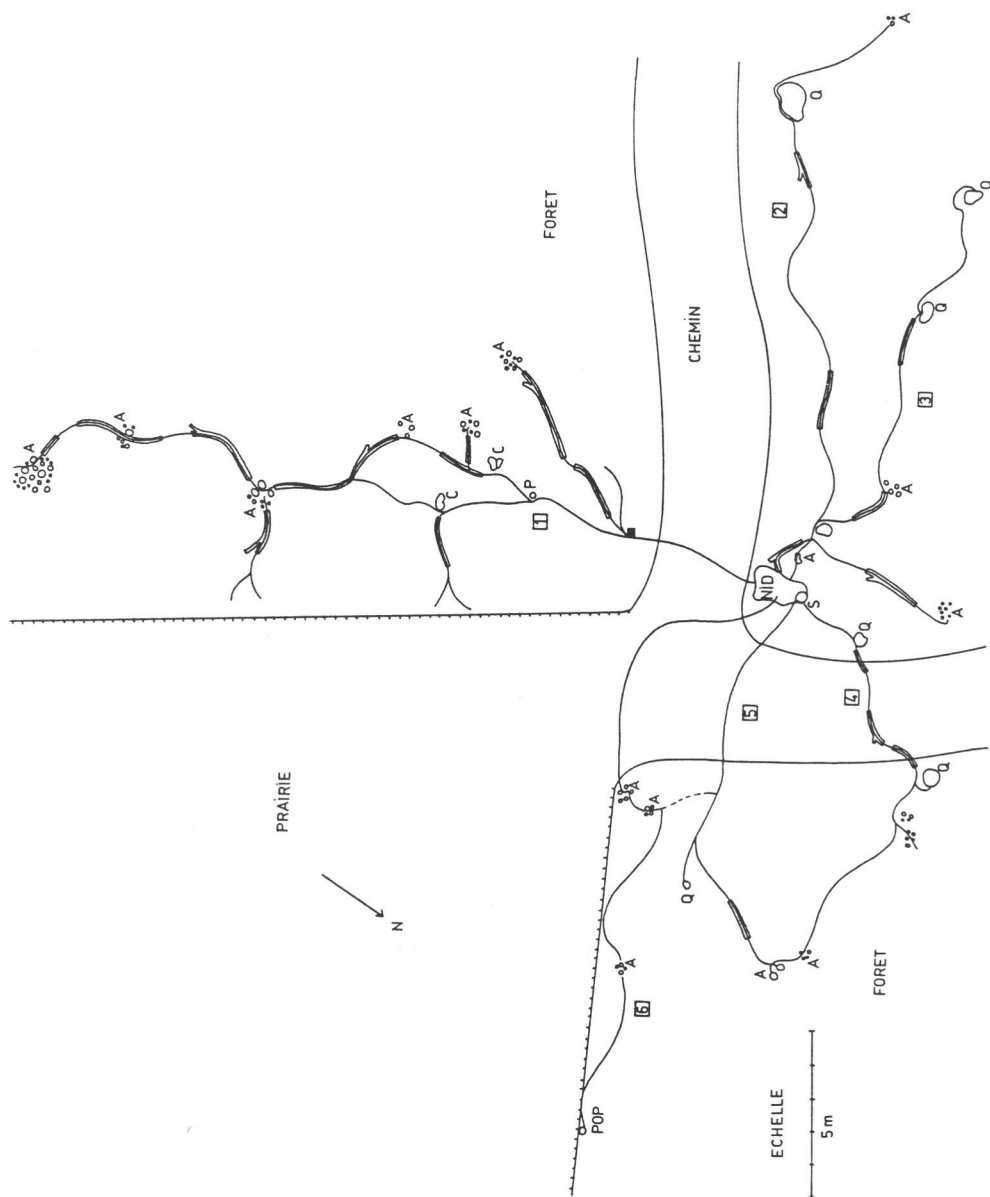


Fig. 1 — Cartographie du nid et de ses pistes.

Les chiffres désignent les pistes ; les lettres, les arbres. A : érables (*Acer*), C : charmes (*Carpinus*) ; P : merisier (*Prunus*), POP : peuplier (*Populus*), Q : chênes (*Quercus*), S : saule (*Salix*).

Les branches mortes guidant le trajet des fourmis sont représentées également. La piste 7 grimpe le long du saule situé contre le nid.

Au début du printemps 1978, les fourmis ont retrouvé leurs anciennes pistes, après une période d'indécision et d'exploration intense. Le 12 mars, les premières exploratrices sont apparues, à la fois sur le nid et à la base de certains arbres exploités durant l'été précédent; ce qui suggère l'existence de sites d'hibernation indépendants du nid. Au début du mois d'avril, après une période de grande confusion, tout le réseau de piste était rétabli.

Malgré l'abandon total des pistes en hiver et leur recouvrement presque intégral par des feuilles mortes, les fourmis ont réalisé un tracé pratiquement identique à celui de l'année précédente; au point que des allumettes placées avant l'hiver ont pu être retrouvées grâce à la présence des fourmis!

Cette très grande similitude des tracés pourrait s'expliquer par la persistance partielle d'une phéromone de piste après l'hiver (peu vraisemblable) et (ou) par la mémoire visuelle des ouvrières ainsi que par leur spécialisation territoriale éventuelle.

Spécialisation territoriale des ouvrières

La spécialisation territoriale des ouvrières a été étudiée en marquant à la peinture argentée ou dorée les ouvrières fréquentant une piste donnée, et en observant leur distribution après des périodes allant de 4 jours à 4 mois.

Nous avons ainsi déterminé :

- le pourcentage de fourmis marquées et retrouvées sur « leur » piste par rapport au total des fourmis marquées et retrouvées sur l'ensemble des pistes, soit lors de survols rapides des pistes, soit lors de comptages de trafic de 5 minutes (indice de fidélité : ROSENGREN 1971.);
- les proportions de fourmis marquées et non marquées, observées sur « leur » piste et sur l'ensemble des autres pistes lors de comptages de trafic de 5 minutes.

La signification des différences observées est évaluée par le test de χ^2 .

Une très grande fidélité des ouvrières à leur piste s'observe au cours d'une même saison.

Au total, 2385 ouvrières furent marquées du 17 mai au 20 juin, à l'extrémité de la piste 2 sur le tronc d'un chêne. Elles furent observées à quatre reprises au cours des mois de mai à juillet (voir tableau 1.).

L'indice de fidélité est très élevé : 94 à 96 % lorsque les fourmis sont observées 2 à 3 jours après leur marquage (comptages du 20 mai et du 24 juin). La fidélité se maintient au moins 12 jours (comptage du 6 juillet). Malheureusement une seule ouvrière marquée fut retrouvée lors des comptages du 15 juillet, ce qui peut s'expliquer par la labilité de la marque et (ou) par la mortalité des ouvrières marquées.

La différence des proportions entre fourmis marquées et non marquées, observées en juin et juillet sur la piste 2 et sur l'ensemble des pistes 1, 3, 4, 5 et 6, est très hautement significative ($P \ll 0,001$).

Ce marquage nous a donc permis de constater que les ouvrières sont spécialisées, qu'elles parcourent presque toujours la même piste, et qu'elles sont capables de la reconnaître au niveau d'une bifurcation.

En effet, les pistes 2 et 3 se séparent après avoir parcouru depuis la sortie du nid, un tronc commun long de 3 mètres (voir figure 1). Des comptages ont été effectués en 5 points différents de chacune des 2 pistes, au cours du mois de juin et au début de juillet. L'indice de fidélité à la piste 2 par rapport à la

Tableau 1 — Fourmis marquées (M) et non marquées (NM) observées sur 6 pistes. Le marquage s'est fait sur des ouvrières fréquentant la piste 2. Chaque nombre est la somme de 12 comptages de 5 minutes échelonnés sur 24 heures à l'exception des comptages du 6 juillet

Dates des observations	Nombre total ouvrières marquées	Piste 1		Piste 2		Fourmis observées sur la				Piste 5		Piste 6		Indice de fidélité
		M	NM	M	NM	M	NM	M	NM	M	NM	M	NM	
20.5.78	440	1	4887	24	406	0	3792	0	3051	non-observée		non-observée		96 %
24.6.78	2385	0	2133	60	772	0	2529	0	436	3	1680	1	879	93,8%
6.7.78	2385	0	853 (1)	14	463 (2)	0	371 (3)	0	43 (3)	0	300 (3)	0	123 (3)	100 %
15.7.78	2385	0	3199	1	774	0	4393	0	389	0	2301	0	2154	100 %

(1) Comptage durant 13 minutes

(2) Comptage durant 19 minutes

(3) Comptage durant 5 minutes

piste 3 est de 97%. La différence entre les proportions de fourmis marquées et non marquées sur la piste 2 d'une part et sur la piste 3 d'autre part est très hautement significative ($P \ll 0,001$). Un mètre après la bifurcation, la différence des proportions est hautement significative ($0,01 > P > 0,001$).

Nous avons constaté que la proportion des ouvrières marquées était semblable tout au long de la piste 2. Cette piste est donc très homogène en été. Ce n'est pas le cas en automne où les ouvrières présentent une nette tendance à rester sur le chêne à l'extrémité de la piste 2, ce qui renforce l'hypothèse de sites d'hibernation localisés à l'extérieur du nid. En effet au printemps, nous avons observé des exploratrices aux alentours de cet arbre, alors que la piste n'était pas encore apparente (voir précédemment).

Si la piste 2 est homogène en été, il n'en va pas de même pour toutes les pistes. Nous avons remarqué 1200 ouvrières (du 20 au 22 juin) sur un érable de la piste 1. Deux semaines plus tard, nos comptages révélaient que ces fourmis marquées parcouraient davantage l'érable que la piste elle-même ($P \ll 0,001$); cette spécialisation territoriale était encore sensible après 3 semaines.

La fidélité observée durant une saison, se maintiendrait partiellement après l'hibernation, quoique nos résultats ne soient qu'indicatifs à cet égard. Nous avons retrouvé du 12 mars au 1^{er} avril 1978, d'une part 18 fourmis marquées en novembre précédent et fréquentant leur piste d'origine, et d'autre part, 29 « déroutées ». Si l'on tient compte des trafics relatifs, la concentration des fourmis marquées serait 16 fois plus grande sur leur piste d'origine que sur les autres pistes.

L'indice de fidélité calculé est cependant faible : 38,3 %.

Le petit nombre de fourmis marquées retrouvées ne nous a pas permis de vérifier la signification de ces différences par un test de χ^2 .

Estimation de la population

Nous avons essayé d'évaluer le nombre d'ouvrières présentes dans le nid grâce aux marques colorées.

Comme on peut le constater à la lecture du tableau 1, le nombre de fourmis marquées décroît rapidement en été (d'une part par perte de leur marque et par mortalité et d'autre part par dilution). Nous avons estimé la décroissance à environ 8 % par jour.

De ce taux de décroissance et des dates de marquage, nous déduisons qu'il restait 368 fourmis marquées sur 440 le 20 mai et 565 sur 2385 le 24 juin. Ce dernier chiffre est probablement sous-estimé en raison du facteur de dilution par de nouvelles fourrageuses. Ce facteur de dilution a été estimé en tenant compte des différences de trafic total observé au cours des 24 heures aux dates de comptage, les conditions de température étant très semblables (tableau 2).

La piste 2 étant homogène en été, nous avons calculé le nombre de fourrageuses parcourant cette piste sur l'indice de Lincoln (tableau 2). Par ailleurs, nous avons estimé le pourcentage de trafic empruntant la piste 2. Enfin, nous estimons l'effectif total du nid en supposant que les ouvrières fourrageuses constituent 15 % de la population.

Tableau 2 — Estimation de l'effectif du nid.

Date	Population (et écart type estimé)	Facteur de dilution	Trafic piste 2 total	Population des fourrageuses	Effectif du nid
20.5	6593 (1308)	1	1,75 %	377.000	2,5 10 ⁶
24.6	7835 (974)	3,3	9,8 %	264.000	1,76 10 ⁶

Comme on peut le voir dans le tableau 2, les estimations de mai et de juin suggèrent une population de l'ordre de 2 millions d'individus. Ce chiffre est bien sûr à considérer avec prudence.

Activité de récolte

L'activité nycthémerale des ouvrières a été déterminée grâce à des comptages de trafic dans les 2 sens sur chaque piste pendant 5 min. toutes les 2 heures le jour et toutes les 3 heures la nuit durant une période totale de 24 heures, et ceci une fois par mois pendant la période d'activité des fourmis. Les ouvrières chargées de miellat ont été comptées séparément.

L'activité se poursuit jour et nuit en été, mais diminue fortement ou cesse totalement pendant la nuit au début du printemps et à la fin de l'automne. L'activité de récolte est certainement dépendante de la température, mais d'autres facteurs tels les précipitations, par exemple, ou les quantités de nourriture disponibles pourraient jouer un rôle non négligeable.

Des régressions linéaires de la densité de trafic en fonction de la température donnent des coefficients de corrélation parfois très élevés (0,9), parfois aussi très faibles (0,04), voire négatifs. Deux hypothèses pourraient partiellement expliquer ces variations.

— les corrélations sont positives et d'autant plus fortes que les écarts de température sont plus grands. La corrélation de rang existant entre les amplitudes de température et la corrélation trafic-température est en effet positive :

$$r_s = 0,505, N = 47, t = 3,924, P < 0,001.$$

— les ouvrières semblent fortement stimulées par le miellat quand il est disponible en grande quantité et dans ce cas, elles négligeraient les variations de température. Si cet effet était très marqué, la corrélation de rang existant entre la quantité de miellat rapportée et la corrélation trafic-température pourrait devenir négative en supposant que la quantité de miellat rapportée est fonction de la quantité disponible. La corrélation de rang calculée s'avère quasi nulle cependant et non significative :

$$r_s = -0,01, N = 47.$$

Ceci ne permet toutefois pas de conclure que l'activité de récolte est totalement indépendante de la quantité de nourriture disponible.

Les informations recueillies au cours des cycles nycthémeraux ont permis d'estimer la quantité de miellat ramenée au nid en 24 heures.

Le nombre de fourmis replettes rentrant au nid est déterminé par extrapolation à partir des comptages. Par ailleurs, la quantité moyenne de miellat rap-

portée au nid par une fourmi est déterminée par pesée de 100 ouvrières gorgées de miellat et de 100 ouvrières non gorgées. Elle est estimée à 3,17 mg par ouvrière.

L'activité de récolte est maximale en été : 409 g sont ramenés en 24 heures par les 7 pistes en août 1979.

Toutes les pistes ne sont pas productrices en même temps. Les pistes menant à des érables le sont dès le printemps, alors que celles aboutissant à des chênes deviennent très productives vers la fin de l'été.

Ces variations de productivité seraient à mettre en rapport avec les périodes de débouillage des arbres d'espèces différentes, ainsi qu'avec les cycles de leurs pucerons.

La quantité totale de miellat rapportée au nid en un an a été estimée par extrapolations successives, en supposant que la quantité ramenée au nid au cours d'un cycle nyctéméral est représentative du mois considéré. 46,6 kg de miellat ont été récoltés de septembre 1978 à août 1979, ce qui correspond à 6 mois de travail pour les ouvrières.

Grâce au travail d'Annick BOIDRON, nous possédons des données complètes pour 3 pistes et pour 2 années consécutives. Ainsi en 1978, 25 kg de miellat ont été ramenés au nid par ces 3 pistes ; en 1979, 18 kg seulement.

La différence est essentiellement due à la récolte du mois de mai. En 1978, le mois de mai fut très ensoleillé, ce qui a permis aux ouvrières de récolter 6 kg de miellat ; alors qu'en 1979, il fut froid et pluvieux et seulement 135 gr furent récoltés par les ouvrières.

Si on exclut les récoltes de mai, 19 kg furent ramenés par 3 pistes en 1978 et 18 kg en 1979 par ces 3 mêmes pistes.

La bonne concordance des chiffres suggère que les extrapolations successives aboutissent à une évaluation assez correcte et donnent en tous cas un ordre de grandeur de la quantité de miellat ramenée au nid.

Conclusion

Les techniques de marquage utilisées ont permis de vérifier une spécialisation territoriale des ouvrières de *Lasius fuliginosus* du même type que chez diverses *Formica* (ROSENGREN, 1971).

Cette fidélité est presque totale au cours de l'été au moins durant 15 jours à 3 semaines. Une certaine fidélité se maintiendrait quoique plus faible, après l'hibernation. Cette fidélité après hibernation serait un des facteurs expliquant la grande constance du réseau routier d'une année à l'autre. Des techniques de marquage plus sûres et plus durables devraient être utilisées pour préciser la durée de la spécialisation territoriale des ouvrières au cours d'une saison et son maintien après l'hibernation.

Les marquages ont permis d'estimer la population d'ouvrières à environ 2 millions d'individus.

L'activité le long des pistes de récolte est très certainement dépendante de la température et la différence nyctémérale dans l'activité des ouvrières est fortement marquée au printemps et en automne en raison des écarts de température importants, mais s'atténue voire disparaît en été.

La quantité de miellat ramenée au nid a été estimée par extrapolations successives. La bonne concordance des résultats obtenus au cours des deux an-

nées donne confiance aux chiffres obtenus. La récolte peut atteindre un demi kg par jour et totalise pour l'ensemble de la saison de récolte environ une cinquantaine de kg.

Enfin, deux observations suggèrent peut-être l'existence de sites d'hibernation au pied des arbres les plus exploités : tendance des ouvrières à rester sur ces arbres juste avant l'hibernation et explorations intenses au printemps à partir des arbres avant toute communication apparente avec le nid. Ceci devrait bien sûr être vérifié par des observations directes dans le sol en hiver.

Bibliographie

- GASPAR, C.H., 1967. Sur les pistes et les mœurs de *Lasius fuliginosus*. *Ins. Soc.*, 14 : 183-190.
- ROSENGREN, R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hym. Formicidae). *Acta Zool. Fennica*, 133 : 1-91.
- DOBRZANSKA, J., 1965. The control of the territory by *Lasius fuliginosus* Latr. *Acta Biol. Exper.*, 26 : 193-213.

Différences sexuelles dans la production de phéromones chez *Tetramorium caespitum* (Formicidae)

PAR

Jacques M. PASTEELS, J. C. VERHAEGHE

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, Université libre de Bruxelles,
50, av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles

Summary

Quantitative differences were observed in the volatiles from heads of males, workers, and alate females. The males produce the highest amounts of 4-methyl-3-hexanone and 4-methyl-3-hexanol, this suggests that these pheromones play a role during swarming.

The response of workers towards 4-methyl-3-hexanol, detected in small amounts in extracts of worker heads, is consistent with their reaction towards crushed heads: attraction, but only at very close range.

Introduction

Chez les ouvrières de nombreuses myrmécines, les glandes mandibulaires secrètent un mélange très odorant de 3-alkanones et 3-alkanols (BLUM, 1973). Ces substances sont généralement produites en quantité aisément détectable par chromatographie en phase gazeuse. Chez *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* par exemple, les quantités de 3-octanones et 3-octanols détectées par ouvrière sont de l'ordre du μg . (CAMMAERTS et al., 1978). Les sécrétions des glandes mandibulaires des fourmis seraient défensives et agiraient de plus comme phéromones d'alarme, quoique les arguments sur lesquels se basent ces conclusions restent très indirects (PASTEELS, 1975).

Tetramorium caespitum se comporte à cet égard de manière quelque peu aberrante: la quantité de sécrétion céphalique volatile produite par les ouvrières est inhabituellement faible; par contre, ce sont les mâles qui en produisent des quantités importantes.

1. Nature des phéromones céphaliques et différences sexuelles dans leur production.

La figure 1 montre les chromatogrammes obtenus à partir d'extraits de 100 têtes de mâles, d'ouvrières, ou de femelles ailées, dans 1 ml d'hexane.

Les deux composés majeurs détectés chez les mâles (figures 1.1 et 2) ont été identifiés par spectrométrie de masse et par comparaison avec des échantillons authentiques comme étant de la 4-méthyl-3-hexanone et du 4-méthyl-3-hexanol (PASTEELS et al., sous presse). Ces substances se retrouvent en

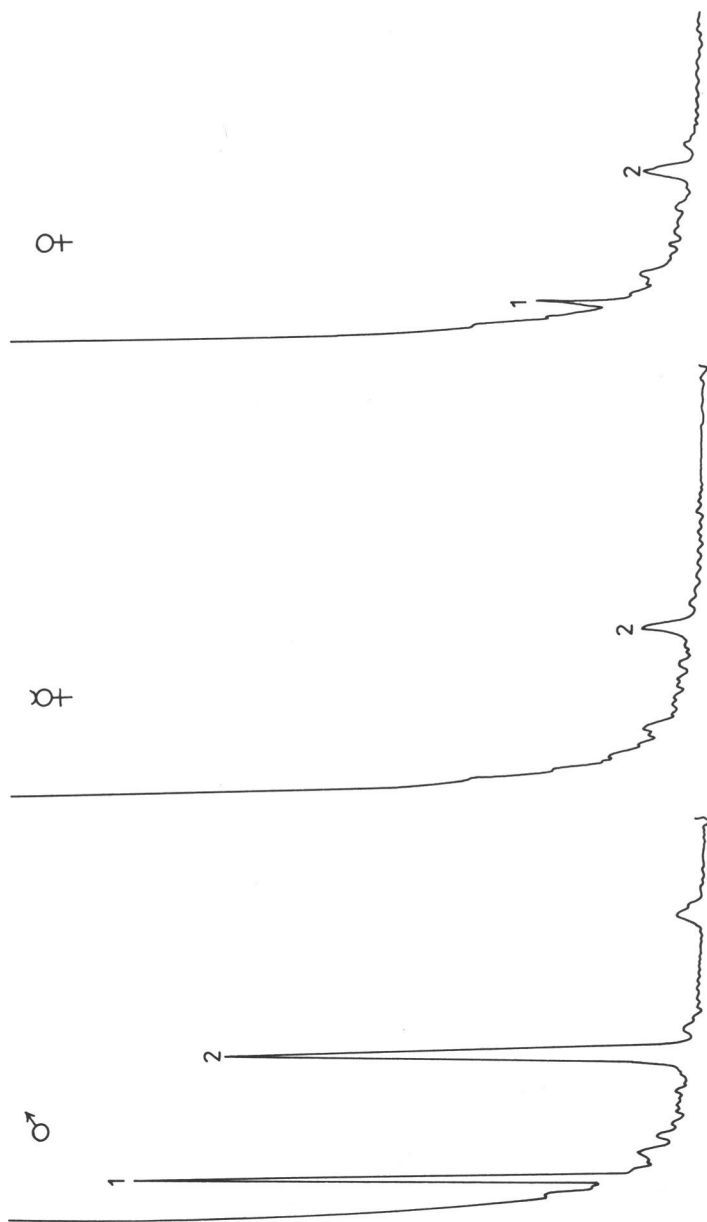


Fig. 1 — Chromatogrammes des composés volatiles présents dans les têtes des mâles, des ouvrières et des femelles de *Tetramorium caespitum* (10% Carbowax 20 M sur Chromosorb W 80-100, en isotherme) 70°C, injections de 5 μ l d'un extrait de 100 têtes dans 1 ml de pentane). 1: 4-methyl-3-hexanone; 2: 4-methyl-3-hexanol.

quantités nettement plus faibles chez les femelles ailées et seul l'alcool est détectable sans ambiguïté chez les femelles.

Les quantités de phéromones produites par les 3 castes ont été déterminées grâce à des courbes de référence obtenues à partir de quantités connues de deux substances : les mâles produisent 1,7 μg de l'alcool et 0,8 μg de la cétone par individu ; les femelles ailées, 0,1 μg de chaque composé ; et les ouvrières, 0,1 μg de l'alcool.

2. Activité des phéromones vis à vis des ouvrières.

Selon MASCHWITZ (1964), les ouvrières de *T. caespitum* s'agrègent autour d'une tête écrasée de leur compagne, qui serait source de phéromone d'alarme.

VERHAEGHE (1978) a pu préciser le pouvoir attractif d'une tête écrasée grâce à deux techniques olfactométriques. La première est celle utilisée précédemment par CAMMAERTS-TRICOT (1972) pour démontrer le pouvoir attractif des phéromones céphaliques chez *M. rubra*.

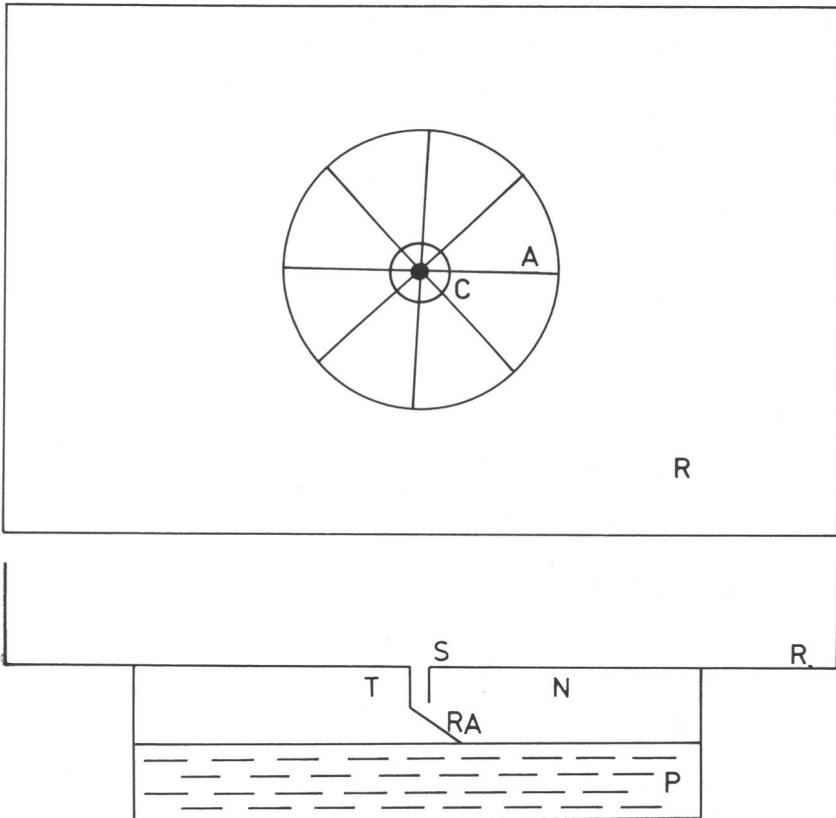
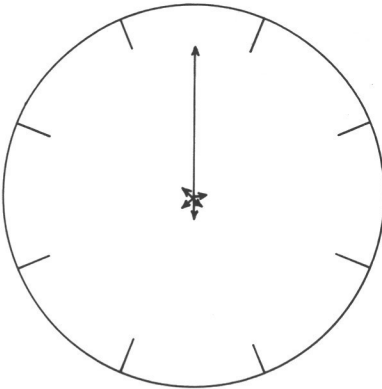


Fig. 2 — Nid olfactomètre. A. Aire circulaire divisée en huit secteurs égaux; C. Cercle de référence; N: intérieur du nid; P: plâtre; R: aire de récolte; R.A.: rampe d'accès; S: orifice de sortie; T: tube de sortie.

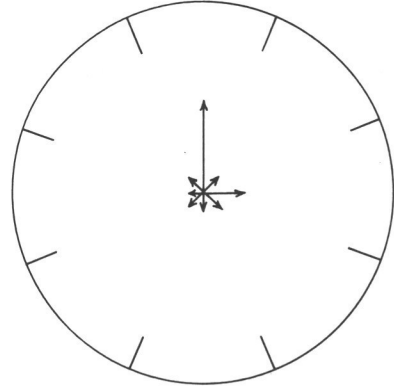
Une tête écrasée d'ouvrière ou un papier contrôle est présenté à 45° à gauche ou à droite d'une ouvrière devant elle et à des distances variant de 1 à 6 cm. Le trajet de l'ouvrière est enregistré jusqu'à ce qu'elle atteigne l'objet ou sur une distance de 20 cm au maximum et son orientation par rapport à l'objet est déterminée en mesurant tous les 0,5 cm de parcours l'angle formé par la tangente au trajet et la droite objet-fourmi. Les distributions des valeurs angulaires obtenues pour 30 trajets et pour chacun des 2 objets utilisés sont comparées par un test de χ^2 .

Ce test n'a pas permis de démontrer une orientation préférentielle vers une tête d'ouvrière par rapport à l'objet contrôle : à des distances de l'ordre de plusieurs cm aucun objet n'est attractif ; à courte distance, le simple mouvement et la vue de l'objet quel qu'il soit attire l'ouvrière. Une tête écrasée est donc soit non attractive, soit ne l'est qu'à très courte distance, ce que ne permet pas de déterminer la technique olfactométrique utilisée.

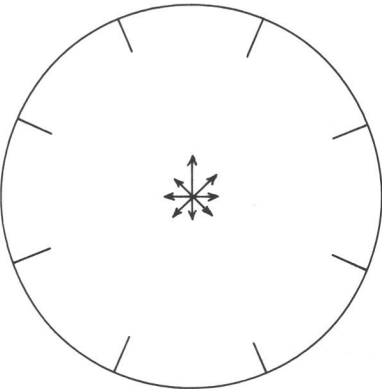
5 mm



10 mm



20 mm



40 mm

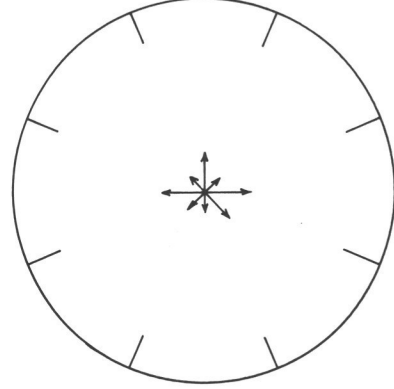


Fig. 3 — Pouvoir attractif des têtes écrasées d'ouvrières placées à des distances variables de l'orifice du nid olfactomètre. Les longueurs des secteurs sont proportionnelles à la proportion des fourmis choisissant le secteur dans lequel l'objet est déposé, représenté ici arbitrairement par le secteur nord.

Cependant, le pouvoir attractif à faible distance des têtes d'ouvrières a pu être démontré par une autre méthode.

L'olfactomètre utilisé, appelé nid olfactomètre, est décrit dans la figure 2. Les fourmis sortent du nid par un orifice situé au centre de son toit. Autour de l'orifice est centré un papier filtre divisé en 8 secteurs. L'objet testé est placé dans l'un des secteurs à une distance connue de l'orifice. L'orientation prise par les ouvrières lorsqu'elles sortent du nid est déterminée en repérant dans quel secteur elles traversent le cercle de référence. Chaque objet est testé au maximum pendant 5 min. Le test est répété en changeant chaque fois de secteur, jusqu'à ce que 100 fourmis soient comptées. L'expérience est réalisée en lumière rouge. La proportion d'ouvrières choisissant le secteur où est déposé l'objet est comparée à une proportion théorique correspondant à une distribution homogène des fourmis dans les huit secteurs (test χ^2).

Une tête écrasée placée à 5 ou 10 mm de l'orifice du nid attire de manière significative les ouvrières ($P < 0,001$), cette attractivité disparaît si la tête est placée à 20 mm et 40 mm ($P > 0,05$ et $P > 0,5$ respectivement) (figure 3). Deux objets contrôles placés dans les mêmes conditions à 5 mm de l'orifice se sont montrés totalement inattractifs : un morceau de papier filtre et un abdomen écrasé dont l'appareil à venin a été enlevé.

Des dilutions successives (vol./vol) des phéromones céphaliques dans de l'huile de paraffine ont été testées par la même technique. 0,5 μ l de chaque solution est déposé à 10 mm de distance. Les 2 phéromones sont attractives pour les ouvrières aux concentrations 10^{-2} à 10^{-5} ($P < 0,001$). Un morceau de papier filtre contrôle imbibé de 0,5 μ l d'huile de paraffine seule ne provoque aucune attraction significative ($P > 0,05$) (figure 4).

La réponse provoquée par une tête écrasée se situe entre celles obtenues en utilisant les solutions aux concentrations 10^{-3} et 10^{-4} de l'alcool, correspondant à des quantités de substance comprises entre 0,2 et 0,002 ng

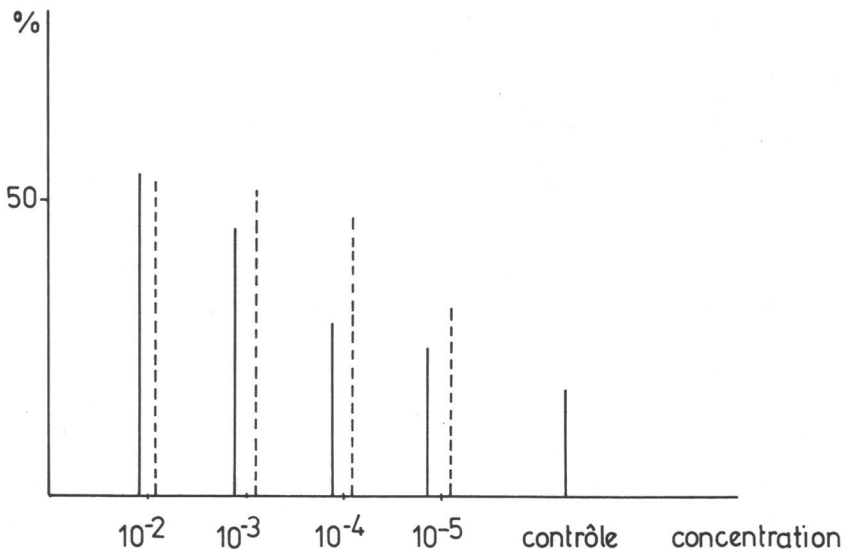


Fig. 4 — Pourcentage de fourmis choisissant le secteur dans lequel est déposé à 10 mm de l'orifice 0,5 μ l d'une solution de phéromone dans de l'huile de paraffine. En traits pleins : solution de 4-méthyl-3-hexanol. En traits interrompus : solution de 4-méthyl-3-hexanone. Contrôle : 0,5 μ l d'huile de paraffine pure.

(densité de l'alcool estimée à 0,8). Ceci est en bon accord avec la quantité d'alcool déterminée par tête d'ouvrière : 0,1 ng. Cependant les comportements dits d'alarme : courses frénétiques, mandibules ouvertes et tête redressée, ne sont déclenchés que par les solutions les plus concentrées, par conséquent par des quantités de substances supérieures à celle normalement détectées chez une ouvrière.

Discussion

Les phéromones céphaliques identifiées chez *T. caespitum* appartiennent bien à la famille des 3-alkanones et 3-alkanols habituellement sécrétés par les myrmécines. La cétone a déjà été identifiée chez *Manica* (FALES et al., 1972), par contre l'alcool était encore inconnu chez les fourmis.

La faible quantité de phéromone présente chez les ouvrières est en bon accord avec le faible pouvoir attractif des têtes d'ouvrières, mais ne correspond pas à l'image classique que l'on se fait de la communication chimique de l'alarme chez les fourmis (WILSON, 1971). Si les ouvrières utilisent la sécrétion céphalique pour communiquer, ce ne peut être qu'à très courte distance, peut-être lors de contacts entre ouvrières.

La présence importante de phéromones chez les mâles suggère qu'elles pourraient être impliquées dans le processus d'essaimage. Elles pourraient, par exemple, induire une sortie d'ouvrières assurant une certaine protection des ailés. Il n'est pas exclu non plus qu'elles agissent comme signal entre ailés eux-mêmes. Chez d'autres myrmécines du genre *Pogonomyrmex*, l'agrégation des mâles en leks et l'attraction des femelles sont dues à des phéromones mandibulaires non identifiées, émises par les mâles (HÖLDOBLER, 1976). Enfin, chez diverses formicines des genres *Acanthomyops*, *Lasius* et *Camponotus*, il existe également une différence sexuelle dans la production de phéromones mandibulaires. Elle est de nature qualitative et non simplement quantitative comme chez *T. caespitum* (LAW et al., 1965 ; BRAND et al., 1973 ; LLOYD et al., 1975). Chez *Camponotus herculeanus*, les phéromones des mâles stimulent les femelles à s'envoler (HÖLDOBLER et MASCHWITZ, 1965).

De toute évidence, une étude de l'essaimage et une analyse expérimentale du rôle des phéromones céphaliques au cours de celui-ci doivent être entreprises chez *T. caespitum* au vu des présents résultats.

Bibliographie

- BLUM, M.S., 1973. Comparative exocrinology of the Formicidae. *Proc. VII Int. Congr. IUSSI*, London, 23-40.
- BRAND, J.M., DUFFIELD, R.M., MAC CONNEL, J.G. and FALES, H.M., 1973. Caste specific compounds in male carpenter ants. *Science*, 179:388-389.
- CAMMAERTS, M.C., INWOOD, M.R., MORGAN, E.D., PARRY, K. and TYLER, R.C., 1978. Comparative study of the pheromones emitted by workers of the ants *Myrmica rubra* and *Myrmica scabrinodis*. *J. Insect Physiol.*, 24:207-214.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.C., 1973. Phéromones agrégeant les ouvrières de *Myrmica rubra*. *J. Insect Physiol.*, 19:1299-1315.

- HÖLLDOBLER, B., 1976. The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera : Formicidae : *Pogonomyrmex*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1 : 405-423.
- HÖLLDOBLER, B. and MASCHWITZ, U., 1965. Der Hochzeitsschwarm der Rossumeise *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae) *Z. vergl. Physiol.*, 50 : 551-568.
- LAW, J.H., WILSON, E.O. and MC CLOSKEY, J.A., 1965. Biochemical polymorphism in ants. *Science*, 149 : 544-546.
- LLOYD, H.A., BLUM, M.S. and DUFFIELD, R.M., 1975. Chemistry of male mandibular gland secretion of the ant *Camponotus clarithorax*. *Insect Biochem.*, 5 : 489-494.
- MASCHWITZ, U., 1964. Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.*, 47 : 596-655.
- PASTEELS, J.M., 1975. Some aspects of the behavioral methodology in the study of social insects pheromones. *Pheromones and Defensive Secretions in Social Insects. Proc. Symp. IUSSI (Dijon, France)*, 105-121.
- PASTEELS, J.M., VERHAEGHE, J.C., BRAEKMAN, J.C., DALOZE, D. and TURSCH, B., sous presse. Caste-dependent pheromones in the head of the ant *Tetramorium caespitum*. *J. Chem Ecol.*
- VERHAEGHE, J.C., 1978. Analyse comportementale et modélisation du recrutement d'ouvrières vers une source de nourriture chez *Tetramorium caespitum* (L.). Thèse de doctorat, Université libre de Bruxelles.
- WILSON, E.O., 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (Mass.), 548 p.

Les fourmis du groupe *Formica rufa* des Hautes-Alpes¹

PAR

Claude TOROSSIAN, L. ROQUES et J.S. GION

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier,
118, route de Narbonne, F-31077 Toulouse Cedex

Summary

In this work we describe the first results obtained about two prospections conducted in the Ecrin National Park, on the fauna of red wood ants (*Formica rufa*). In the first part we remain and describe the new techniques specially used to realise these studies : we specified mainly the "pseudobiomasse" and "necromasse" notions, on an area of one hectare. By the same our methods allow us a map of the total number of the nests building in the area studied, and the morphotype plotting. So we can rationally investigate the quantitative studies of the *Formica rufa* group, and established the interest of these ants as biological indicator. In this way, we have studied 15 differents stations and divided three groups : the first one with a crowded fauna (groupe A), more than 7 m³/ha, the second one (groupe B) with a deficient fauna (less than 2 m³/ha), and a middle group which is characterized by an apparently high pseudobiomasse that suggest a possible evolution to degradation state.

The comparison of these stations with the forest surrounding, reinforce the indications of *Formica rufa* ant fauna.

Introduction

Nous réalisons depuis plusieurs années un programme de recherches sur les fourmis du groupe *Formica rufa* du territoire français, (TOROSSIAN, 1965, 1968, 1977). Le travail que nous présentons aujourd'hui, expose les premiers résultats de nos recherches conduites depuis 1978 sur le territoire du Parc national des ÉCRINS.

Méthodes et techniques

Rappelons sommairement les principales méthodes et techniques utilisées dans ces recherches (TOROSSIAN, 1978 a, b, c).

¹ Ces travaux ont été réalisés en partie avec l'aide financière du Ministère de l'Environnement et du Parc national des ÉCRINS.

ANALYSE QUALITATIVE

Nous récoltons au niveau de chaque parcelle-unité (la plus fréquemment choisie est une surface de un hectare), 5 à 30 échantillons d'un effectif de 50 à 100 ouvrières avec parfois des sexués essayants. Pour éviter tout déséquilibre au sein de la colonie, les femelles fondatrices ne sont jamais prélevées. La récolte des individus effectuée sur le sommet du dôme de la fourmière n'apporte qu'une perturbation très légère et superficielle. Préalablement à leur étude réalisée au Laboratoire, les ouvrières sont conservées en alcool ou à sec.

La systématique adoptée, et suivie par la plupart des myrmécologues spécialistes du groupe *Formica rufa*, est celle définie par BETREM (1960). Nous disposons en outre d'une collection de référence dont les types nous ont été fournis par G. RONCHETTI et K. GÖSSWALD.

La détermination des ouvrières du groupe *Formica rufa*, est particulièrement délicate en raison des variations pigmentaires, morphologiques, et chétotaxiques des individus. (En l'absence des sexués essayants, la détermination de certains échantillons demeure parfois incertaine.) Pour obtenir une meilleure appréciation des détails morphologiques, nous avons dans une étape préliminaire, procédé en microscopie électronique à balayage à l'examen systématique de toutes les espèces du groupe étudié (TOROSSIAN-ROQUES, 1975, 1977); nous avons ainsi établi des clés chétotaxiques personnelles qui facilitent la détermination.

ANALYSE QUANTITATIVE

L'étude quantitative des populations de fourmis rousses dans leur milieu forestier nous a conduit à mettre au point des méthodes et des techniques propres, pour substituer à la notion parfois trop imprécise du nombre de nids à l'hectare, celle plus rigoureuse de « pseudobiomasse », exprimée en m³ de matériaux (ouvrières + matériel du dôme) à l'hectare. Ce qui nous permet de concrétiser par des paramètres chiffrés, l'importance de ces populations dans le milieu considéré, et de réaliser ainsi une approche quantitative rationnelle du problème écologique posé.

Marquage et délimitation des zones prospectées

Cette étude suppose le choix préalable de la surface de la parcelle-unité, dont le peuplement estimé devra être représentatif de l'ensemble de la population de la forêt étudiée. Pour notre part, nous avons choisi la valeur de un hectare (carré de 100 m), pouvant être porté selon le type d'investigation réalisé à des surfaces de 2, 4, 10, 20, ou 40 hectares. En pratique, en raison des variations éventuelles de la distribution des nids en relation avec la variabilité des facteurs naturels, nous réalisons pour chaque biotope forestier une série de quatre hectares. Chaque parcelle unité de un hectare, est ensuite subdivisée en 25 carrés de 20 x 20 m, par un maillage de traverses en câbles nylon posées sur le terrain, qui permettent le découpage précis et par conséquent le repérage exact des emplacements de chaque dôme dans la surface délimitée. Nous marquons ensuite soigneusement sur un fond topographique IGN au 1/25 000^e, l'emplacement des carrés explorés qui sont également balisés sur le terrain par des plaquettes lucoflex apposées aux intersections. Chaque dôme repéré sur le terrain fait l'objet d'une part d'une description écologique codifiée (voir TOROSSIAN, 1979 a), et d'autre part, d'une cartographie très précise réalisée à l'échelle, sur laquelle figure pour chaque dôme sa classe de volume, son état d'activité et d'agression. (cf. exemple ci-contre du *Couleau*, Alpes 1979, Parc des Ecrins).

L'intérêt de cette méthode réside dans le suivi ultérieur des populations présentes dans les zones marquées. Après repérage exact sur la carte et sur le terrain, la détermination des pseudobiomasses en fonction du temps renseignera l'expérimentateur sur l'évolution dynamique des peuplements.

Tracé du morphotype du nid

C'est l'un des points essentiels de notre méthode, car pour déterminer le volume des dômes, il faut au préalable établir leur profil exact. Sans revenir sur le détail des techniques proposées qui sont décrites par ailleurs (TOROSSIAN, 1978 a, b,c), rappelons brièvement leur principe : dans un premier temps, on procède par pseudo-photogrammétrie (trois photographies par nids). Ces photographies convenablement orientées, et réalisées à une échelle connue, permettent la restitution par agrandissement du tracé des dômes, avec leur profil exact, compte tenu des divers accidents naturels (arbres, souches, pierres...), qui peuvent les modifier.

Malgré sa mise en œuvre très laborieuse, cette méthode permet une *analyse rigoureuse*.

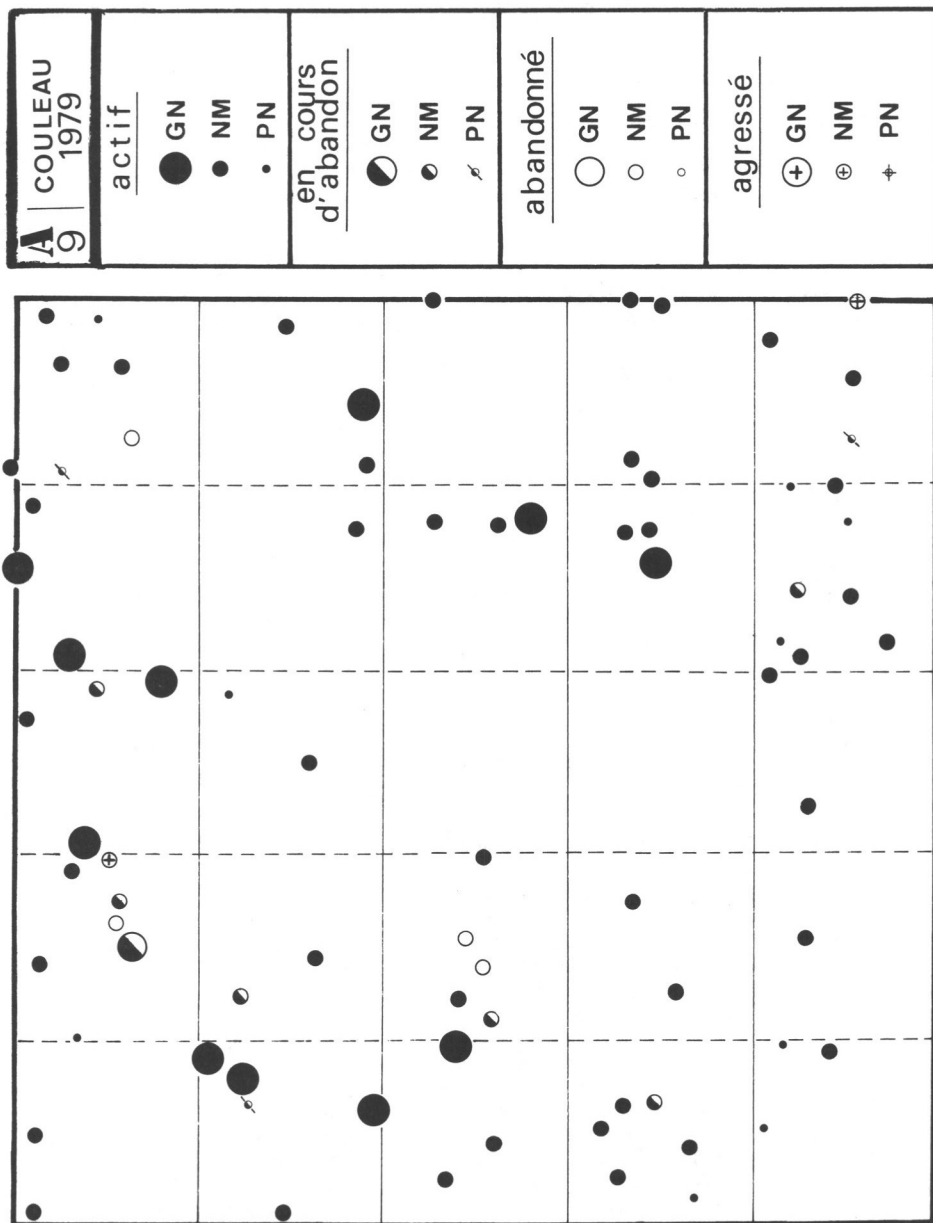


Fig. 1 — Exemple de représentation cartographique des nids standardisée et schématisée, faisant intervenir le volume et l'état des colonies sur une parcelle d'un hectare.

Mais rappelons toutefois, que nous pouvons dans les cas simples rencontrés, la substituer avec une précision suffisante à une méthode faisant appel à l'utilisation de profils stéréotypés des nids avec déduction mathématique de leur volume, ou à un relevé graphique par croquis coté, *méthode préconisée* en raison de la très grande variabilité des morphotypes des dômes (TOROSSIAN, 1978 a), et de la simplicité de l'opération.

Classification des dômes

Pour tirer parti efficacement des données morphométriques recueillies, nous avons classé les dômes, d'une part en fonction de leur volume et d'autre part en fonction de leur état d'activité. Nous différencions ainsi quatre familles de nids classés selon une progression géométrique de 14 classes échelonnées de 0 à 8,2 m³ représentée dans le tableau de la figure 2.

CLASSE	VOLUMES (en cm ³)	TYPES DE NIDS
1	1 à 1 000	
2	1 000 - 2 000	
3	2 001 - 4 000	PETITS NIDS (P.N.)
4	4 001 - 8 000	(classe de 1 à 6)
5	8 001 - 16 000	
6	16 001 - 32 000	
7	32 001 - 64 000	NIDS MOYENS (N.M.)
8	64 001 - 128 000	(classe de 7 à 9)
9	128 001 - 256 000	
10	256 001 - 520 000	GROS NIDS (G.N.)
11	520 001 - 1 024 000	(classe 10 à 12)
12	1 024 001 - 2 048 000	
13	2 048 001 - 4 096 000	TRÈS GROS NIDS (T.G.N.)
14	4 096 001 - 8 192 000	(classes 13 à 14)

Fig. 2 — *Tableau des différents types de nids en fonction de leur volume.*

Nous distinguons en outre trois catégories de nids, selon leur état :

Les nids du type (A), sont constitués par un dôme en bon état sur lequel — pendant la période estivale — (juillet, août, septembre), on peut observer une population importante et active.

Les nids de type (B), dont les dômes sont apparemment en assez bon état, mais qui présentent des signes de sénescence divers, et qui se caractérisent par une population très clairsemée ; ce sont les nids en cours d'abandon.

Les nids de type (C), constitués par des nids plus ou moins fortement dégradés par les intempéries, et dont le dôme est le plus souvent partiellement arasé ou affaissé ; les aiguilles de la partie superficielle sont entraînées par la pluie, et laissent apparaître les éléments terreux du dôme. Souvent en milieu humide, la végétation environnante à recouvert entièrement le dôme. L'envahissement partiel ou complet du dôme par la végétation, en relation avec l'humidité relative du milieu, n'est pas un critère déterminant de l'état d'abandon des nids, puisqu'on peut l'observer parfois sur les nids (A) ou (B). Elle est en relation avec la strate herbacée et l'âge des nids.

La distinction entre ces trois types de nids ne présente aucune difficulté, et permet de différencier en m³ à l'hectare, le matériel « vivant » du matériel mort ou abandonné (nécromasse).

Remarques sur la méthodologie adoptée

La plupart des méthodes dont nous venons d'exposer sommairement le principe, ont été créées et mises au point pour la mise en œuvre de cette étude quantitative par laquelle nous cherchons à établir à l'instant (t) un constat objectif et précis de l'état réel de la faune des four-

mis des bois. Des constats identiques réalisés aux différents instants (t1), (t2), (t3)... (tn), nous renseigneront dans le temps sur les transformations éventuelles de cette faune, donc sur la dynamique réelle des populations de fourmis.

Les facteurs susceptibles d'être à l'origine de telles modifications se rangent essentiellement dans les deux catégories suivantes :

- les facteurs naturels (écologiques et biologiques),
- les facteurs artificiels, engendrés par exemple, par la pression humaine de plus en plus forte sur le milieu... Ils se traduisent essentiellement par :
 - **l'urbanisation de la montagne**, sous ses multiples aspects :
 - l'automobile, et la construction des routes forestières, favorisent l'accès de la montagne aux promeneurs, qui s'y déversent parfois en masse, et qui sont responsables d'un piétinement plus ou moins intense du sous-bois ;
 - l'utilisation abusive de la montagne pour l'aménagement des sports d'hiver s'accompagne d'une part de l'édification des pistes qui morcellent les massifs forestiers, et d'autre part de l'édification de nouvelles stations qui font régresser dangereusement la forêt et qui favorisent l'extension de l'urbanisation avec multiplication des résidences secondaires, et installations de collectivités ; phénomène plus ou moins bien contrôlé dans certaines régions forestières ;
 - **l'élevage** : l'élevage du bétail de plus en plus pratiqué, s'observe le plus souvent sous sa forme semi-sauvage, la plus dangereuse pour la forêt. Les animaux en semi-liberté, sillonnent en tous sens les massifs forestiers (à l'intérieur desquels on leur aménage des aires de repos), et broutent indifféremment le tapis végétal du sous-bois, avec les jeunes plants issus de la régénération spontanée ;
 - **l'exploitation de la forêt** : l'exploitation des ressources boisées entraîne également d'inévitables perturbations dans l'équilibre biocénose de la forêt. Le traitement parfois abusif par coupes rases en montagne (coupe à blanc étoc), provoque la transformation brutale de l'écosystème forestier, et fait passer la végétation en quelques semaines du stade forestier subclimacique au stade prairie artificielle encombrée. Bien entendu, la faune, au premier rang de laquelle se situe la faune de fourmis, subit des modifications importantes et irréversibles, car liées au degré de réalisation arborescent de la forêt. La coupe à blanc est donc dans tous les cas observés extrêmement dangereuse en montagne. Les coupes progressives (d'éclaircie, d'ensemencement...), sont beaucoup moins traumatisantes, et si elles sont conduites avec quelques précautions n'engendrent pas de graves dommages. Ces derniers résulteront essentiellement des passages d'engins mécaniques qui assurent l'exploitation, et des débris d'élagage et d'écorage, qui encombrant parfois densément le sous-bois. Une excellente pratique mise en œuvre par le corps forestier espagnol, consiste à rassembler ces branches qui sont ensuite éliminées, conservant ainsi un sous-bois clair et propre. Le débardage des billes est toujours un élément perturbateur dont les inévitables conséquences nuisibles peuvent être allégées en pratiquant cette opération avec beaucoup de soins.

Pour éviter dans la mesure du possible l'action modificatrice éventuelle des facteurs climatiques sur les populations de fourmis rousses, nous nous sommes cantonnés dans un créneau écologique étroit représentant les conditions suivantes :

- l'analyse et la comparaison des peuplements s'effectuent donc dans des provinces dont les conditions climatiques sont voisines ; nous avons ainsi sélectionné :
 - une province HAUTES-ALPES (Parc des Ecrins),
 - une province PYRÉNÉES CATALANES (Cerdagne, Capcir, Donezan),
 - une province PYRÉNÉES CENTRALES,
 - une province PYRÉNÉES OCCIDENTALES ;
- nos recherches se déroulent dans un créneau d'altitude correspondant à l'étage sub-alpin, entre 1500 et 2200 m, exceptionnellement entre 1200 et 1500 m dans le domaine de la hêtraie-sapinière de l'étage montagnard. En conséquence, nous nous exposons à rencontrer les deux espèces les plus « montagnardes » du groupe, c'est-à-dire, *Formica lugubris* ZETT., et *Formica aquilonia* YARROW, signalées par plusieurs auteurs, EICHORN (1964), RONCHETTI (1966)...

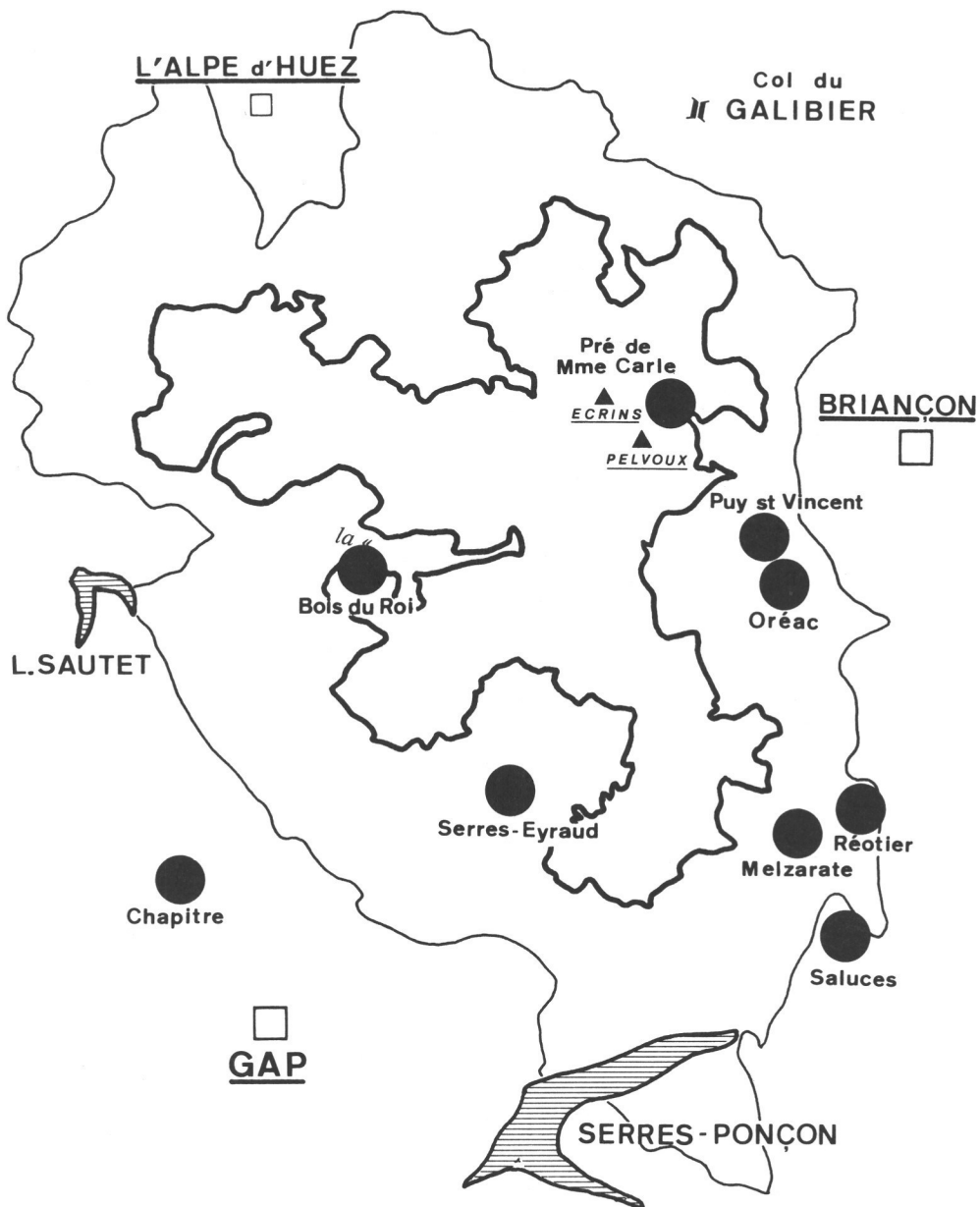


Fig. 3 — Carte schématique des zones étudiées.

- Au point de vue des essences forestières, toutes nos stations alpines sont situées sous *MELEZIN*, avec parfois en mélange, le *SAPIN*, l'*ÉPICEA*, le *HÊTRE*, et plus rarement l'*AROLLE*. Dans les Pyrénées, les peuplements analysés sont établis pour la majorité, dans des forêts de *PIN A CROCHET*, quelques-uns dans le *PIN SYLVESTRE*, et beaucoup plus rarement dans le *SAPIN* ou l'*ÉPICEA*. Ces deux essences dominantes de l'étage sub-alpin, *LARIX EUROPEAE* et *PINUS UNCINATA* respectivement pour les Alpes et les Pyrénées, présentent en commun un caractère écologique précieux, celui d'entretenir un ombrage léger, qu'affectionnent la majorité des espèces du groupe étudié, et plus particulièrement l'espèce *F. lugubris* ZETT.

L'orientation choisie est celle correspondant au soleil du matin, E, E-SE, E-NE et N, dont nous avons vérifié de très nombreuses fois qu'elle correspond à l'orientation préférentielle des fourmis dans les régions prospectées.

L'identité des paramètres naturels, qui conditionnent la distribution qualitative et quantitative des fourmis, étant obtenue, donne une unité écologique à nos recherches, et nous pensons être en mesure d'établir une comparaison correcte des peuplements, de dégager ultérieurement la part des facteurs artificiels dans les perturbations des populations, et de mettre ainsi en évidence leur rôle d'indicateur biologique de dégradation des milieux naturels étudiés.

CADRE GÉOGRAPHIQUE DES TRAVAUX RÉALISÉS

Les travaux que nous présentons dans ce travail, ont été réalisés en 1978-1979 dans le territoire du Parc national des ÉCRINS, sa zone périphérique, et les environs de GAP et de SERRE-PONÇON.

La cartographie schématique ci-contre situe géographiquement les principales zones prospectées à ce jour.

Résultats

Analyse qualitative

Les 15 stations qui ont fait l'objet de nos travaux ont fourni 265 échantillons d'une centaine d'ouvrières chacun, avec parfois des sexués essaimants; la répartition spécifique fait apparaître :

- 89 % *F. lugubris* ZETT.
- 2,9 % *F. nigricans* EM. ou
- *F. pratensis* RETZ.
- 3,7 % *F. rufa*
- 4,1 % déterminations incertaines.

D'autre part, l'analyse des échantillons de l'espèce *F. lugubris* ZETT. nous a permis de distinguer :

- 53 % des prélèvements, qui présentent les caractères types de l'espèce ;
- 29 % des prélèvements, dont les individus montrent une pilosité thoracique élevée, voisine de celle observée chez les espèces *nigricans* ou *pratensis*, associée à une pigmentation prononcée du mésothorax, sans toutefois être aussi distinctement délimitée que chez les deux espèces précitées. L'examen des sexués essaimants récoltés, nous permettra de préciser s'il s'agit des deux formes signalées par KUTTER (1977) ;
- 8 % des échantillons caractérisés par des individus à pilosité faible, qui évoque celle de l'espèce *aquilonia* ;
- 10 % des prélèvements qui présentent des caractères intermédiaires.

Ces résultats incomplets — les données de la campagne de prélèvement de l'année 1979 sont en cours d'examen — peuvent cependant être considérés comme offrant un échantillonnage représentatif de la faune à *Formica rufa* de cette région. *F. lugubris* ZETT., espèce apparemment en pleine expansion,

apparaît comme nettement dominante. Nous noterons toutefois que nous nous situons dans son crêneau optimum d'altitude entre 1500 et 2100 m, ce qui explique peut-être sa fréquence signalée également par d'autres auteurs PAVAN (1959, 1976), RONCHETTI (1966), EICHORN (1964)... pour des altitudes et latitudes similaires.

Etude quantitative

Les premiers résultats obtenus pour les 15 stations analysées, et dont les données ont pu être traitées à ce jour, sont regroupés dans le tableau suivant, dans lequel figurent les quatre paramètres principaux du peuplement, le nombre de nids en activité à l'hectare, leur pseudobiomasse et leur nécromasse en m³/ha, le volume moyen des nids en cm³.

LOCALITÉ (Lieu-dit) (Forêt)	ANNÉE	N ^o FICHE	Nb de nids	P.B.M. (nids viv.) m ³ /ha	Nécromasse (N.M.) m ³ /ha	Volume moyen (cm ³)
BOIS DU CHAPITRE	78	1	14	9,9	0	741.000
MELZERATE (I)	78	2	38	9,54	4,07	251.000
(II)	78	3	49	7,60	2,06	155.200
(III)	78	4	49	8,41	3,0	171.700
(IV)	78	5	24	3,20	0,82	133.500
MELZERATE (V)	79	6	44	7,56	1,70	172.000
(VI)	79	7	49	5,63	2,58	144.900
(VII)	79	8	31	5,07	2,33	164.300
(MELZERATE) couleau	79	9	67	11,17	1,69	166.800
SERRES EYRAUD (I)	78	10	26	8,42	0,0	323.800
(II)	79	11	6	1,87	0,47	312.300
(III)	79	12	4	0,16	0,06	41.600
PUY-ST-VINCENT (Téléski Grand-Pré)	78	13	5	1,30	0,38	255.200
PREDE Mme CARLE (a)	78	15	17	0,70	0,28	39.500
(b)	78	16	4	0,40	0,07	99980

Fig. 4 — Tableau récapitulatif des principaux paramètres de la répartition des colonies.

Les variations quantitatives des populations des faunes de fourmis sont représentées dans les figures 5 et 6, dans lesquelles, nous avons considéré respectivement la pseudobiomasse prise comme critère absolu de peuplement, et les deux paramètres fondamentaux que sont la pseudobiomasse et le volume moyen des dômes.

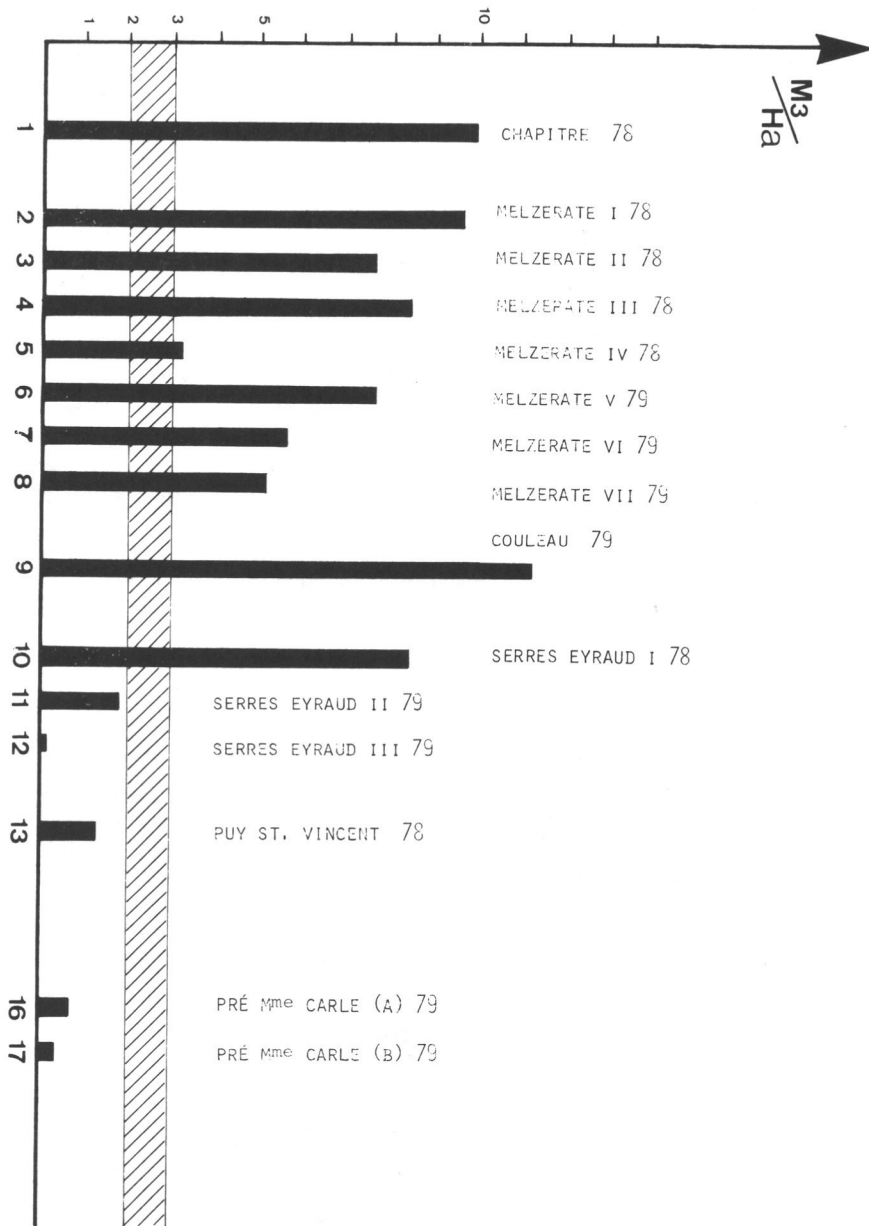


Fig. 5 — Diagramme résumant la pseudobiomasse des différentes stations (en hachuré le seuil de 2 m³/ha: voir explications plus détaillées dans le texte).

La figure 5 met en évidence sous forme synthétique les variations des peuplements observés sur le terrain. Le figuré hachuré du diagramme, correspond aux valeurs limites de 2-3 m³ à l'hectare, adoptées par différents auteurs dont PAVAN (1959, 1976), RONCHETTI (1966), GÖSSWALD (1951, 1976)... comme seuil de protection des forêts par les fourmis du groupe *Formica rufa* contre les insectes ravageurs des forêts. Ce graphe permet déjà de différencier trois catégories de stations :

- celles dont le peuplement est compris entre 5 et 12 m³/ha, que l'on peut caractériser par leurs valeurs élevées de pseudobiomasse,
- les stations caractérisées par un peuplement faible, compris entre 0,1 et 1,3 m³/ha,
- et les stations à peuplement intermédiaire.

Pour essayer de dégager d'éventuelles affinités, entre les stations nous avons tracé le schéma de la figure 6 dans lequel nous avons porté en abscisse le volume moyen (en coordonnées logarithmiques), et en ordonnée, la pseudobiomasse (en coordonnées arithmétiques).

Nous obtenons ainsi une séparation des points en trois zones, dont les caractères paraissent évidents : les peuplements du nuage de points (A) montrent un peuplement surabondant, ceux de (B) un peuplement nettement déficitaire, alors que ceux de (C) montrent un peuplement intermédiaire.

Discussion

Les deux ensembles (A) et (B) paraissent bien distincts par leur population, qui est respectivement supérieure à 7 m³, et inférieure au seuil des 3 m³. L'ensemble (C) à caractères intermédiaires, qui présente un peuplement supérieur au seuil, est estimé « convenable » par les auteurs précités. Mais si l'on considère les stations (7), (8), (5) de la forêt de Melzarate, les volumes moyens des dômes de leurs fourmilières sont seulement de l'ordre de 150 000 cm³. Pour déceler d'éventuelles affinités entre leurs stations, nous avons déterminé pour chacun des trois ensembles, à titre indicatif, la moyenne des trois paramètres principaux : pseudobiomasse, nécromasse et volume moyen des colonies; les valeurs ainsi obtenues sont :

Stations du groupe	P.bm	Nm	V.m
(A)	8,94	1,79	283.000
(B)	0,88	0,25	150.000
(C)	4,63	1,91	148.000

P.bm = pseudobiomasse en m³ à l'hectare

N.m = nécromasse en m³ à l'hectare

V.m = volume moyen des dômes en cm³

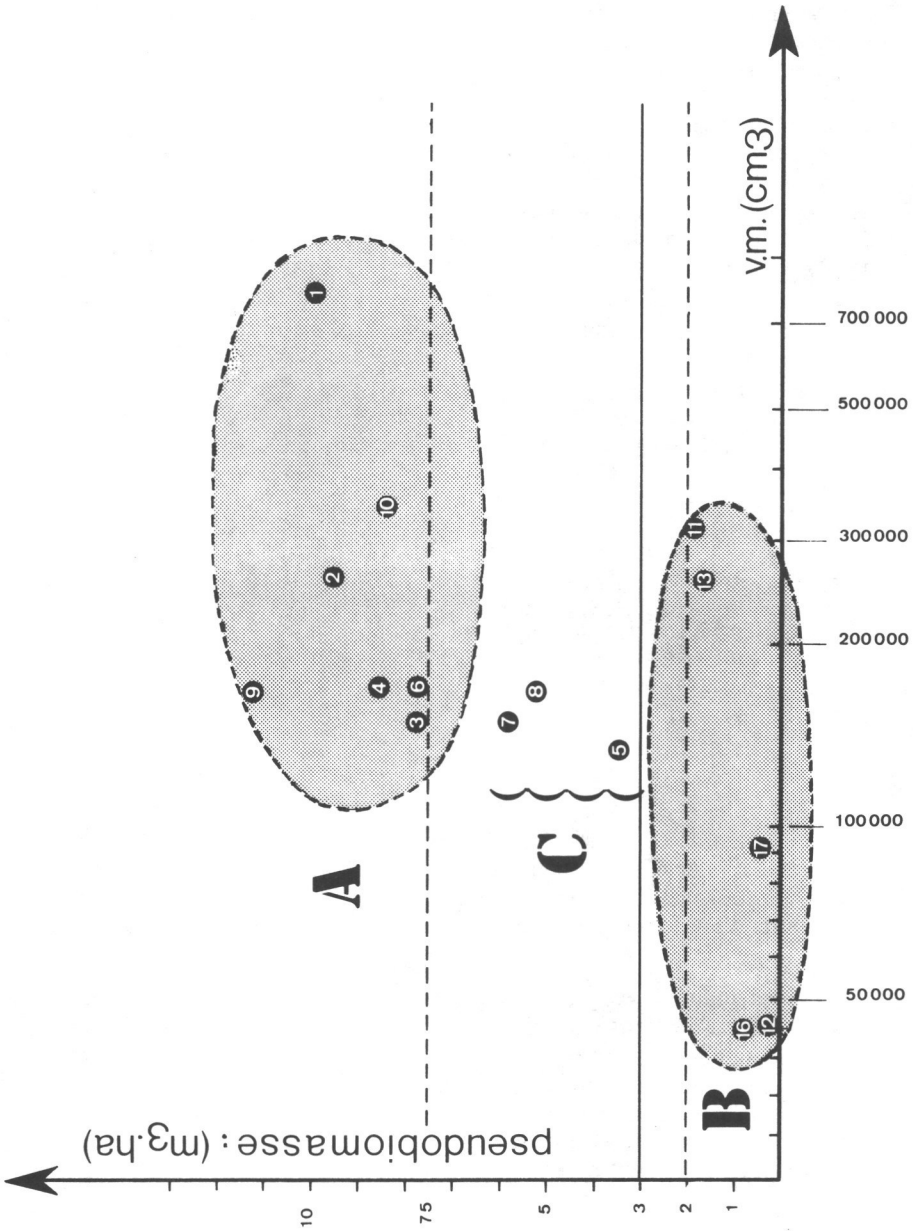


Fig. 6 — Graphique montrant la répartition des différentes stations en fonction du volume moyen des nids (en cm³), et de leur Pbm (en m³/ha); voir explications dans le texte.

Ainsi, les peuplements (A) et (B) apparaissent nettement différenciés par les trois paramètres considérés. Les peuplements intermédiaires (C), se différencient des deux ensembles précités par les valeurs respectives des pseudo-biomasses et des nécromasses, mais présentent par le volume moyen de leurs stations, une affinité avec l'ensemble déficitaire (B). Il est donc évident que malgré son apparente distinction, le groupement (C) dont les pseudobiomasses paraissent à l'évidence surabondantes, est en fait un groupement fragile, qui devrait être surveillé dans les années à venir, car il manifeste par une baisse remarquable de ses volumes moyens, une affinité indiscutable avec les valeurs du groupement (B) qui apparaissent par tous leurs paramètres comme caractéristiques d'un état de souffrance myrmécologique.

Rappelons que les stations correspondantes aux trois zones (A) (B) (C) sont respectivement :

- ZONE (A): — CHAPITRE 78 (n° 1)
 — MELZARATE I 78 (n° 2)
 — MELZARATE II 78 (n° 3)
 — MELZARATE III 78 (n° 4)
 — MELZARATE V 79 (n° 6)
 — COULEAU 79 (n° 9)
 — SERRES EYRAUD I 78 (n° 10)
- ZONE (B): — SERRES EYRAUD II 79 (n° 11)
 — SERRES EYRAUD III 79 (n° 12)
 — PUY ST VINCENT 78 (n° 13)
 — PRÉ DE Mme CARLE (a) 79 (n° 15)
 — PRÉ DE Mme CARLE (b) 79 (n° 16)
- ZONE (C): — MELZARATE IV 78 (n° 5)
 — MELZARATE VI 79 (n° 7)
 — MELZARATE VII 79 (n° 8)

En conclusion de cette série d'études préliminaire, il paraît nécessaire de poursuivre et d'intensifier les recherches visant à établir l'état initial des peuplements de fourmis du groupe *Formica rufa* dans les biotopes forestiers montagnards d'un double point de vue qualitatif et quantitatif.

Les études quantitatives précises paraissent être les seules qui permettront par comparaison des états initiaux à différents instants t(n), de déduire l'évolution dynamique exacte des peuplements considérés. *F. lugubris* ZETT. apparaît à ce titre comme l'espèce dominante la plus intéressante du groupe. Son rôle en dehors de la protection biologique des forêts, bien établi par les myrmécologues italiens, allemands, suisses, autrichiens... (COTTI, 1963), apparaît également comme espèce indicatrice sensible aux variations du milieu naturel.

Pour cet ensemble de raisons, et par la régression récente et générale des faunes de fourmis, soulignée encore récemment pour la Suisse (CHERIX, 1979), il apparaît nécessaire de proposer des mesures de protection de ces espèces au triple niveau officiel, des collectivités locales et des particuliers.

Remerciements

Nous remercions le personnel du Parc national des ÉCRINS, et tout particulièrement son conseiller scientifique, M. Dalmas, pour son aide et sa connaissance du terrain (dont il nous a fait largement profiter).

Bibliographie

- BETREM, J.G., 1960. Über die Systematik der *Formica rufa* Gruppe. *Tydschr. v. Ent.* 104 : 51-81.
- CHERIX, D., 1979. Les fourmis rousses (groupe *Formica rufa*) en Suisse. *Bull. SROP*, II-3 : 29-36.
- COTTI, G., 1963. Bibliographia ragonata 1930-1961 del gruppo *Formica rufa*, *Collana Verde*, 8 : 1-414.
- EICHORN, O., 1964. Die höhen und walddtypenmässige Verbreitung der nützlichen Waldameisen in den Ostalpen. *Waldhygiene*, 5 : 129-135.
- GÖSSWALD, K., 1951. Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Metta. Kinau. Verlag, Lüneburg, 160 p.
- GÖSSWALD, K., 1976. Waldameisenhege. *Waldhygiene* 11 : 193-256.
- KUTTER, H., 1977. Hymenoptera Formicidae. Fauna Bd 6 Insecta Helvetica, Zürich. 298 p.
- PAVAN, M., 1959. Attività italiana per la lotta biologica con formiche del gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alle foreste. *Collana Verde*, 4, 1-78.
- PAVAN, M., 1976. Utilisation des fourmis du groupe *Formica rufa* pour la défense biologique des forêts. *Collana Verde*, 39 : 417-442.
- RONCHETTI, G., 1966. Le formiche del gruppo *Formica rufa* sulle Alpi orientali italiane. *Soc. Ent. Ital.* XCVI, 7-8, p. 123-137.
- TOROSSIAN, C., 1965. Etude préliminaire du rôle de *Formica polycytena* dans le maintien des équilibres biologiques forestiers. *Ann. Epiphyties*, 16 : 383-401.
- TOROSSIAN, C., PEPONNET, F., 1968. Rôle de *Formica polycytena* Först. dans le maintien des équilibres forestiers de feuillus du plateau de Lannemezan. *Ann. Epiphyties*, 19 : 97-111.
- TOROSSIAN, C., ROQUES, L., 1975. Etude par microscopie électronique à balayage de la morphologie céphalique des ouvrières de fourmis du groupe *Formica rufa*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 113 : 314-327.
- TOROSSIAN, C., 1977 a. Etude par microscopie électronique à balayage de la morphologie du thorax des fourmis ouvrières du groupe *Formica rufa*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 113 : 314-327.
- TOROSSIAN, C., 1977 b. Les fourmis rousses des bois (*Formica rufa*), Indicateur biologique de dégradation des forêts de montagnes des Pyrénées orientales. *Bull. Ecol.*, 8 : 333-348.
- TOROSSIAN, C. 1979 a. Méthode d'étude quantitative des fourmis du groupe *Formica rufa*. *Bull. SROP*, II-3 : 215-240.
- TOROSSIAN, C., 1979 b. Etude des espèces du groupe *Formica rufa* des Pyrénées catalanes françaises. *Bull. SROP*, II-3 : p. 241-262.
- TOROSSIAN, C., 1979 c. Rôle des espèces du groupe *Formica rufa* comme indicateur biologique de dégradation du milieu forestier montagnard sous l'action humaine. *Bull. SROP*, II-3 : p. 263-284.

Division du travail et comportement préférentiel dans une société de fourmis *Lasius niger*

PAR

Henri VERRON

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiology, Faculté des Sciences
Parc Grandmont, F-37200 Tours

Summary

In *Lasius niger*, division of labor is largely based on idiosyncrasy of individuals. In a colony, workers have inherited of all behavioural potentialities but display them at different degrees. In a society these different degrees may be revealed in an equiprobable way. That is why, at all times, the society is able to mobilize enough members to realize a given task.

Introduction

On considère généralement que le comportement social des insectes est lié à des caractéristiques de caste, de taille ou d'âge (WILSON, 1971). Toutefois des exceptions à cette règle ont souvent été signalées (BUCKINGHAM, 1911 ; COMBES, 1937 ; HEINRICH, 1976 ; et VERRON, 1974). Certains auteurs n'ont pas hésité à parler d'idiosyncrasie (ESCHERICH, 1906), c'est-à-dire de caractéristiques propres à l'individu, pour rendre compte de réactions qui paraissent indépendantes de critères morphophysiologiques.

Dans une précédente étude (VERRON, 1974a) on a montré que l'activité locomotrice présente une grande variabilité interindividuelle et une relative stabilité intraindividuelle. On peut, en effet, aisément caractériser 3 types d'individus en fonction du niveau fort, moyen ou faible de leur activité motrice.

On a montré d'autre part (MEUDEEC, 1973 et VERRON, sous presse) l'existence de caractéristiques individuelles dans divers types de comportements sociaux et la manifestation de préférences dans le choix fait par l'individu entre différentes tâches à réaliser.

Matériel et méthodes

- Les expériences se déroulent dans une salle climatisée à 25°C et 70 % d'humidité.

- Les animaux sont marqués individuellement avec la technique habituelle (VERRON et BARREAU, 1974 ; VERRON, 1977).
- L'activité locomotrice est mesurée par le nombre de secteurs parcourus par l'animal isolé, dans un appareil circulaire, pendant 15 minutes (figure 1).

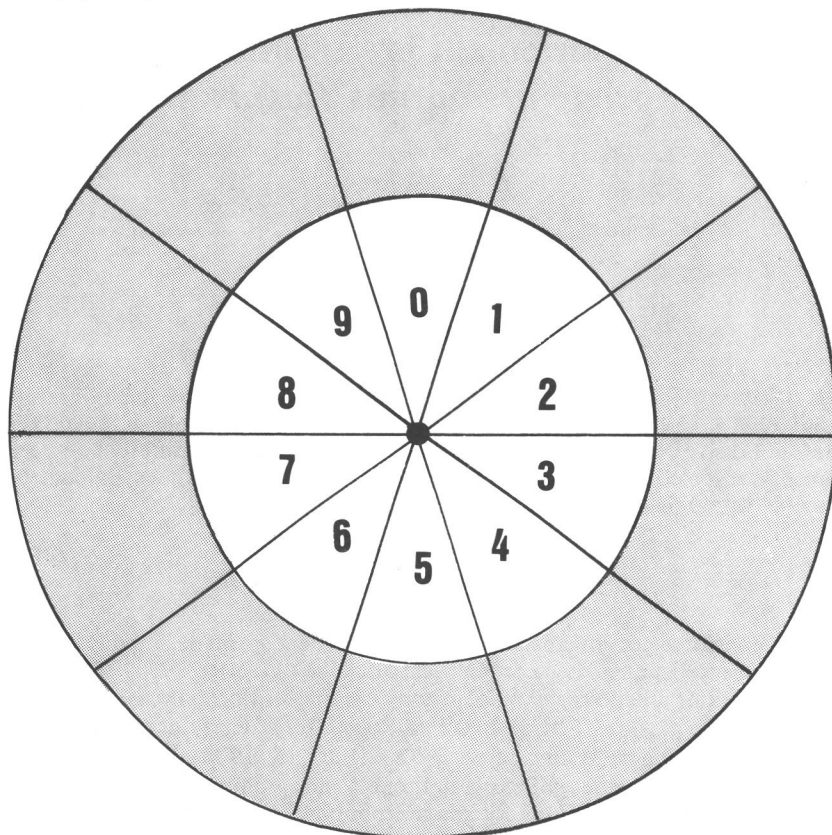


FIG. 1

- L'activité de transport est étudiée dans un dispositif composé d'une enceinte rectangulaire de $1,6 \times 2,7$ cm reliée par une ou plusieurs allées à une ou plusieurs enceintes secondaires (figures 2 et 3).

Cette activité de transport est mesurée par un indice K : produit du pourcentage des charges transportées par le nombre de tests positifs, c'est-à-dire de tests où un transport est effectué (VERRON, sous presse).

On considère qu'un fort transporteur transporte plus de 35 % des charges au cours de 75 % des tests. Il a donc un indice égal ou supérieur à $0,75 \times 0,35 = 0,262$. Le résultat est considéré comme nul si l'indice est inférieur à 0,015.

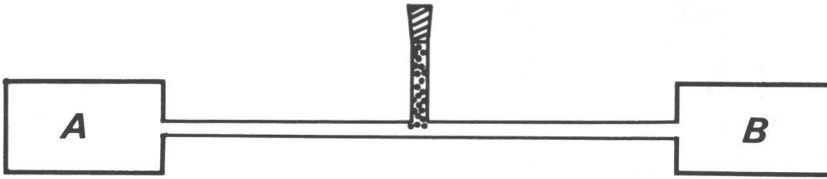
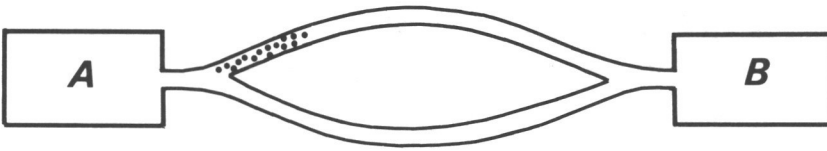


FIG. 2

a



b

FIG. 3

Résultats

1. Existence d'individus transporteurs et non transporteurs

Lorsqu'on soumet un groupe de 15 ouvrières de *Lasius niger*, individuellement marquées, à un test de transport de sable, on constate une grande variabilité de comportement d'un sujet à l'autre. De l'ouvrière la plus active à celle qui ne fait rien, tous les intermédiaires s'observent (VERRON, 1977).

La même expérience faite avec des nouveau-nés issus de cocons élevés soit par des ouvrières reconnues comme transporteuses, soit par des non-transporteuses, donne des résultats analogues. On trouve, dans les deux cas, des sujets transporteurs et non transporteurs. Le comportement de transport de matériaux ne semble donc pas résulter d'un apprentissage.

Les observations similaires ont été faites pour le transport de couvain (VERRON, sous presse). La totalité du groupe n'est jamais impliquée dans ce comportement réalisé pourtant dans des conditions de stress.

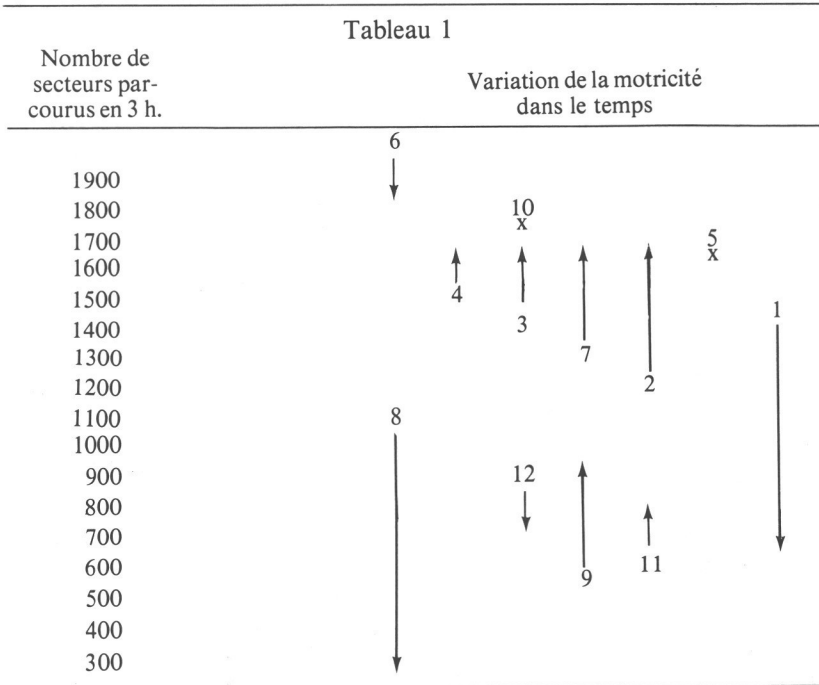
L'application d'un test individuel de locomotricité aux 15 ouvrières du groupe montre l'existence d'un lien entre l'activité locomotrice et l'activité de transport.

2. Stabilité du comportement

A travers les fluctuations observées, le comportement d'un individu présente une certaine stabilité marquée par la fréquence d'apparition d'une réponse au cours de tests répétés.

Cette stabilité a été précédemment montrée à propos de l'activité locomotrice (VERRON, 1974b ; VERRON, 1976). Les fluctuations, observées chez un animal au cours de tests individuels répétés, restent à l'intérieur des limites qui caractérisent son niveau d'activité. Ainsi (tableau 1) le nombre de secteurs parcourus pendant des périodes de 3 heures par les sujets 2, 3, 4, 6, 7, se situent entre 1300 et 1900. Les variations des sujets « 5 » et « 10 » sont faibles et se maintiennent respectivement autour de 1 700 et 1 800 ; celles des individus 8, 9, 11, 12, varient plus ou moins entre 300 et 1000.

Tableau 1



En ce qui concerne les activités sociales, les fluctuations sont plus difficiles à délimiter car il s'agit de tests de groupe où l'individu subit des stimulations variables, d'un essai à l'autre, de la part de ses congénères malgré les conditions constantes de l'expérimentation. C'est la fréquence d'apparition d'une réponse (positive ou nulle) qui permet d'attribuer au sujet la qualité de transporteur fort, faible ou nul (tableau 2).

3. Existence de comportements préférentiels

Lorsqu'on soumet un même groupe de 15 ouvrières à divers types de problèmes, on constate une certaine spécialisation du comportement individuel (VERRON, sous presse).

Sujets	TEST N°						Catégorie
	N°	1	2	3	4	5	
A	8	3	14	18	16	22	M
H	7	21	22	21	5	12	M
F	3	0	0	0	0	0	Nul
Y	23	19	21	25	20	21	F
3	0	1	0	0	0	0	Nul
Z	6	8	2	2	12	8	f

F = fort ; M = moyen ; f = faible.

Tableau 2 — *Nombre de charges transportées (gravier) au cours de 6 tests consécutifs*

Mis en présence d'une source alimentaire et de matériaux à transporter, on constate que certains individus font un choix et tendent à se porter plus fréquemment vers l'une ou l'autre des activités.

Cette tendance de l'individu à exécuter telle ou telle tâche lorsqu'il peut choisir, ne correspond pas à une spécialisation du comportement. Il s'agit d'une simple préférence manifestée par l'animal lorsqu'il peut agir librement. Mais l'ouvrière est capable de réaliser tous les comportements sociaux. On peut en effet, sous la contrainte, l'amener à participer à une activité qu'elle n'exécute pas spontanément (VERRON, 1977).

Il faut toutefois noter que certains individus semblent réfractaires à tout travail et restent, le plus souvent, inactifs.

Conclusion

L'étude de l'aspect individuel du comportement social chez *Lasius niger* montre que la division du travail fait largement appel à l'idiosyncrasie des individus.

Les ouvrières d'une colonie possèdent toutes les mêmes potentialités mais elles les manifestent à des degrés divers. Du sujet très actif au sujet pratiquement inactif, tous les intermédiaires sont possibles.

Cette variété dans l'expression des potentialités éthologiques est telle que ces divers degrés peuvent se manifester de façon équiprobable au sein d'une population.

C'est parce que cette équiprobabilité des divers degrés d'expression éthologique existe en permanence dans une société qu'on trouve, en permanence, les mêmes catégories de sujets (ces catégories n'étant pas obligatoirement constituées des mêmes individus).

En conséquence, la société peut, à tout instant, mobiliser un nombre suffisant de ses membres pour réaliser une activité donnée.

Bibliographie

- BUCKINGHAM, E.N., 1911. Division of labor among ants. *Proc. Amer. Acad. Arts Sc.*, 46, n° 18:425-507.
- CHEN, S.C., 1937. Social modification of the activity of ants in nest-building. *Physiol. Behav.*, 10:420-436.
- COMBES, M., 1937. Existence probable d'une élite non différenciée d'aspect, constituant les véritables ouvrières chez les *Formica*. *C.R. Acad. Sc.*, 204, n° 22:1674-1675.
- ESCHERICH, K., 1906. Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig veiwieg und Sohn, 8°, XX + 232 p., 68 Abbildungen.
- HEINRICH, B., 1976. The foraging specialization of individual bumblebees. *Ecological monographs*, 46:105-128.
- MEUDEEC, M., 1973. Note sur les variations individuelles du comportement de transport du couvain chez les ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 277, série D:357-360.
- VERRON, H., 1974 a. Note sur l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 278, série D:2361-2363.
- VERRON, H., 1974 b. Note sur l'évolution temporelle de l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 279, série D:1389-1391.
- VERRON, H. and BARREAU, S., 1974. Une technique de marquage des insectes de petite taille. *Bull. Biol.*, 58, n° 3:259-262.
- VERRON, H., 1976. Note sur la stabilité de certains traits éthologiques chez les ouvrières de *Lasius niger*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 283, série D:671-674.
- VERRON, H., 1977. Note sur la manifestation de traits éthologiques distinctifs chez les ouvrières de *Lasius niger*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 285, série D:419-421.
- WILSON, E.O., 1971. *The Insect societies*. Belknap Press Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 548 p.

Relations interspécifiques chez les fourmis

PAR

Claudine DE VROEY

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, Université libre de Bruxelles
50, av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles

Summary

The epigeal ant community in an anthropogenic grassland consists of four species: *Lasius niger* (48,5% of captures in pitfall traps), *Myrmica rugulosa* (40%), *M. scabrinodis* (5,5%) and *M. sabuleti* (6%).

Analysis of the distribution pattern of the captures and calculation of the correlation between the frequencies of the species in each bait suggest a spatial association between foragers of *L. niger* and *M. rugulosa*, but some territorialism for *M. scabrinodis* and *M. sabuleti*.

Competition between foragers was investigated by means of sugar baits. *M. rugulosa* workers were quick to find and exploit the food sources, but soon they were ousted from many of them by huge numbers of *L. niger* which slowly invaded more and more baits. *M. rugulosa* however were able to make up for their loss by their efficient search for sugar sources which were still free of occupancy. *M. scabrinodis* and *M. sabuleti* were able to monopolize firmly a small number of baits, although their foragers were few and only intermittently present at the sugar sources.

Introduction

Le régime alimentaire des fourmis est peu spécialisé : la plupart des espèces récoltent la même gamme d'éléments nutritifs d'origine animale ou végétale. Ainsi, pour les espèces européennes l'apport de glucides se fait essentiellement sous forme de miellat excrété par de nombreuses espèces de pucerons, sans que l'on puisse démontrer une quelconque spécificité (STARY, 1966 ; DUMPERT, 1978).

Dans un même biotope, généralement plusieurs espèces de fourmis cohabitent, sans que pour autant l'on assiste continuellement à des combats de grande ampleur ou de longue durée. Si l'on exclut la spécialisation alimentaire, les solutions les plus couramment adoptées pour réduire la compétition interspécifique sont le partage de l'espace ou du temps. La première solution peut s'exprimer sous forme de territorialité (ex. : *Formica* sp. : DLUSSKY, 1965 ; BRIAN et al., 1965 ; DE BRUYN, 1978) ou de stratification des champs trophiques (ex. : *Myrmica scabrinodis* et *M. ruginodis* BRIAN, 1956). Le

partage du temps mène à l'alternance des cycles d'activité (ex. : *Pogonomyrmex* sp., WHITFORD et al., 1976; espèces diurnes, crépusculaires ou nocturnes, BARONI-URBANI, 1978).

Dans un milieu naturel à nombreuses espèces et interactions multiples, l'étude des relations interspécifiques est trop complexe pour pouvoir être abordée d'emblée. Par contre, un milieu soumis à forte pression humaine et donc relativement pauvre en espèces, permet une première approche simplifiée.

Description du milieu

J'ai choisi un terrain des environs de Bruxelles, dans une zone à la fois agraire et industrialisée. Il s'agit d'une pelouse formant une longue clairière de 625 m × 35 m, orientée O-NO à travers un bois de feuillus et débouchant à l'ouest sur des prairies et des champs; ce terrain est traversé tout du long par une petite route asphaltée à trafic sporadique. Le sol est d'argile très sablonneuse; la végétation originelle de bruyères a été remplacée par une majorité de graminées (*Holcus lanatus* et *Agrostis canina*). La fauche se fait deux fois par an à l'aide d'un tracteur, ce qui a pour effet de damer continuellement le sol. En 1977, durant l'été au cours duquel mes observations ont été effectuées, la faucheuse a épargné la parcelle en expérimentation. Cette parcelle, d'une superficie de 265 m² est située dans la partie la plus ensoleillée de la clairière, au nord du chemin.

De début juin à fin août, les relevés au ras du sol ont donné des températures variant de 15 à 30°, l'humidité relative fluctuant entre 83 et 100%.

Méthodes

Le 1^{er} juin, 71 pièges d'activité ont été répartis en quinconce, environ de 2 m en 2 m, sur toute la parcelle. Chaque piège se compose d'un gobelet de 7 cm de diamètre, enterré au ras du sol et contenant 75 cc d'une solution aqueuse d'acide picrique à saturation, additionnée de 0,1 % de détergent; un auvent de plastique translucide empêche la pluie de faire déborder le piège, sans faire trop d'ombre (ce qui aurait biaisé le passage des fourmis exploratrices). Ces pièges ont été vidés hebdomadairement et ils sont restés en activité jusqu'au 31 août.

Du 10 au 31 août, 71 appâts sucrés ont été déposés à proximité des pièges. Chaque appât est constitué d'une éprouvette à moitié remplie d'une solution aqueuse de sucre et fermée à mi-hauteur par un bouchon d'ouate, imbibé du liquide sucré. Ce système permet d'emprisonner les fourrageuses dans le tube afin de les déterminer (espèce et nombre) et de les ramener ensuite immédiatement, avec l'appât, au point de leur capture, de manière à perturber le moins possible des processus de recrutement et de récolte.

Des tests d'agressivité — relativement frustes — ont été effectués sur le terrain: deux ouvrières sont récoltées de part et d'autre d'une frontière hypothétique et mises en présence, soit en boîte de Petri, soit dans un tube-appât. On observe ensuite si les premiers contacts sont suivis de comportements

agressifs ou non (menaces, prises ; DE VROEY et PASTEELS, 1978 ; DE VROEY, sous presse).

Les résultats de ces tests n'étant pas absolument constants, une interprétation prudente ne peut donc se faire que conjointement à l'analyse d'autres données.

Résultats et discussion

1. Exploratrices et fourrageuses récoltées dans les pièges d'activité

En plus des ouvrières reprises au tableau 1, j'ai récolté une centaine d'ouvrières de *Lasius flavus* ; cette espèce étant essentiellement endogée, les captures en piège d'activité ne sont pas représentatives de la proportion de ses ouvrières dans la population totale de fourmis. Comme de plus, je n'ai jamais observé de récolteuses de *L. flavus* sur les appâts, je n'ai pas tenu compte de cette espèce dans l'analyse des résultats.

	Nombre d'ouvrières	Proportion des espèces	Moyenne (\bar{x})	Ec.-type (δ)	Index de dispersion (δ^2/\bar{x})
<i>Lasius niger</i>	2 126	48,5 %	30	29	28
<i>Myrmica rugulosa</i>	1 748	40 %	25	23	21
<i>Myrmica scabrinodis</i>	238	5,5 %	3	5,5	10
<i>Myrmica sabuleti</i>	254	6 %	3	17	96
Total	4 366	100 %	61	46	34

Tableau 1 — Analyse du contenu des pièges d'activité

Deux espèces dominent numériquement dans les captures : *Lasius niger* et *Myrmica rugulosa*, deux autres ne se retrouvent qu'en faible proportion : *Myrmica scabrinodis* et *M. sabuleti*. Il faut remarquer que dans un biotope naturel de la même région, *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* sont beaucoup plus abondantes que *M. rugulosa* et *L. niger*. La poussée démographique de ces dernières et le recul des espèces concurrentes correspond bien aux observations de PISARSKI et al. (1978) en milieu urbain.

Les captures des différentes espèces sont loin d'être réparties uniformément sur tous les pièges. Pour *M. sabuleti*, par exemple, il y a une forte concentration autour de deux points aux deux extrémités du terrain. Pour les autres espèces, les données sont moins flagrantes ; néanmoins les indices de dispersion (tableau 1) démontrent également une nette tendance à l'agrégation. L'intégration de l'analyse spatiale de la densité des prises et des résultats d'agressivité, me permet de supposer la présence de 4 sociétés de *L. niger*, 4 sociétés de *M. rugulosa*, 2 de *M. scabrinodis* et 2 de *M. sabuleti*.

La majorité des pièges d'activité contient des ouvrières appartenant à deux espèces au moins. L'influence de l'abondance locale des fourrageuses d'une espèce sur la présence d'ouvrières des autres espèces peut être examinée par l'application d'un test de corrélation de Spearman (SIEGEL, 1956) : un

coefficient positif signifiant une variation de densité parallèle pour les espèces testées, un coefficient négatif indiquant une certaine ségrégation. Le tableau 2 montre qu'il y a une association spatiale entre *L. niger* et *M. rugulosa*, tandis que *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* tendent à éviter les contacts interspécifiques.

<i>L. niger</i> x <i>M. rugulosa</i>	
$r_s = 0,879$	$P < 0,0005$
<i>M. scabrinodis</i> x <i>M. sabuleti</i>	
$r_s = - 0,385$	$P < 0,01$
<i>(L. niger + M. rugulosa)</i> x <i>(M. scabrinodis + M. sabuleti)</i>	
$r_s = - 0,456$	$P < 0,0005$

Tableau 2 — Coefficients de Spearman calculés sur les nombres d'ouvrières capturées dans 71 pièges d'activité.

2. Récolteuses de liquide sucré

Les 4 espèces épiées récoltées dans les pièges d'activité sont venues aux appâts sucrés. On retrouve pour les récolteuses la même dominance numérique globale de *L. niger* et *M. rugulosa* par rapport à *M. scabrinodis* et *M. sabuleti*. Au sein du groupe *L. niger-M. rugulosa* toutefois, les proportions sont différentes de celles trouvées précédemment (tableau 3). Durant les trois semaines précédant le dépôt des appâts, des ouvrières de *L. niger* et *M. rugulosa* étaient capturées en nombre à peu près égal, alors que le nombre total des *L. niger* observées sur les appâts étaient du double de celui des *M. rugulosa*. Le surnombre des récolteuses *L. niger* surprend moins si l'on examine les prises d'ouvrières en pièges d'activité durant la même période : par rapport aux prises précédentes, l'effectif de *L. niger* a triplé, celui de *M. rugulosa* doublé. Ceci peut être le reflet soit d'un recrutement plus intense pour *L. niger*, soit d'une poussée démographique coïncidant curieusement avec le début de l'expérience.

De l'analyse dynamique de l'exploitation des appâts sucrés, il ressort que la dominance numérique de *L. niger* ne s'est pas manifestée d'emblée. Au

Période	Pièges d'activité				Appâts sucrés	
	17.VII-8.VIII		8.VIII-30.VIII		10.VIII-30.VIII	
	Nb	%	Nb	%	Nb	%
<i>L. niger</i>	297	42	925	55	1.144	63
<i>M. rugulosa</i>	311	44	611	36	534	29
<i>M. scabrinodis</i>	48	7	93	5,5	112	6
<i>M. sabuleti</i>	53	7	57	3,5	40	2

Tableau 3 — Comparaison des nombres d'ouvrières récoltées en pièges d'activité et de celles observées sur les appâts sucrés.

début, ce sont au contraire les récolteuses de *M. rugulosa* qui sont les plus nombreuses : le premier jour du dépôt des tubes d'eau sucrée, 40 *M. rugulosa* exploitent 15 appâts, alors qu'il n'y a que 20 *L. niger* répartis sur 5 appâts. Toutefois, dans les jours qui suivent, on observe une forte arrivée de *L. niger*, qui envahissent progressivement un grand nombre de tubes. Parmi ceux-ci 50 % environ sont libres d'occupation au moment de leur découverte par *L. niger*, les 50 % restant sont conquis par expulsion de *M. rugulosa*. BARONI-URBANI et KANOWSKI (1974) décrivent un même type de succession d'espèces sur des appâts protéinolipidiques : des ouvrières de *Monomorium minimum* sont les premières à découvrir et exploiter les appâts, mais elles se font ensuite éliminer très agressivement par *Solenopsis xyloni*. Dans nos observations, l'expulsion de *M. rugulosa* se fait relativement paisiblement. Les premiers *L. niger* s'infiltrèrent aux côtés des récolteuses de *M. rugulosa* et se nourrissent, tout en étant agités de saccades. Ensuite, au fur et à mesure que le rapport numérique s'inverse en leur faveur, les *L. niger* entreprennent d'expulser leurs concurrentes. Plusieurs ouvrières s'emparent chacune d'une *M. rugulosa*, qui s'immobilise, les transportent à quelques centimètres de là, puis les relâchent. Ce comportement a été observé à de nombreuses reprises en d'autres endroits ; le transport interspécifique fait donc partie des relations habituelles entre ces deux espèces.

LE MASNE (1965) rapporte un comportement analogue de *Neomyrma* (= *Manica*) *rubida* vis à vis de *M. scabrinodis* et *M. rubra* : là également il y a immobilisation réflexe et absence de lésion chez l'ouvrière transportée. Le manque de réponse agressive de *M. rugulosa* est à mettre en parallèle avec l'inertie de *M. rubra*, qui mise en présence d'une gamme d'intruses appartenant à diverses espèces, ne réagit que très faiblement à la présence de *L. niger* (DE VROEY, 1979).

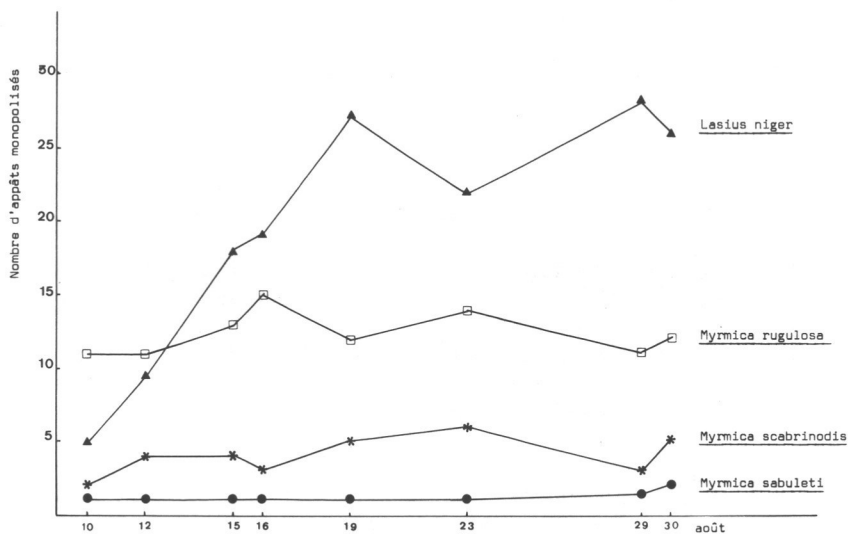


Fig. 1 — Evolution au cours du temps des nombres d'appâts sucrés monopolisés par une espèce.

L'expulsion de *M. rugulosa* ne signifie pas pour autant que cette espèce soit perdante dans la compétition trophique qui l'oppose à *L. niger*. En effet, les récolteuses expulsées explorent activement les environs et découvrent rapidement des appâts encore inoccupés. Ceci leur permet donc d'exploiter un nombre relativement constant de sources sucrées, ainsi que le montre la figure 1.

En ce qui concerne *M. scabrinodis* et *M. sabuleti*, je n'ai jamais observé qu'un très faible nombre de récolteuses sur les appâts, généralement une ou deux, présentes seulement par intermittence. Pourtant les sources où elles s'approvisionnent ne sont pas envahies par d'autres espèces, même lorsque ces sources sont à proximité d'appâts à forte concentration de *L. niger*. Cet isolement spécifique pourrait être attribué à l'existence de facteurs écologiques (sous-sol, végétation, microclimat, etc...) différents du reste de la parcelle. Toutefois, je n'ai rien pu observer qui soutiendrait cette hypothèse. Une autre explication serait celle d'un marquage territorial, éventuellement en synergie avec des comportements agressifs.

L'histoire faunistique de la parcelle n'est malheureusement pas connue. On peut toutefois supposer que *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* sont les survivantes de la communauté myrmécologique originelle qui, sous la pression anthropogénique est peu à peu remplacée par l'association *L. niger*-*M. rugulosa*. Ces sociétés de *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* ont-elles été réduites par la modification du milieu, tout en étant toujours capables de défendre activement un territoire trophique (aux dimensions adaptées à leur population) ou ont-elles été confinées par les envahisseurs dans les zones les moins favorables à la nidification et à la récolte ? Lors d'observations en milieu de bruyères, j'ai pu constater que les appâts sucrés déposés à la frontière des territoires de *L. niger* et *M. sabuleti* suscitaient un fort recrutement d'ouvrières agressives. Après de brefs combats, non seulement les ouvrières de *M. sabuleti* contrôlaient les appâts, mais elles avaient réussi à déplacer la frontière en leur faveur. Il semblerait donc bien que *M. sabuleti* tout au moins soit capable de défendre activement son territoire contre l'intrusion de *L. niger*.

Conclusions

1. La communauté myrmécologique étudiée se compose de 4 espèces : *L. niger*, *M. rugulosa*, *M. scabrinodis* et *M. sabuleti*; les deux premières sont numériquement dominantes.
2. Ces quatre espèces se partagent des niches différentes :
 - chaque société de *M. scabrinodis* et de *M. sabuleti* fréquente un territoire propre, dont les ressources ne sont pas exploitées par des fourmis d'autres espèces.
 - *L. niger* et *M. rugulosa* sont associées spatialement ; *M. rugulosa* est plus habile à découvrir de nouvelles ressources glucidiques, mais s'en fait progressivement expulser par *L. niger*. *M. rugulosa* serait donc spécialisée dans l'exploitation rapide de ressources éventuellement fugaces, *L. niger* étant capable de monopoliser des ressources stables.

Remerciements

Je tiens à remercier le Prof. Jacques Pasteels, qui m'a soutenue dans la réalisation de ce travail.

Bibliographie

- BARONI-URBANI, C., 1978. Analyse de quelques facteurs autoécologiques influençant la microdistribution des fourmis dans les îles de l'archipel toscan. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 51 : 367-376.
- BARONI-URBANI, C., KANNOVSKI, P.B., 1974. Patterns in the red imported fire ant, settlement of a Louisiana pasture : some demographic parameters, intraspecific competition and food sharing. *Environm. Entomol.*, 3 : 756-760.
- BRIAN, M.V., 1956. Segregation of species of the ant genus *Myrmica*. *J. Anim. Ecology* 25 : 319-337.
- BRIAN, M.V., HIBBLE, J., STRADLING, D.J., 1965. Ant Pattern and Density in a Southern English Heath. *J. Anim. Ecology*, 34 : 545-555.
- DE BRUYN, G.J. 1978. Food territories in *Formica polyctena*. *Neth. J. Zool.* 28 : 55-61.
- DE VROEY, C., 1979. Aggression and Gause's law in ants. *Physiol. Entomol.* 4 : 217-222.
- DE VROEY, C., sous presse, 1979. Mesure de l'agressivité chez *Myrmica rubra* (*M. laevinodeis*). *Biology of Behaviour*.
- DE VROEY, C., PASTELLS, J., 1978. Agonistic behaviour of the ant *Myrmica rubra* L. *Insectes sociaux*, 25 : 247-265.
- DLUSSKY, G.M., 1965. Protected territory of ants. *Zh. Zool.* 26 : 479-489.
- DUMPERT, K., 1978. Das Sozialleben der Ameisen. Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg, 253 p.
- LE MASNE, G., 1965. Les transports mutuels autour des nids de *Neomyrma rubida* un nouveau type de relations interspécifiques chez les fourmis. *Actes du V^e congrès IUSSI, Toulouse*, 303-322.
- PISARSKI, B., CZECHOWSKI, W., 1978. Influence de la pression urbaine sur la myrmécofaune. *Memorabilia Zool.* 29 : 109-128.
- SIEGEL, S., 1956. Non parametric statistics for the Behavioural Sciences. Mac Graw Hill Kogakusha Ltd. 312 p.
- STARY, P., 1966. Aphid parasites and their relationship to aphid attending ants, with respect to biological control. *Ins. Soc.* 3 : 185-202.
- WHITFORD, W.G., JOHNSON, P., RAMIREZ, J., 1976. Comparative ecology of the harvester ants *Pogonomyrmex barbatus* & *P. rugosus*. *Ins. Soc.* 23 : 117-132.

A propos du polycalisme chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl.

PAR

Philippe WERNER, François CATZEFLIS et Daniel CHERIX

Institut de zoologie et d'écologie animale, Place du tunnel 19, CH-1005 Lausanne

Summary

Implications and causes of polycalic organization are discussed with special reference to a previously studied system of *Formica exsecta*. Food resources in relation with a hard and often perturbed environment have been found to be the most determining factor in this case. It is suggested that the generally reduced sexual production may also be of some relevance. The authors wonder whether polycalism and monocalism could be viewed, to some extent, as K and r strategies, respectively.

Introduction

Découvert par EBRARD en 1861, le phénomène du polycalisme désigne le regroupement de plusieurs fourmilières au sein d'une même société — une société de sociétés en quelque sorte. Une colonie polycalique se caractérise par l'absence de rapports hostiles entre les fourmilières qui la composent. Les échanges d'aliments, d'ouvrières, de couvain entre les nids ou/et l'exploitation d'un territoire en commun représentent autant de facteurs d'intégration sociale qui maintiennent l'unité de la colonie (PISARSKI, 1973 a). Le phénomène semble plus répandu que ne l'ont généralement supposé CHAUVIN (1969), BRIAN (1977) ou HÖLLDOBLER et WILSON (1977). Il concerne la plupart des espèces évoluées du genre *Formica* (MARIKOWSKY, 1962).

Il existe à propos du polycalisme plusieurs tentatives d'explications.

1. ROSENGREN (1969) met l'accent sur la concurrence interspécifique et les chances de survie face aux prédateurs (oiseaux et mammifères).
2. Pour PISARSKI (1973 b), le phénomène résulte de l'évolution naturelle de la colonie vers une organisation toujours plus stable : société monogyne (une reine, un nid), société polygyne monocalique (plusieurs reines, un nid), société polycalique (plusieurs reines, plusieurs nids).
3. CZECHOWSKI (1975, 1977) reprend la même idée, en insistant sur la relation entre les ressources alimentaires et le niveau des populations. Cette idée est aussi défendue par BARONI-URBANI (1979).

4. HÖLLDOBLER et WILSON (1977) considèrent le polycalisme comme une déviation, justifiée dans des conditions écologiques inhabituelles ; habitats restreints et instables pour les espèces « opportunistes », habitats vastes et stables, mais distribués en mosaïque pour les espèces « spécialistes ».

Ces explications ne sont pas nécessairement exclusives les unes des autres. Le présent travail tente de les concilier dans la compréhension d'un exemple particulier chez *Formica exsecta* NYL. A la lumière de cet exemple, implications et causes du polycalisme sont discutées dans un contexte plus général. Il s'agit dès lors d'apprécier dans quelle mesure les multiples facteurs impliqués s'inscrivent dans une stratégie écologique particulière que le polycalisme représenterait vis-à-vis du monocalisme.

Description de l'exemple étudié

Une partie des résultats présentés ici se trouvent dans le travail de CHERIX et al. (sous presse) et nous nous permettons de résumer ces résultats en partie et de les compléter quelque peu. Le site est représenté par un pâturage homogène de 50 ha, parsemé de quelques grands sapins isolés et entouré de forêt, sur le versant sud du Jura (lieu-dit : le Bugnonet, commune de Bassins, VD, altitude 975 m, coordonnées : 46.27 N/ 6.14 E). La partie colonisée par *Formica exsecta* NYL. se limite à 14 ha, avec une densité de 16 nids/ha. Notre étude a porté sur une zone de 1.7 ha à haute densité (95 nids/ha). La carte des nids y fait clairement ressortir quatre secteurs A, B, C et D, chacun organisé autour d'un arbre (figure 1). Les fourmis semblent rechercher la proximité des arbres isolés pour y récolter le miellat des pucerons. Pour un maximum d'ensoleillement et un enneigement plus court, les nids se répartissent préférentiellement au sud de ces arbres, sauf dans le secteur C où domine l'ombre de la forêt.

Cependant, la distribution des nids en agrégats dépend avant tout de la structure sociale. Dans chaque secteur, nids temporaires et nids secondaires se répartissent autour des nids primaires plus grands, dont ils sont issus par bourgeonnement. La répartition des nids par classes de taille (figure 2) met en évidence une similitude entre les secteurs A et B, une abondance particulière de gros nids primaires dans le secteur C et une restriction aux nids moyens dans le petit secteur D. Une occupation temporaire, en été, explique la proportion importante de petits nids inhabités. Il apparaît également des nids primaires partiellement ou totalement abandonnés. Nous avons tenté de mettre en évidence les relations éventuelles entre les nids. La difficulté réside dans le fait que *F. exsecta* ne suit pas de véritables « chemins » dans ses déplacements et que l'herbe dissimule les ouvrières en chasse. Par conséquent, nous avons eu recours à quatre méthodes indirectes complémentaires.

1. Les marquages individuels ont montré que 3.5 % des ouvrières prélevées en surface d'un nid se retrouvent sur d'autres nids du même secteur. Cette intensité des relations a été établie sur quatre fourmilières du secteur B, en avril-mai 1978. Mais elle peut atteindre 50 % lors de l'abandon d'un nid détruit accidentellement. La moyenne de 3.5 % concorde avec les résultats d'autres auteurs : 2 à 4 % chez *Formica yessensis* FOREL (ITO et al., 1974), 2 % chez *Formica opaciventris* EMERY (SCHERBA, 1964).



Fig. 1 – Répartition des nids de *Formica exsecta* en quatre secteurs A, B, C et D dans la zone de 1.7 ha étudiée. Il s'agit des nids totalement habités (noirs), partiellement (centre noir) ou pas du tout (blancs) en mai 1978. Quatre classes de taille sont distinguées d'après le diamètre moyen: moins de 30 cm, 30-60 cm, 60-90 cm, plus de 90 cm.

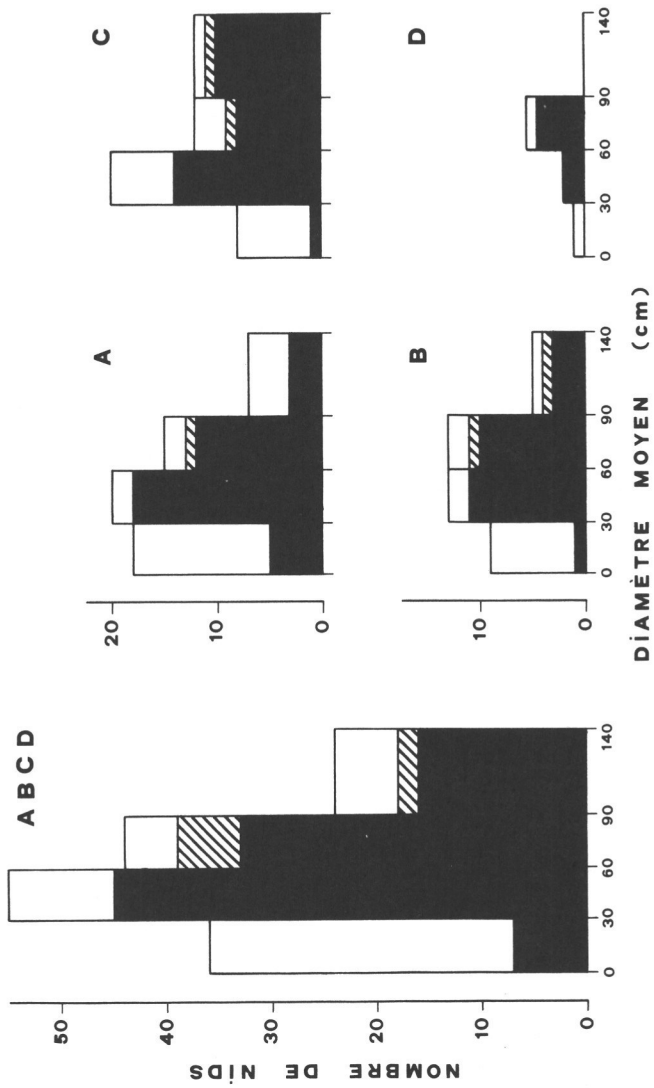


Fig. 2 — Distribution des nids par classes de taille, dans l'ensemble de la zone étudiée et dans les quatre secteurs A, B, C et D séparément. Nids habités totalement (noir), partiellement (hachuré) ou pas du tout (blanc) en mai 1978.

2. Un réseau de bandes désherbées a permis des relevés précis de la densité des fourmis autour des nids. Il apparaît nettement des zones de passage, larges d'environ 1 m et avec plus de 80 individus/m², sur l'axe reliant certains nids.
3. Les relevés de densité effectués sur transects, en pleine saison, mettent en évidence une section de 20 à 40 m sans fourmi entre le secteur B et les secteurs voisins. Des relations entre secteurs paraissent donc fort improbables.
4. Les tests d'agressivité (RAIGNIER, 1948; B. PISARSKI, comm. pers.) établissent l'absence d'hostilité à l'intérieur des secteurs, ce qui confirme leur organisation individuelle en colonies polycaliques (PISARSKI, 1973 b). D'autre part, les secteurs se tolèrent entre eux, à l'exception du petit secteur D à comportement agressif. Quant aux rapports avec d'autres espèces de fourmis territoriales (*F. pratensis* RETZ., *F. sanguinea* LATR.) ils sont toujours hostiles. Enfin aucun nid isolé monocalique de *F. exsecta* n'a pu être découvert dans l'ensemble du pâturage par l'intermédiaire de ces tests d'agressivité.

Ces résultats (voir aussi CHERIX et al., sous presse) nous ont permis de conclure que le système étudié correspond à une « fédération » de quatre sociétés polycaliques distinctes, au sens de ZAKHAROV (1972).

Discussion

Concurrence intraspécifique

L'organisation polycalique implique des différences fondamentales par rapport au monocalisme. Vu la compétition qui existe entre elles, les fourmières monocaliques de *F. exsecta* ont des territoires bien définis, où la densité d'ouvrières se limite à 1 individu/m² en moyenne (PISARSKI, 1973 b). Par l'absence de rapports hostiles entre les nids, une colonie polycalique peut maintenir sur le territoire commun, hors des voies de communications une densité comprise entre 10 et 30 individus/m² (CHERIX et al., sous presse) et parfois beaucoup plus (PISARSKI, 1973 b).

ZAKHAROV (1972) a décrit l'évolution vers une « fédération » de colonies polycaliques chez *F. aquilonia* YARROW et *F. lugubris* ZETT. de la manière suivante : les échanges d'ouvrières et de nourriture entre nid principal et nids secondaires ont tendance à diminuer, puis à cesser complètement au bout d'un certain temps, aboutissant à la création de colonies antagonistes avec un territoire propre. Chez *F. lugubris*, la territorialité ne se développe pas toujours, en particulier lorsque la période d'activité et les ressources alimentaires sont réduites (CHERIX et GRIS, 1978).

F. exsecta suit le processus décrit par ZAKHAROV, sans manifestation de territorialité (PISARSKI, 1973 a). La tolérance semble jouer également entre colonies ou secteurs polycaliques. Le secteur D représente à cet égard une exception. D'après le nombre de nids (6), leur taille et l'âge de l'arbre qui influence leur répartition (environ 15 ans), il s'agit d'un secteur récemment différencié. Les arguments de ZAKHAROV ne peuvent guère justifier son agressivité. Si l'on admet comme HÖLLDOBLER et WILSON (1977) que

l'odeur est une discriminante de la colonie, alors l'existence d'un nombre restreint de reines de ce secteur impliquerait une spécificité odorifique plus grande.

Concurrence interspécifique

Le développement d'une colonie polycalique par bourgeonnement exerce une pression systématique et constante, donc efficace, sur les autres espèces de fourmis. Les travaux de HIGASHI (1979) et de CHERIX et BOURNE (en préparation) montrent clairement l'influence des colonies polycaliques sur la densité et la diversité des autres espèces de fourmis. Certaines espèces, comme *Lasius niger* L. et *Lasius flavus* F., peuvent se maintenir par leurs mœurs souterraines et l'élevage de pucerons sur les racines (MARIKOWSKY, 1962), ce qui est le cas au Bugnonet. En tant qu'espèce territoriale, *F. pratensis* est réduite ici à deux fourmilières, dans l'espace entre les quatre secteurs (figure 1). De même, ROSENGREN (1969) mentionne l'exclusion de *Myrmica laevinodis* NYL. en 6 ans de développement d'une colonie de *F. uralensis* RUSZKI.

Cette faible diversité peut aussi résulter d'un habitat initialement pauvre en espèces (HÖLLDOBLER et WILSON, 1977). Les espèces polycaliques ne doivent-elles pas se spécialiser sur de tels habitats, afin d'éviter la concurrence au stade de la fondation d'une nouvelle colonie ? Ce stade est d'autant plus délicat que le polycalisme s'accompagne d'une diminution de la taille des reines et des ouvrières (GÖSSWALD, 1941 ; PISARSKI, 1973 b) et de leurs qualités combattives individuelles (ROSENGREN, 1969). C'est ainsi que ROSENGREN explique l'échec de cinq transplantations de *F. uralensis* sur six, en présence de *F. sanguinea*.

Prédation

Dès la fin de l'automne, des dégâts sont occasionnés aux nids — surtout ceux des espèces du groupe *rufa* — par des oiseaux (pics, tétras) et des mammifères (blaireau, renard) en quête de fourmis ou de larves d'autres insectes. Les galeries creusées par les pics peuvent dépasser 60 cm de longueur dans les dômes de *F. lugubris*. Pour ROSENGREN (1969), la répartition de la population entre plusieurs nids dans une colonie polycalique augmente ses chances de survie face à ces prédateurs : les dommages subis par un nid, même importants, ne remettent guère en cause l'avenir de la colonie. L'idée d'un impact sérieux des prédateurs sur les populations de fourmis du groupe *rufa* a été défendue par KNEITZ (1965), invoquant autant la consommation directe que la perturbation des conditions d'hivernage. Plus récemment, DE BRUYN et al. (1972) ont montré que la consommation d'ouvrières de *F. rufa* par les pics ne dépasse pas la moyenne de 5 % des effectifs par hiver et que ce fait n'influence guère les populations de fourmis des bois. Par ailleurs, les dégâts des pics que nous avons recensés dans les fourmilières de *F. exsecta* (tableau 1) restent superficiels et n'atteignent pas le gros de la population de fourmis, hivernant entre 20 et 40 cm sous la surface du sol dans un nid moyen. Dans les exemples cités, l'influence de la prédation passe donc au second plan.

Date	Nombre de nids contrôlés	Nombre de nids avec dégâts	Nombre de dégâts	Nombre de dégâts par classe de prof.				Profondeur moyenne (cm)
				3-6	6-10	10-15	> 15	
26.12.77	122	34	57	29	12	14	2	6.4
04.04.78	122	50	83	42	21	13	7	7.3

Tableau 1 — Importance et évolution des dégâts de pics en hiver, sur les nids d'un diamètre supérieur à 20 cm.

Approvisionnement

Le polycalisme permet une utilisation plus complète et plus systématique des ressources alimentaires, particularité qui revêt toute sa signification dans un environnement défavorable. Il suffit pour cela de se rappeler les densités d'ouvrières que PISARSKI (1973 b) obtient sur les territoires des sociétés monocaliques ou polycaliques de *F. exsecta*. Dans le Jura une super-colonie de *F. lugubris* (CHERIX, sous presse) paraît exercer sur les ressources alimentaires de son territoire une pression telle qu'elle pourrait même expliquer la faible densité de l'avifaune, principalement insectivore (CATZEFLIS, 1979).

Un système polycalique réagit avec plus de plasticité face aux variations des possibilités trophiques (CZECHOWSKI, 1975). Le bourgeonnement constituerait une solution avantageuse au problème de transport de la nourriture, posé par l'extension du territoire d'approvisionnement, en cas de surpopulation des nids. Dans cet ordre d'idée, la proportion élevée de gros nids dans le secteur C résulterait de ressources alimentaires accrues par la proximité de la forêt (figure 1).

Environnement

La possibilité de construire un nid par étapes, en plusieurs saisons, à partir d'un petit nid temporaire, s'accorde bien avec une saison d'activité courte, ce qui correspond sous nos régions à un climat rigoureux. Cette multiplication par bourgeonnement peut aussi conduire à de véritables migrations, lorsque les conditions du milieu s'altèrent. Cette tendance à migrer a déjà été relevée chez *F. exsecta* par DOBRZANSKA (1973).

Dans le cas qui nous occupe, le secteur C de notre système présente ainsi les signes d'un déplacement progressif, probablement sous l'effet d'ombrage croissant de la forêt. Dans les grandes lignes, on rencontre successivement en s'éloignant de la lisière : des nids primaires abandonnés, des nids primaires habités et des nids récents, plus petits.

La plasticité écologique d'un système polycalique se manifeste aussi dans l'éclatement des nids importants en nids plus petits et plus serrés, lorsque les conditions se dégradent, par exemple comme conséquence des difficultés d'approvisionnement chez *F. pressilabris* NYL. (CZECHOWSKI, 1975), par excès d'ombrage chez *F. exsecta* (PISARSKI, 1972), suite aux coupes de bois chez *F. polyctena* (CEUSTERS, 1980). La même impression se dégage des inventaires de *F. lugubris* dans les Pyrénées (TOROSSIAN, 1977); la proportion de grands nids est plus faible, mais la densité globale des nids plus élevée, dans la forêt dégradée par les activités humaines.

Le polycalisme paraît souvent lié à deux caractéristiques de l'environnement : climat rude ou milieu perturbé. Par exemple, *F. rufa* forme plus de colonies polycaliques dans la taïga, au nord de son aire de répartition (MARIKOWSKY, 1962). Par une telle structure sociale, la densité de *F. lugubris* augmente avec l'altitude dans le Jura (CHERIX et BURGAT, 1979), parallèlement à une réduction du nombre des autres espèces (CHERIX et HIGASHI, 1979).

En ce qui concerne les perturbations du milieu, elles peuvent avoir de multiples origines. A côté des coupes de bois (CEUSTERS loc. cit.) et des activités touristiques (TOROSSIAN loc. cit.) en forêt, il faut citer le pâturage et l'embroussalement en prairie dans le cas de *F. exsecta* et *F. pressilabris* (CZECHOWSKI, 1975 ; DOBRZANSKA, 1973), les inondations sporadiques en zones humides (ROSENGREN, 1969). Le pâturage bovin représente la perturbation la plus importante à Bassins ; piétinement, dégâts aux nids, consommation des plantes-hôtes des pucerons.

Polygynie

A part quelques exceptions citées par PISARSKI (1973 a), les colonies polycaliques sont constituées de fourmilières polygynes. Ainsi nous avons trouvé 9 reines hors de l'excavation d'un nid primaire dans le secteur C.

Par rapport à la reine unique des sociétés monogynes, les reines des sociétés polygynes présentent une taille, une fécondité et une longévité souvent réduites. GÖSSWALD (1941) donne des ordres de grandeur pour *F. rufa* (monogyne et oligogyne) et *F. polyctena* (polygyne) (tableau 2). La polygynie

	<i>F. rufa</i> (monogyne)	<i>F. rufa</i> (oligogyne)	<i>F. polyctena</i> (polygyne)
Nombre de reines par nids	1	10	200-5000
Nombre d'ovarioles par ovaires	110-135	80-85	55-60
Production d'œufs/jour/reine	300	30	10
Production d'ouvrières/année	36 000	80 000	24.10 ⁴ -20.10 ⁵

Tableau 2 — Différences au niveau des reines entre formes monogynes, oligogynes et polygynes chez les fourmis des bois (d'après GÖSSWALD, 1941).

permet néanmoins une production d'ouvrières par nid plus élevée, et surtout plus rapide en cas de soudaine disponibilité de nourriture : par exemple, les fluctuations irrégulières des populations de pucerons qui constituent l'essentiel du régime alimentaire de *F. lugubris* dans le Jura (CHERIX, sous presse). La polygynie représente, d'autre part, une sécurité supplémentaire face aux dégâts des prédateurs, des espèces concurrentes ou de l'environnement. Elle permet aussi un apport constant de jeunes reines (CZECHOWSKI, 1975). L'influence du nombre de reines sur la diversité génétique fait encore l'objet de controverses (HAMILTON, 1974 ; BRIAN, 1977). Le problème est compliqué par la tolérance de reines non fécondées et l'éventualité de fécondations multiples (SCHMIDT, 1974). Néanmoins, en présence de plusieurs reproductrices, la possibilité d'expression d'une mutation favorable est réduite (BUSCHINGER, 1974).

Reproduction

Chez les espèces polygynes, une faible proportion d'individus sexués effectue un vol de dispersion (BUSCHINGER, 1974 ; BRIAN, 1977). En l'absence de vol chez *F. polyctena*, les reines sont fécondées au nid (ERHARDT, 1970), par des mâles souvent aptères (SCHMIDT, 1974). Sur trois années d'observations de *F. exsecta* au Bugnonet, nous n'avons à aucun moment observé de larves, de pupes ou d'adultes de sexués.

SCHMIDT (1974) décrit la formation des sexués chez *F. polyctena* de la manière suivante : tandis que les œufs d'été donnent naissance à des ouvrières, les sexués résultent des œufs d'hiver contenant plus de réserves, à condition toutefois que les jeunes larves soient spécialement alimentées en protéines et lipides par de jeunes ouvrières ayant hiverné. Les sexués exigent environ cinq fois la quantité de nourriture des ouvrières. Il importe donc que la fourmilière soit très peuplée et reçoive un approvisionnement riche et abondant, aussi bien en automne, pour les jeunes nourrices, qu'au printemps pour les sexués. Vu le coût énergétique des sexués, l'alternative « économique » du bourgeonnement pour une colonie polycalique ne tendrait-elle pas, dans une certaine mesure, à remplacer la reproduction sexuée, en particulier dans les régions à courte période de végétation ?

Dynamique des colonies polycaliques

En regard des colonies monocaliques, les colonies polycaliques sont défavorisées dans leur multiplication. En effet, la production de sexués pour les vols de dispersion semble limitée et les reines, au point de vue taille, réserves, fécondité et qualités combattives, sont mal équipées pour des fondations indépendantes. Passé le stade de fondation, la colonie polycalique s'étend lentement et progressivement par bourgeonnement. Au Bugnonet, l'intensité réduite des relations, de même que les faibles taux de croissance, de renouvellement et d'abandon des nids, semblent indiquer que le système étudié a atteint un état d'équilibre, en rapport éventuel avec les possibilités trophiques du milieu. En l'absence de perturbations majeures, un tel système atteint une grande longévité. L'existence des secteurs A et B pourrait remonter à une centaine d'années, âge approximatif des arbres isolés dont les fourmis dépendent en grande partie pour leur approvisionnement en miellat.

La dissémination sexuée difficile des colonies polycaliques et la stabilité atteinte après un certain temps de croissance expliquent peut-être pourquoi de vastes zones, pourtant propices, restent inoccupées.

Conclusion

Le polycalisme ne peut s'expliquer, à notre avis, que par le concours de plusieurs facteurs, dont l'importance relative dépend de l'espèce. Pour *F. exsecta*, les facteurs alimentaires (CZECHOWSKI, 1975, 1977), dans le contexte d'un environnement peu clément et perturbé par la pâture, jouent un rôle prépondérant. Dans ces conditions difficiles, le polycalisme nous paraît être également une manière de réaliser l'« économie » au moins partielle de la reproduction sexuée. Quant à la prédation (ROSENGREN, 1979), elle ne revêt

ici qu'un aspect secondaire. Tous ces facteurs s'accordent bien avec l'hypothèse de PISARSKI (1973 b), selon laquelle le polycalisme résulte de l'évolution de la colonie vers une organisation toujours plus stable. Il est, par contre, difficile d'admettre comme HÖLLDOBLER et WILSON (1977), que la sélection naturelle favorise la monogynie et les fondations indépendantes, pour de simples raisons de charge énergétique représentée par les reines supplémentaires ou de dispersion peu efficace liée au bourgeonnement. Considérées comme individus, les sociétés polycaliques se caractérisent par un faible taux de multiplication. Vu leur étendue, elles sont lentes à se développer, mais font preuve d'une grande plasticité face aux perturbations du milieu, de l'approvisionnement et des prédateurs. A ce titre, elles s'adaptent bien à un environnement caractérisé par un climat rude et atteignent souvent une grande longévité. Une fois passé le stade initial délicat, elles exercent une concurrence soutenue et efficace à l'encontre des autres espèces. Ces caractères permettent de reconnaître une stratégie de type «*K*» (PIANKA, 1974).

En comparaison et brièvement, les sociétés monocaliques se distinguent par un taux de multiplication généralement plus élevé. Mais leur sensibilité supérieure aux perturbations de l'environnement et à la concurrence s'accompagne d'un taux de mortalité également plus important. Ce sont plutôt les caractères d'une stratégie de type «*r*». On retrouve ainsi, dans une certaine mesure, au niveau des sociétés de fourmis, la distinction reconnue entre sélection «*K*» et «*r*» au niveau des espèces animales ou végétales (PIANKA, 1974 ; FORCE, 1974). Or ces deux stratégies ont leurs propres avantages évolutifs et coexistent dans la nature, avec tous les intermédiaires possibles. Ainsi BUSCHINGER (1974) a établi que parmi 91 espèces médioeuropéennes, 46 sont monogynes (donc généralement monocaliques) et 45 sont polygynes facultatives ou obligatoires (dont une partie sont souvent polycaliques).

Remerciements

Les auteurs remercient le professeur P. Vogel (Lausanne) et le Dr C. Baroni-Urbani (Bâle) pour toutes les remarques constructives exprimées au cours de la rédaction de ce travail.

Bibliographie

- BARONI-URBANI, C., 1979. Territoriality in social insects. In H.R. HERMANN (Ed.) «*Social Insects*», vol I : 91-120. Academic Press Inc., Londres et New York.
- BRIAN, M.V., 1977. *Ants*. Collins, Londres, 223 p.
- BRUYN, G.J. de, GOOSEN-DE ROO L., HUBREGTSE-VAN DEN BERG A.I.M. and FEIJEN, H.R., 1972. Predation of ants by woodpeckers. *Ekol. Polska* 20 : 83-91.
- BUSCHINGER, A., 1974. Monogynie und Polygynie in Insektensozietaeten. In G.H. SCHMIDT (Ed.) «*Sozialpolymorphismus bei Insekten*» p. 862-896. Wiss. Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- CATZEFLIS, F., 1979. Etude qualitative et quantitative de l'avifaune de la pessière jurassienne du Chalet à Roch, Vaud. *Nos Oiseaux* 35 : 75-84.
- CEUSTERS, R., 1980. Données démographiques de diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena* Först. *CR sect. fr. UIEIS*, Lausanne 7-8 sept. 1979 : 31-60.

- CHAUVIN, R., 1969. Le monde des fourmis. Plon, Paris, 289 p.
- CHERIX, D., sous presse. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. Ins. Soc.
- CHERIX, D. et BURGAT, M., 1979. A propos de la distribution verticale des fourmis du groupe *rufa* dans les parties centrale et occidentale du Jura suisse. *Bull. SROP* II-3 : 37-48.
- CHERIX, D. et GRIS, G., 1978. Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura (Hymenoptera, Formicidae). *Proc. VIIIth Meeting Soc. Ins. section PES*, 4-9 Sept., Pulawy : 7-12.
- CHERIX, D. et HIGASHI, S., 1979. Distribution verticale des fourmis dans le Jura vaudois et recensement préliminaire des bourdons (Hymenoptera, Formicidae et Apidae). *Bull. Soc. Vaud. Sc. nat.*, 74 : 315-324.
- CHERIX, D., WERNER, P. et CATZEFLIS, F., sous presse. Organisation spatiale d'un système polycalique chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Soc. Ent. Suisse*.
- CZECHOWSKI, W., 1975. Bionomics of *Formica (Coptoformica) pressilabris* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Zool. Varsovie* 33 : 103-125.
- CZECHOWSKI, W., 1977. Polikaliczne kolonie mrowek. *Przeg. Zool.* 21 : 284-298.
- DOBZANSKA, J., 1973. Ethological studies on polycalic colonies of the ant *Formica exsecta* Nyl. *Acta Neurobiol. Exp. Varsovie* 33 : 597-622.
- EBRARD, E., 1861. Nouvelles observations sur les fourmis. *Bibl. Univers. Rev. Genève*, 466 p.
- EHRHARDT, H.J., 1970. Die Bedeutung von Königinnen mit steter arrhenotoker Partenogenese für die Männchenerzeugung in der Staaten von *Formica polyctena* Förster (Hymenoptera, Formicidae). Inaug. Diss. Würzburg, 106 p.
- GÖSSWALD, K., 1941. Rassenstudien an der Roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. *Z. angew. Ent.* 28 : 62-124.
- HAMILTON, W.D., 1974. Evolution sozialer Verhaltensweisen bei sozialen Insekten. In G.H. SCHMIDT (Ed.) « Sozialpolymorphismus bei Insekten », p. 60-109. Wiss. Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- HIGASHI, S. and YAMAUCHI, K., 1979. Influence of a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari coast. *Jap. J. Ecol.* 29 : 257-264.
- HÖLDOBLER, B. and WILSON, E.O., 1977. The number of queens : an important trait in ant evolution. *Naturwiss.* 64 : 8-15.
- ITO, M. and IMAMURA, S., 1974. Observations on the nuptial flight and internidal relationship in a polydomous ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Zool.* 19 : 681-694.
- KNEITZ, G., 1965. Zum Verlauf der Einwirkung von Spechten auf ungeschützte Waldameisen-populationen. *Collana Verde* 16 : 187-218.
- MARIKOWSKY, P.I., 1962. On intraspecific relations of *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Ent. Rev.* 41 : 47-51.
- PIANKA, E.R., 1974. Evolutionary ecology. Harper and Row, New York, 356 p.
- PISARSKI, B., 1972. La structure des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. *Ekol. Polska* 20 : 111-116.
- PISARSKI, B., 1973 a. Les principes d'organisation des colonies polycaliques des fourmis. *Proc. VIIth Congr. IUSSI*, Londres, 311-316.

- PISARSKI, B., 1973 b. Struktura społeczna *Formica (C.) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae) i jej wpływ na morfologię, ekologię i etologię gatunku. Polska Akad. Nauk. Varsovie, 134 p.
- RAIGNIER, A., 1948. L'économie thermique d'une colonie polycalique de la fourmi des bois. *La Cellule* 51 :279-367.
- ROSENGREN, R., 1969. Notes regarding the growth of a polycalic nest system in *Formica uralensis* Ruzsky. *Notul. Ent.*, Helsinki 49 :211-230.
- SCHERBA, G., 1964. Analysis of inter-nest movement by workers of the ant *Formica opaciventris* Emery. *Anim. Behav.* 12 :508-512.
- SCHMIDT, G. H., 1974. Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation im Waldameisnestaat. In G.H. SCHMIDT (Ed.) «Sozial polymorphismus bei Insekten», p. 404-512. Wiss. Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- TOROSSIAN, C., 1977. Les fourmis rousses des bois (*Formica rufa*), indicateurs biologiques de dégradation des forêts de montagne des Pyrénées Orientales. *Bull. Ecol.* 8 :333-348.
- ZAKHAROV, A. A., 1972. Vnutrividoye otnosenija murav'ev. Moskva, 216 p.

Sur la toxicité pour les abeilles des extraits d'abeilles adultes

PAR

Rémy CHAUVIN

Université René Descartes, Château d'Ivoy le Pré, F-18380 La Chapelle d'Angillon

Summary

As ARNOLD pointed out, Honeybees isolated with some dead bees live longer than strictly isolated controls.

Dead bees lose their effect upon survival after extraction with organic solvents.

But extracts themselves are toxic for Isolated.

Introduction

J'ai montré jadis (1952) que les abeilles isolées mouraient plus vite que les groupées et que l'effet protecteur du groupement apparaissait à partir de deux individus, plus tard ROTH (1965), SITBON (1971) et ARNOLD (1976) dans leurs thèses respectives ont considérablement éclairé et détaillé le mécanisme de cet effet de groupe. ARNOLD a montré un phénomène important : si l'effet protecteur du groupement est manifeste dès le groupe de deux, *il est tout aussi net quand le second individu est mort*. Cet effet protecteur du cadavre rappelle évidemment ce qu'on a constaté lors de la découverte de la phéromone de la reine, d'autant plus que si l'on épuise le cadavre d'ouvrières par l'alcool bouillant il perd de son efficacité protectrice (ARNOLD, 1976) : c'est exactement ce qui se passe dans le cas des reines, dont le cadavre épuisé par l'alcool perd son effet inhibiteur sur les ovaires des ouvrières (PAIN, 1961).

Nous pensions donc être sur la voie d'une nouvelle phéromone issue cette fois des ouvrières : la substance royale totale en effet, extraite par l'alcool n'a pas d'effet sur la survie de l'ouvrière isolée.

Mais, au cours des fractionnements et extractions pratiqués par la suite, j'ai eu la surprise de constater un phénomène tout à fait inattendu : la toxicité des extraits d'abeilles pour les abeilles isolées.

Matériel et méthodes

J'ai travaillé à la fois sur des abeilles jeunes nées à l'étuve et sur des abeilles d'hiver. Les insectes sont isolés dans des manchons de verre (anneaux de

Raschig) recouverts d'une toile métallique. A l'intérieur de chaque anneau je place une bande de papier qui en recouvre complètement la face interne : l'anneau repose également sur une feuille de papier. Le papier est changé après chaque expérience. Dans mes expériences anciennes (CHAUVIN, 1972, 1974) je plaçais un abreuvoir sous forme d'un tube vertical rempli d'eau ordinaire bouché par un tampon d'ouate bien serré. Mais j'ai constaté ensuite que l'effet de groupe est bien plus net si l'on supprime l'abreuvoir en se contentant de donner une pastille de candi à reine : c'est-à-dire que les différences de mortalité entre groupées et isolées sont plus nettes, comme si les isolées manifestaient une *fragilité particulière à l'absence d'eau* ; l'expérience peut durer moins longtemps de trois à quatre jours maximum au bout desquels une mortalité foudroyante tue pratiquement toutes les abeilles isolées ou groupées.

Comme je l'ai dit les isolées et les groupées reçoivent du candi à reine préparé à froid. Les isolés sont placés par lots de 40 à la fois sur des plateaux à l'étuve à 32° ; les groupés se trouvent dans des tubes de Borel, par lots de 10. Dans les expériences que je vais relater plus de 35 000 abeilles ont été isolées, mais je ne tiendrai compte que d'une dizaine de milliers d'isolées, le reste des expériences ne me paraissant pas satisfaisant.

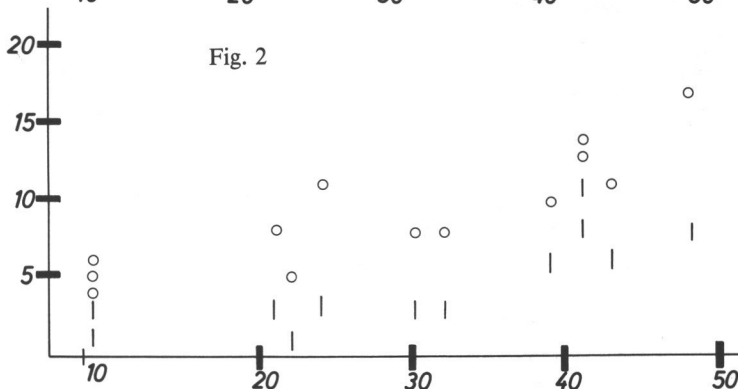
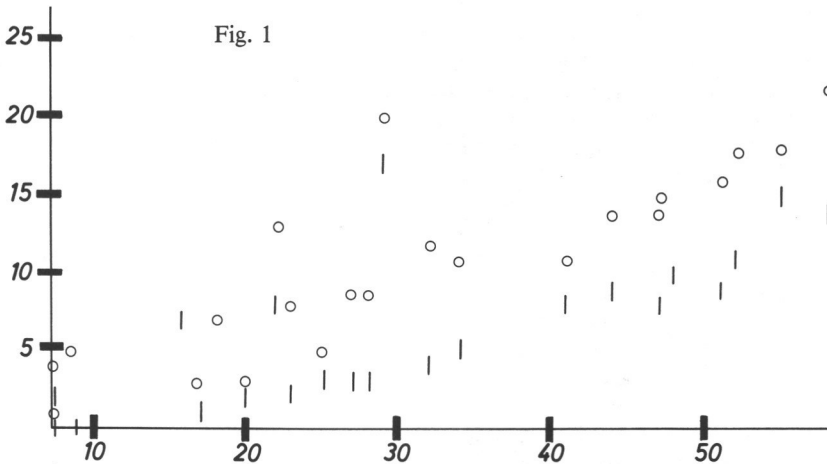
Il est évident que dans les conditions que je viens d'exposer l'isolement des abeilles n'est nullement complet. Parfois dix plateaux de 40 abeilles se trouvaient à la fois dans la même étuve soit 400 abeilles : dans ces conditions, il est évident que des stimuli olfactifs peuvent parfaitement atteindre chaque individu à travers le couvercle de toile métallique des anneaux de Raschig. Cependant l'effet de groupe se manifeste dans ces conditions. Mais il est certain qu'elles ne sont pas satisfaisantes. Ces temps derniers, j'ai constaté par hasard que les abeilles isolées vivaient parfaitement dans un tube à essais de 60 cc bouché par un tampon d'ouate serré, avec une pastille de candi. Leur survie est alors très comparable à celle des abeilles dans les anneaux de Raschig. J'exposerai dans une publication ultérieure les résultats obtenus par cette technique dans laquelle, évidemment, l'isolement est beaucoup plus radical.

Résultats

1. Vérifications des résultats d'ARNOLD, effets du cadavre ou des parties de cadavre

La figure 1 représente la mortalité des abeilles isolées comparées à celle des isolées près desquelles se trouve un cadavre : à vrai dire, les résultats avec un seul cadavre sont assez irréguliers, et j'ai trouvé avantage à placer cinq cadavres dans chaque anneau de Raschig où se trouve un isolé. Dans ces conditions l'effet protecteur est beaucoup plus régulier. La figure 2 correspond à l'effet protecteur de cinq têtes plus thorax, *mais moins l'abdomen*, par anneau de Raschig. On voit que la protection est du même ordre. La figure 1 correspond à 800 abeilles isolées comparées à 800 abeilles plus les cadavres ; la figure 2 à 160 abeilles plus 5 têtes-thorax sans abdomen, comparées à un nombre égal de témoins. J'ai essayé également de voir si l'effet protecteur ne se rencontrait pas sur les têtes seules séparées du corps ; j'ai pour cela ajouté

dans les anneaux de Raschig cinq, puis dix têtes d'abeilles fraîchement prélevées ; à mon grand étonnement je n'ai obtenu que des résultats nuls ou très irréguliers, non significatifs. Je serais donc porté à croire qu'il s'agit d'une question de surface corporelle : la raison pour laquelle les têtes n'ont pas d'effet c'est que leur surface est bien plus petite que celle du complexe tête-thorax. Ajoutons que les abeilles sont attirées par les cadavres ou les fragments de cadavres (y compris les têtes isolées) et qu'on les voit très souvent en train de les palper avec leurs antennes.



Légendes — Dans les figures 1 et 2, les cercles correspondent aux témoins, les barres verticales aux isolés en présence de cadavres. Planche 1, cadavres entiers ; planche 2, têtes et thorax sans abdomen. En abscisses, heures depuis le début de l'expérience. En ordonnées, nombre de morts.

2. L'effet des extraits

C'est en testant les effets des extraits d'abeille que j'ai essayé les plus grandes déconvenues. Toute une série de solvants : alcool bouillant, eau bouillante, alcool avec éther en proportions égales, à froid ; benzène bouillant, acétone à froid ou à chaud donnent des résultats comparables : les cadavres

épuisés n'ont plus d'effet statistiquement significatif sur la survie ; mais les extraits, rajoutés aux cadavres épuisés ou déposés sur des bandes de papier sont très souvent toxiques ou sans effets mesurables.

J'ai alors pensé à une difficulté que rencontrent tous les auteurs qui étudient les constituants de l'épicuticule chez les insectes : il est extrêmement difficile, pour ne pas dire impossible dans beaucoup de cas, d'extraire les substances épicuticulaires sans entraîner en même temps d'autres composés de l'intérieur du corps. D'autre part il existe dans la panse rectale des abeilles une masse d'excréments très toxiques pour les abeilles isolées : je m'en suis assuré en essayant des extraits de rectum déposés sur des bandes de papier. Le seul moyen d'éliminer ce facteur est de pratiquer des extractions sur des abeilles sans abdomen : c'est pourquoi j'ai essayé l'effet de cadavres d'abeilles entiers non extraits sur la mortalité des isolés (v. plus haut). Mais les résultats sont bien loin d'aller dans le sens que j'espérais (tableau 1).

EXTRAITS DE TÊTE + THORAX

Date	Mode d'extraction	Mortalité en + ou en - par rapport aux témoins
19 juin	alcool chaud	- 7
8 juillet	fraction alcool eau de l'extrait	+ 6
	fraction éther (1)	+ 11
11 juillet	fraction alcool eau	+ 10
	fraction éther (1)	+ 9
17 juillet	fraction alcool eau	- 3
	fraction éther (1)	+ 4
25 juillet	fraction alcool eau	- 7
	fraction éther (1)	- 7
29 juillet	fraction alcool eau	0
	fraction éther (1)	+ 13
4 août	alcool eau	- 2
	fraction éther (1)	+ 4
9 août	alcool chaud total	+ 2
	fraction alcool eau	- 1
	fraction éther (1)	+ 6
13 août	extr. alcool 200 abeilles	+ 3
	100 abeilles	+ 11
18 août	extr. alcool 200 abeilles	+ 13
	200 abeilles	+ 8
	200 abeilles	+ 15
	100 abeilles	+ 3
	100 abeilles	+ 9
	100 abeilles	0
	100 abeilles	- 3
	50 abeilles	+ 5
25 abeilles	+ 6	

(1) Dans tous les cas l'extrait à partir duquel se fait le partage est préparé à nouveau.

Les extraits alcooliques à chaud ont été séparés par la méthode de partage parce que je supposais qu'un produit toxique était peut-être mélangé à un produit favorable ; on voit que je n'ai pas réussi à les séparer. Les autres solvants sus-mentionnés ont donné une toxicité tout aussi grande que celle de l'alcool à chaud. J'ai alors pensé qu'il s'agissait peut-être d'une dose trop forte les extraits étant préparés à partir de 200 têtes-thorax à chaque fois soit *cinq cadavres par abeille isolée*. J'ai donc diminué la dose à 100 abeilles pour 40 isolées soit 2,5 cadavres par sujet, puis à 50 et 25 abeilles. Mais l'extrait beaucoup moins concentré préparé avec 50 et 25 abeilles ne semble pas nettement moins toxique que préparé avec 200 abeilles ; en tout cas on ne voit aucun renversement des résultats dans le sens favorable à la survie.

Conclusions

Ces résultats sont déconcertants car jusqu'à présent la toxicité d'extraits d'insectes vis-à-vis de l'insecte de la même espèce n'est connue que s'il y a sécrétion d'un poison : par exemple on sait bien que l'acide formique est toxique pour les fourmis rousses et l'iridomyrmécine pour *Iridomyrmex*. Même si le venin d'abeille déposé sur une feuille de papier mais non introduit dans le corps des sujets, je le rappelle, était toxique pour l'abeille, cela n'expliquerait pas la toxicité des extraits de tête + thorax sans abdomen. On pourrait admettre que l'extraction par les solvants organiques détruit un composé qui à l'état naturel n'est pas toxique, ce qui serait le cas s'il s'agissait par exemple d'un cénopse lipido-protidique.

Les expériences se poursuivent dans le sens de la caractérisation du principe toxique.

Bibliographie

- ARNOLD, G., 1976. Contribution à l'étude du déterminisme de l'effet de groupe chez *Apis mellifica*. Thèse 3^e cycle, Paris.
- CHAUVIN, R., 1952. Sur le déterminisme de l'effet de groupe chez les abeilles. *Physiol. Comp. Oecol.*, 1 : 1-7.
- CHAUVIN, R., 1970. Effet protecteur du groupement au cours du jeûne chez l'abeille. *C.R. Acad. Sc.* 276 : 1479-1481.
- CHAUVIN, R., 1972. Sur le mécanisme de l'effet de groupe chez les abeilles. *Physiol. Comp. Oecol.*, 1 : 1-7.
- CHAUVIN, R., 1974. L'agressivité et non l'harmonie entre congénères est-elle une caractéristique des abeilles mellifiques ? *C.R. Acad. Sc.* 277 : 2253-2255.
- PAIN, J., 1961. Sur la phéromone des reines d'abeille et ses effets physiologiques. Thèse d'Etat, Paris.
- ROTH, M., 1965. La production de chaleur chez *Apis mellifica*. Thèse Univ. Paris.
- SITBON, G., 1971. Corpora allata, neurosécrétion et effet de groupe chez l'abeille d'hiver. *Ins. Soc.*, 18 : 161-172.

Mobilité des fondatrices de *Polistes gallicus*

PAR

Michel PRATTE

Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie, C.N.R.S. — I.N.P. 6, F-13274 Marseille

Summary

During the period from foundation to first emergence (= pre-emergence period), study of polygyny attainment in *Polistes gallicus* shows much nest to nest movement of foundress. It is determined that a) a foundress attends an average of 2,9 nests during this period, b) 37% of stays at nests are very short (1 day only) but the mean of stay duration increases during the three months of observation, c) nest-to-nest movement decreases when nest and brood are growing, and populations attain stability.

Increase of nest population during the pre-emergence period seems to be a complex process : movements of population exist during the whole period but stay duration at nest increases, what increases the number of females on the nest at the same time.

Introduction

Dans le genre *Polistes*, répandu dans le monde entier, l'éventail des possibilités est large entre les espèces à sociétés obligatoirement monogynes et les espèces obligatoirement polygynes. Par exemple, au Japon, tous les *Polistes* sont des sociétés monogynes (YOSHIKAWA, 1963). Une seule exception a été trouvée par YAMANE (1969) : chez *Polistes snelleni*, sur 100 colonies étudiées, une seule était dygyne mais fut abandonnée très tôt par les deux guêpes. Parmi les nombreuses espèces d'Amérique du Nord, *P. exclamans* est le plus souvent monogyne. Pourtant HERMAN et col. (1975) montrent que, d'une part, le taux d'échec le plus élevé se rencontre parmi les fondations monogynes et que, d'autre part, la fondation en polygynie semble augmenter la productivité de la colonie. Chez *Polistes fuscatus*, très répandu aux Etats-Unis, les nids sont d'ordinaire commencés par une femelle seule, d'autres fondatrices la rejoignant par la suite. Chez *P. canadensis*, au Brésil, la colonie est fondée par une guêpe, normalement rejointe par d'autres. Le nombre de fondatrices présentes au nid varie d'un jour à l'autre mais, en général, s'accroît jusqu'aux premières éclosions de larves (en moyenne 9 femelles par nid à ce stade de développement (JEANNE, 1978). Les fondatrices qui restent seules abandonnent le nid et le couvain environ deux semaines après la fondation. Pour la même espèce, étudiée en Colombie,

WEST-EBERHARD (1969) indique une moyenne de 4,9 fondatrices par nid lors de l'émergence de la descendance.

Chez *Polistes gallicus* L., la fondation du nid est souvent polygyne, caractère qui varie avec la latitude, peut-être simplement selon la densité de population (RICHARDS, 1955).

La polygynie a une fonction régulatrice bien marquée : elle présente un avantage adaptatif pour la colonie :

- l'introduction sur un nid d'une femelle auxiliaire augmente la capacité de récolte de proies sans augmenter le nombre de larves à nourrir puisque les œufs de l'auxiliaire sont détruits par la dominante,
- la reine, se spécialisant dans la ponte, reste au nid et voit ainsi diminuer le risque de prédation à son égard.

Mais en cas de disparition de la femelle dominante, une auxiliaire peut prendre sa place et son rôle, évitant ainsi le déclin de la colonie.

On a voulu étudier l'établissement de cette polygynie, si importante pour l'espèce, et son degré de stabilité dans la phase de fondation et de développement du guêpier, avant l'émergence des premières ouvrières (phase de pré-émergence).

Méthodes

L'expérience s'est déroulée, à Marseille, dans un enclos grillagé d'un volume d'environ 41 m³ contenant des abris divers pour favoriser les fondations (figure 1). Chaque matin, avant que les guêpes ne quittent le nid, on

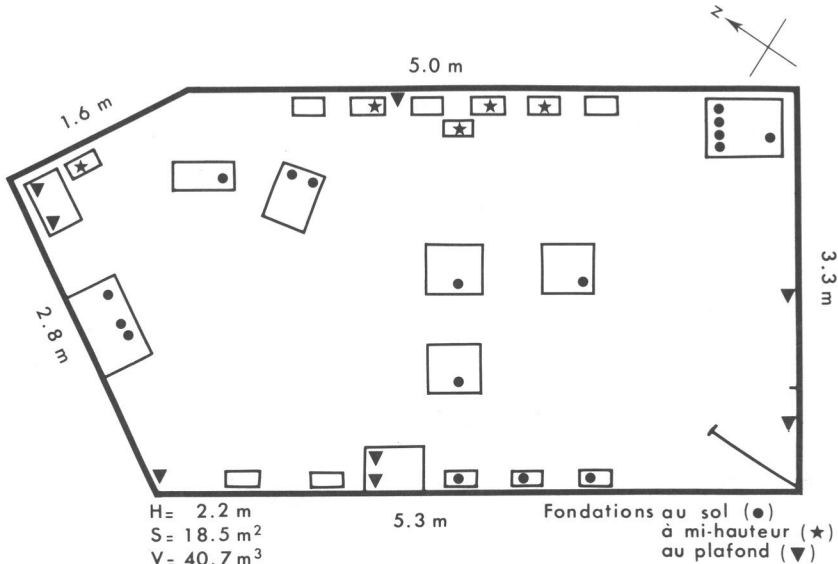


Fig. 1 — Plan général de l'enclos. Les rectangles en trait noir sont des abris (caisses, boîtes...). les fondations sont indiquées par les symboles (● ★ ▼) selon leur hauteur au dessus du sol.

repère les nouvelles fondations, et on note toutes les guêpes présentes sur les différents nids. De façon moins régulière, des observations faites au cours de la journée révèlent les types d'activités des différents animaux.

Le 9 avril, on a lâché 120 guêpes marquées individuellement toutes fondatrices potentielles (c'est-à-dire des femelles sortant de diapause). Au cours des trois mois d'observation (à partir du 23 avril), environ 90 guêpes ont été revues, dont 76 ont fréquenté des nids. 30 fondations ont été enregistrées ; la plupart ont eu lieu durant le mois de mai.

Deux points sont à préciser :

- les interventions expérimentales : une dizaine de nids ont été définitivement enlevés, à divers stades de leur croissance mais toujours avant l'émergence de la descendance ;
- les données : dans le présent travail, on a utilisé exclusivement le repérage des guêpes au nid le matin. En élevage, on peut observer que la fondatrice passe la nuit sur son nid, même à l'état d'ébauche. Sur des nids plus développés, la plupart des femelles viennent la nuit sur le nid. Les paramètres étudiés sont donc :
 - la présence au nid (les guêpes ayant passé la nuit au nid),
 - la durée de cette présence (le nombre de nuits consécutives passées au nid, quelle que soit l'activité de la femelle durant le jour).

Résultats

Comportement des guêpes

Un premier résultat global est donné par la figure 2 qui montre que, pour les trois mois d'observation, la moyenne du nombre de nids visités (ou fréquentés) par l'une des 76 guêpes actives est de 2,92 nids. Il faut noter que parmi les 18 femelles vues sur un seul nid, 10 n'ont été présentes qu'une seule fois sur ce nid, et n'ont plus été revues dans aucune colonie. Il faut tenir compte des interventions expérimentales : sur 145 passages d'un nid à l'autre, 54 ont été consécutifs à une intervention, soit 37 % de changements provoqués expérimentalement. Ceci dit, une fondatrice peut fréquenter (ou visiter) en moyenne 3 nids dans la période étudiée, quel que soit le motif de son départ du précédent guêpier.

Dans ce qui suit, on ne prend en compte que les départs non provoqués par une intervention sur le nid. La figure 3 montre, après cette correction, que pour l'ensemble des nids et sur toute la période d'observations, 37 % des guêpes quittent le nid après un jour, alors que 38 % le quittent après 2 à 12 jours de présence. On note de plus un certain flux continu de départs : à 12 jours, il ne reste sur le nid qu'un quart du lot initial de guêpes.

La figure 4 montre l'évolution de la durée moyenne de la présence au nid au cours de la phase d'observation, divisée en cinq périodes de 15 jours. Cette durée augmente, que l'on considère le nombre de présences consécutives sur un même nid, ou la présence globale quel que soit le nid.

Occupation des nids

On peut donc se demander si la mobilité des guêpes varie avec l'état du nid. On a distingué, dans l'évolution du nid, 3 phases correspondant à 3 périodes de développement :

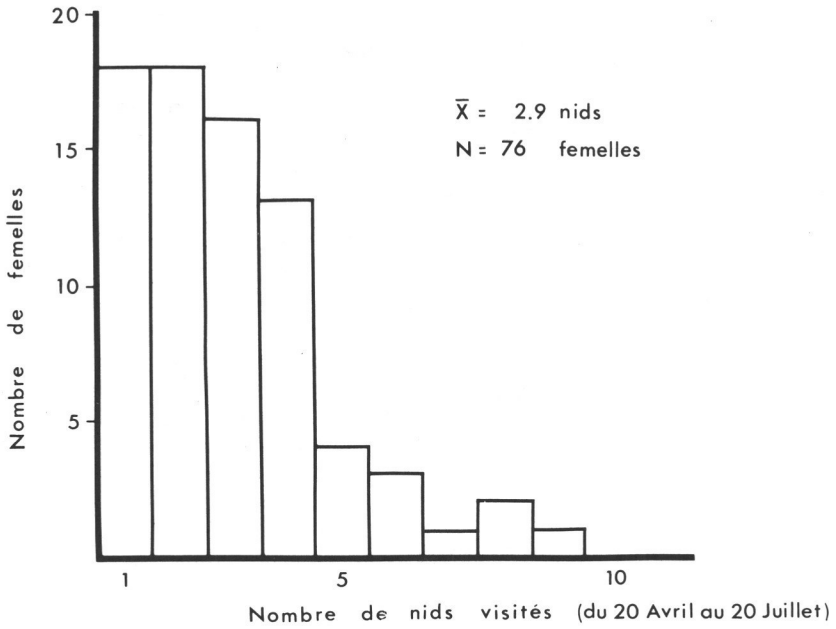


Fig. 2 — Nombre de nids visités (ou fréquentés) durant les trois mois d'observation. La hauteur des colonnes indique le nombre de guêpes pour chaque cas.

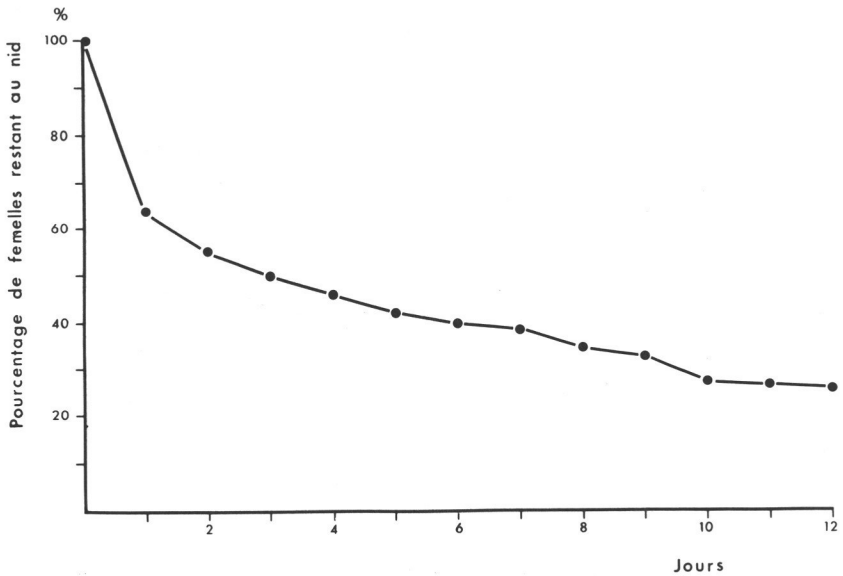


Fig. 3 — Proportion (en %) de femelles encore présentes sur le nid en fonction du temps écoulé (en jours). Le calcul concerne l'ensemble des nids observés.

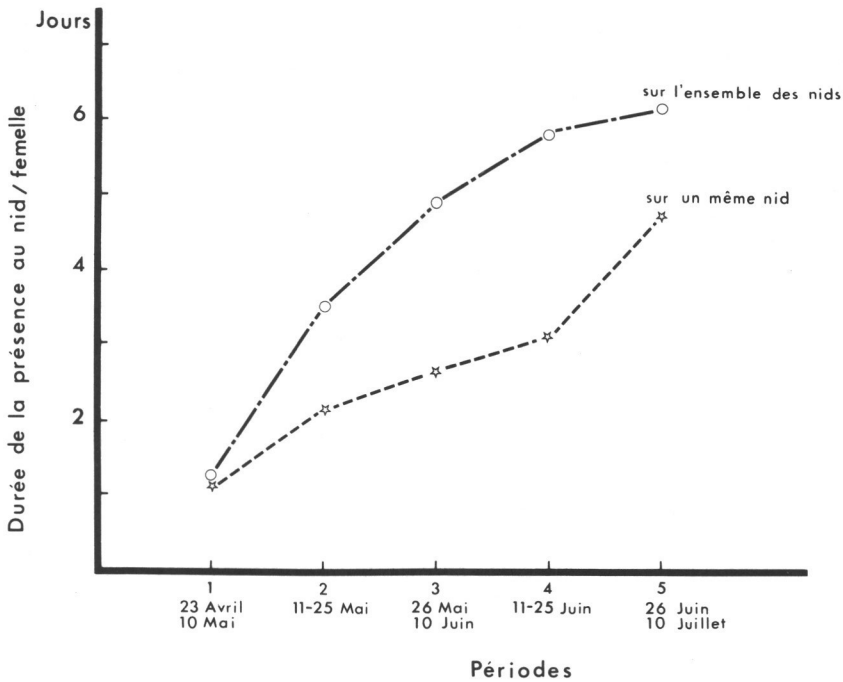


Fig. 4 — Nombre moyen de nuits au nid (durée), par période de 15 jours — sur un nid quelconque — sur le même nid.

- phase A : nid de moins de 10 cellules contenant des œufs,
- phase B : nid de 10 à 20 cellules avec des œufs et des petites larves.
- phase C : nid de plus de 20 cellules avec des œufs, des grosses larves et pouvant avoir des cellules operculées.

La figure 5 donne l'évolution de la durée du séjour au nid suivant la phase de développement. Durant la phase C, on a une plus grande persistance de la présence au nid (max. à 6 jours). Des nids sont détruits expérimentalement ou abandonnés par les guêpes ce qui explique les différences entre les nombres de cas disponibles pour chaque phase. Mais le point significatif est le grand nombre de femelles présentes très peu de jours au cours de la phase A. Il n'y a pas, durant cette phase, stabilisation du milieu social.

L'évolution de la population des nids est montrée par la figure 6 :

- le nombre de guêpes présentes la nuit sur le nid croît en même temps que le nid (courbe a),
- un certain flux de guêpes nouvelles (c'est-à-dire apparaissant pour la première fois sur le nid concerné) subsiste (courbe b). Mais la population de toutes les guêpes fréquentant un nid au cours d'une période reste à peu près constante :
 - phase A : 5,1 femelles différentes par nid,
 - phase B : 5,6 femelles différentes par nid,
 - phase C : 6 femelles différentes par nid.

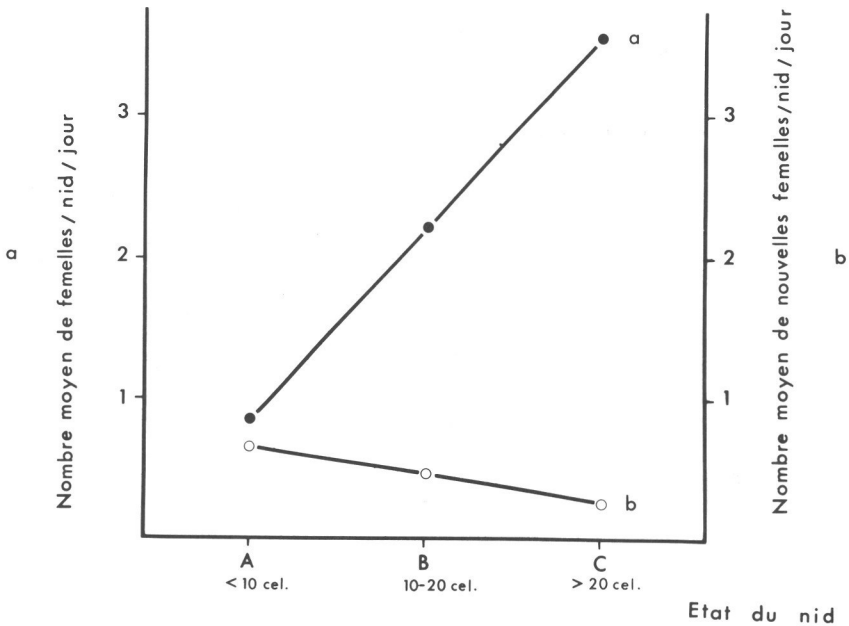
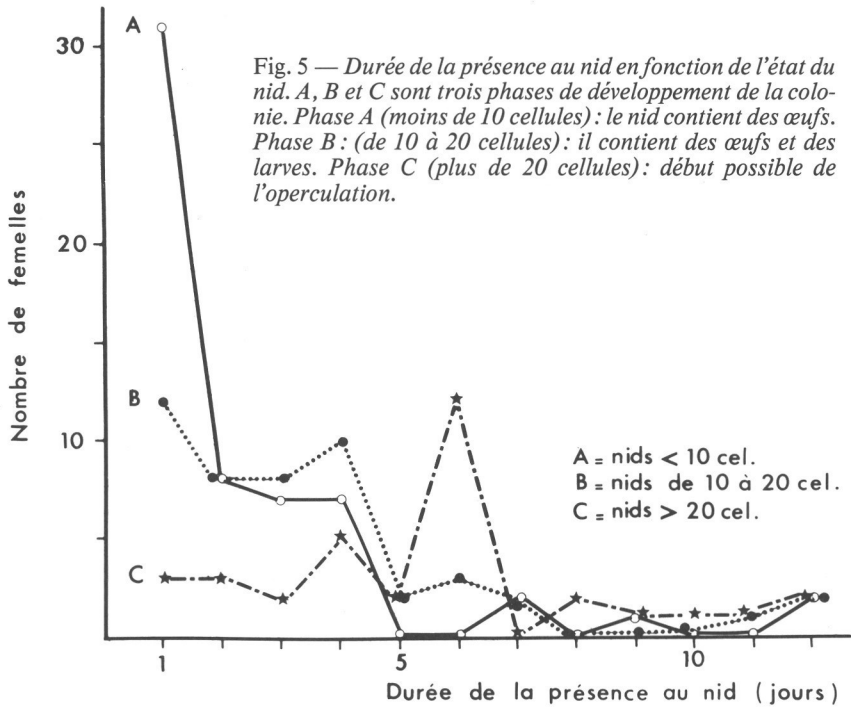


Fig. 6 — Evolution du nombre moyen de guêpes présentes en même temps sur le nid en fonction de l'état de celui-ci. a : ensemble des femelles ; b : femelles nouvelles, apparaissant pour la première fois sur ce nid.

On peut donc penser qu'un nombre à peu près constant de guêpes a visité le nid durant les diverses phases, nombre qui résulte à la fois d'un flux régulier de nouvelles femelles et d'un départ aussi régulier de guêpes, anciennes ou nouvelles. L'augmentation du nombre de fondatrices présentes en même temps sur le nid proviendrait de la persistance accrue de la présence au nid.

Conclusions

WEST-EBERHARD (1969) a étudié principalement deux espèces de Polistes. Chez *P. fuscatus*, en Amérique du Nord (42° de latitude nord), les fondations ont lieu au début du mois de mai. L'observation, au cours des mois de mai et juin, de femelles marquées montre que 26 % des fondatrices restent sur un seul et même nid durant une période prolongée, alors que 24 % fréquentent deux nids ou plus, avec des périodes plus ou moins longues. Sur 10 fondatrices « originales », 7 deviennent reines sur leur propre nid, 2 rejoignent un autre nid et deviennent auxiliaires et une fréquente alternativement son nid et un autre.

Chez *P. canadensis*, étudiée en Colombie (4° de latitude nord), il n'y a pas ou peu de synchronisme entre les fondations et le déclin des colonies précédentes. Des recensements, faits sur une grande population, en décembre, février et avril, révèlent la coexistence de colonies à tous les stades de développement. Au début de la période de « pré-émergence », la caractéristique des colonies très jeunes est l'existence de groupes de femelles inactives près des nids. Sur ces nids, la taille et la composition des associations de fondatrices changent d'un jour à l'autre. Puis les femelles inactives s'incorporent progressivement aux populations des nids qui se développent. A la fin de la période de pré-émergence, la taille et la composition des populations ne varient plus. Les associations ont acquis une grande cohérence qui peut se maintenir même après la destruction accidentelle du guêpier.

Ces données vont dans le sens des faits obtenus avec *Polistes gallicus*.

Durant toute la phase de pré-émergence, étudiée ici, il existe un certain taux de passages rapides sur les nids (sans que les départs après un séjour bref puissent être directement imputés à une intervention majeure sur le nid).

Quand le nid se développe, il y a toujours des séjours brefs, mais certaines guêpes augmentent la durée de leur séjour (ce qui tend à augmenter le nombre de femelles présentes en même temps sur le nid).

La circulation est donc intense sur les petits nids, puis la population tend à se stabiliser, en relation avec le développement du guêpier.

Deux points sont à préciser :

- dans cette situation expérimentale, la densité de population est élevée mais de telles conditions de densité se retrouvent couramment dans le sud de la France ;
- une précédente étude en laboratoire avait montré les grandes capacités des guêpes à fonder un nouveau nid au même endroit si le précédent était enlevé. L'expérience décrite ici avait pour but de vérifier ces résultats en milieu subnaturel, d'où les destructions de nids opérées. Il s'avère que dans de telles conditions, les guêpes ne reconstruisent pas le nid enlevé, mais dans la plupart des cas rejoignent rapidement une colonie pré-

existante dans laquelle leur séjour sera plus ou moins prolongé. Mais on a montré que ce brassage intense se fait aussi sans qu'il y ait destruction du nid.

En résumé, la population observée sur un nid tend à croître mais ce phénomène ne correspond pas à un simple rassemblement progressif et stable d'auxiliaires autour de la guêpe fondatrice du nid. Il semble plutôt qu'il traduise la dynamique d'un processus complexe : durant toute cette période, la majorité des fondatrices passent d'un nid à l'autre, mais la durée de leur séjour augmente progressivement en relation avec la croissance des nids. Ce processus a un caractère régulateur, en particulier si un emplacement s'avère défavorable au développement d'une colonie, il sera abandonné et sa population, dispersée ou non, contribuera au développement d'autres nids.

Bibliographie

- JEANNE, R.L., 1979. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4 : 293-310.
- HERMAN, R., BARRON, R., DALTON, L., 1975. Spring behavior of *Polistes exclamans* (Hymenoptera : Vespidae : Polistinae). *Ent. News*, 86 : 173-178.
- RICHARDS, O.W., 1955. Les Insectes sociaux. Stock, Paris, 230 p.
- WEST-EBERHARD, M.J., 1969. The social biology of Polistine wasps. Miscellaneous publications, Museum of Ecology, Univ. Michigan, 140, 101 p.
- YAMANE, S., 1969. Preliminary observations on the life history of two Polistine wasps, *Polistes snelleni* and *Polistes biglumis* in Sapporo, Northern Japan. *J. Fac. Sc. Hokkaido Univ. series VI, Zool.*, 17 (3), 18 : 105.
- YOSHIKAWA, K., 1963. Introductory studies on the life economy of Polistine wasps : II. Superindividual stage : 3. Dominance order and territory. *J. Biol. Osaka, Univ* 14 : 55-61.

**Some aspects of the behaviour of the queen and workers
in colonies of *Melipona favosa* (F.) (Hym., Apidae):
Individual behaviour of workers involved in brood
cell construction and provisioning**

BY

Marinus SOMMEIJER

Laboratory of Comparative Physiology, State University of Utrecht
Jan van Galenstraat 40, 3572 LA Utrecht, the Netherlands

Résumé

*Quelques aspects du comportement de la reine et des ouvrières dans la colonie de *Melipona favosa* (F.) (Hym., Apidae): comportement individuel des ouvrières impliquées dans la construction et le remplissage des cellules à couvain.*

On a étudié le comportement des ouvrières qui étaient impliquées dans la construction des cellules à couvain et la procédure de l'oviposition. Seule un nombre limité d'ouvrières est impliqué dans la construction d'une cellule à couvain, en moyenne 17 ouvrières.

Le nombre d'ouvrières qui est impliqué dans l'approvisionnement de cellules est encore plus bas. Les insertions corporelles avec contraction de l'abdomen (en moyenne 11) sont exécutées par 6 ouvrières en moyenne. Les ouvrières qui se « déchargent » sont aussi les plus actives comme abeilles constructrices. Pendant l'approvisionnement d'une cellule il y a, dans la série d'ouvrières, quelques ouvrières qui reviennent plusieurs fois et montrent des contractions subséquentes. Après avoir déchargé, ces abeilles s'éloignent le plus souvent vite de la cellule.

Nous avons étudié dans les environs de la cellule les échanges trophallactiques des ouvrières pendant la procédure d'approvisionnement. Il parut qu'entre les déchargements subséquents les ouvrières mendient de temps en temps de la nourriture chez d'autres ouvrières et ceci étant récompensé très souvent.

Nous nous demandons si on pourra appeler l'éloignement assez rapide de la cellule, comme on a parmi les abeilles les plus actives de *M. favosa* le « *post discharge escape* » (SAKAGAMI et al., 1977). Peut-être nous pourrions comprendre ce comportement en supposant que les ouvrières en question sont motivées à apporter assez vite plus de nourriture dans la cellule. Le grand engagement avec la cellule de ce groupe limité d'ouvrières, étant évident de leur participation à la construction et l'approvisionnement, montre une grande similarité avec la biologie des abeilles solitaires.

Introduction

The distribution of the stingless bees (*Meliponini*) is restricted to the tropical regions of the world (MICHENER, 1974). The behaviour of these social bees inside the nest is studied by several authors. Since 1963 SAKAGAMI has published in collaboration with ZUCCHI and others a series of articles on the oviposition behaviour of a number of species.

Stingless bee colonies are perennial and may contain a large number of individuals. The queen is obviously specialized for egg laying. In many species, however, workers are able to oviposit in the presence of the queen (SAKAGAMI et al., 1973). Worker eggs laid under queenright conditions often represent a nutritional source for the queen («*trophic eggs*»). BEIG (1972) demonstrated that in *Scaptotrigona postica* most of the males are produced through the production of worker eggs. In most species the queen feeds herself mainly on the larval food that has been discharged into the brood cell by the workers.

The characteristic mass provisioning of all stingless bees implies that the brood cells shortly after being constructed are filled with a liquid larval food. This cell provisioning and the successive oviposition by the queen generally takes place within only a few minutes or less. It is characteristic that the provisioning, the oviposition and operculation are performed in one uninterrupted behavioural sequence. This is called the «*Provisioning and Oviposition Process (P.O.P.)*» (SAKAGAMI et al., 1965). The general activity of queen and participating workers during a *P.O.P.* is distinctly higher than between oviposition bouts.

While the brood cells in certain species are built one by one and provisioned as soon as they are ready, other species do construct a certain number of cells synchronously and provision and oviposit in them in a batch.

In the course of a *P.O.P.* frequent interactions can be observed between queen and workers. However, it appears that in several species this *P.O.P.* can take place in absence of the queen. Workers which oviposit under these circumstances are found to be important in preceding phases of the concerning *P.O.P.* also (SAKAGAMI & ZUCCHI, 1974; VELTHUIS, 1976; SOMMEIJER & VELTHUIS, 1977).

Our finding that under queenless conditions the laying workers play a prevailing role in the first phases of the *P.O.P.* (e.g. in the discharge phase) gave rise to the question whether such individual differences among workers participating in a *P.O.P.* also occur under queenright conditions. This contribution gives a first answer to that question.

Method

Colonies of *M. favosa* were kept under controlled conditions in our laboratory. The colonies originated from Surinam. They were housed in observation hives as described by SAKAGAMI (1966). All workers were marked individually. In addition to observations on laboratory colonies we have also studied the worker behaviour in colonies under natural conditions in Trinidad (West-Indies).

Results

In *Melipona favosa* only a restricted number of workers is involved in the construction of a single cell. In a series of observations on two colonies (300-400 individuals) there were on the average only 17 bees involved in the construction of each cell. An average of 11 body insertions with abdominal contraction was carried out by an average of 6 workers. We found that these «discharging» bees had been active also in the construction of the same cell. In fact they constituted the group of the most active builders. In the sequence of workers engaged in the provisioning of one cell some individuals return several times for subsequent contractions. This was most obvious in the first discharging bees. Generally, the workers leave the cell quickly after having discharged.

We obtained some indications supporting the hypothesis that the subsequent body insertions with abdominal contraction of the same individual really represent subsequent discharges. Firstly, we observed that these bees only gradually lost the swollen appearance of the abdomen. Some bees have after returning at the cell for another discharge a swollen abdomen again. In relation to this it appeared that workers who performed subsequent discharges were soliciting food from other workers in between their own subsequent discharges. This food soliciting behaviour was often rewarded.

Discussion

The quick disappearance of a worker from the cell just after having discharged was observed by SAKAGAMI and collaborators in several other species. This behaviour has been described in these species as the «*post discharge escape*» (SAKAGAMI et al., 1977). They propose to consider the behaviour of the discharging bee as being governed by three behavioural systems («*drives*»): «*attack on the queen*», «*flee away the queen*» and «*food discharge*», resp. Before the discharge, the first and third «*drive*» should determine the shape of the «*escape reaction*».

In our colonies of *M. favosa*, with individually marked workers, we have noted that this escape reaction is intensely performed by those workers who are greatly involved in the construction and provisioning process of that cell. We also observed that these workers execute subsequent food discharges. Furthermore, we observed the successful soliciting of food from other workers during the provisioning phase by these workers. These observations seem to be in contrast to the hypothesis of SAKAGAMI et al. (1977). Instead of being an escape reaction this behaviour in *M. favosa* may be related to a motivation of the respective workers to bring quickly more food into the cell. The great involvement of a limited number of workers bees with the construction as well as the provisioning of the same cell draws our attention to resemblances with the biology of solitary bees.

Acknowledgments

Special thanks are due to Dr. F.D. Bennett, Director, Commonwealth Institute of Biological Control, Trinidad, for his cooperation and hospitality. The observations in Trinidad

were possible through support by the Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research (WOTRO).

We are grateful to Mr. K. van Deursen for his kind assistance in the collection of these colonies from Surinam.

Bibliography

- BEIG, D., 1972. The production of males in queenright colonies of *Trigona (Scaptotrigona) postica*. *J. Apicult. Res.* 11 :33-39.
- MICHENER, C. D., 1974. The social behavior of the bees. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 404 pp.
- SAKAGAMI, S. F., 1966. Techniques for the observation of behavior and social organization of stingless bees by using a special hive. *Pap. Avuls. Depto. Zool. Secret. Agric. São Paulo* 19 :151-162.
- SAKAGAMI, S. F., BEIG, D. and AKAHIRA, Y., 1963. Occurrence of ovary developed workers in queenright colonies of stingless bees. *Rev. Bras. Biol.* 23 : 115-129.
- SAKAGAMI, S. F., MONTENEGRO, M.J., and KERR, W. E., 1965. Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process, V *Melipona quadri-fasciata anthidioides* Lapeletier. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 15 :578-607.
- SAKAGAMI, S.F. and ZUCCHI, R., 1974. Oviposition behavior of two dwarf stingless bees, *Hypotrigona (Leurotrigona) muelleri* and *H. (Trigonisca) duckei*, with notes on the temporal articulation of oviposition process in stingless bees. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 19 :361-421.
- SAKAGAMI, S.F., ZUCCHI, R. and DE PORTUGAL ARAUJO, V., 1977. Oviposition behavior of an aberrant African stingless bee, *Meliponula bocandei*, with notes on the mechanism and evolution of oviposition in stingless bees. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 20 :647-690.
- SOMMEIJER, M.J. and VELTHUIS, H.H.W., 1977. Worker oviposition in orphan colonies of *Melipona favosa* (F.). *Proc. VIIIth Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 315-316.
- VELTHUIS, H.H.W., 1976. Egg laying, aggression and dominance in bees. *Proc. XVth Int. Congr. Entomol.*, Washington, 436-449.

**La récolte en strate herbacée
de *Macrotermes aff. subhyalinus*
(Isoptera : Macrotermitinae)
dans un écosystème semi-aride
(Kajiado-Kenya)**

PAR

Michel G. LEPAGE

Laboratoire de Zoologie, E.N.S., 46 rue d'Ulm, F-75230, Paris Cedex 05

Summary

We studied the foraging and food consumption of the fungus-growing termite, *Macrotermes n. subhyalinus* in a semi-arid pasture, near Kajiado (Kenya).

During the course of three years, rainfall differed deeply, inducing a large seasonal variation of grass biomass (minimum : 0.6/0.8 tons/ha in november 1976, maximum : more than 7 t. in may 1978).

The daily measure of the foraging activity was based on the number of foraging holes open. The seasonal pattern of the activity showed three peaks per year, and was related partly to temperature (positive relationship) and to rainfall (negative relationship). But the internal economy of the colony (sexual brood production) played a key-role : only one yearly peak was seen on four months moving average, parallel to food availability within the nest.

Macrotermes food offtake varied between 850 and 1200 Kg/ha in 1976 and from 1250 to 1600 Kg in 1977. Quantities were therefore 25 to 30 % below in the former year, as food availability was poor. Comparison with large mammals is outlined : though their offtakes were similar, their peaks of activities were quite different, rainy seasons for mammals, dry seasons for termites.

The comparison between lean and good years enlightened the way how *Macrotermes* could become a pest in this semi-arid ecosystem.

Introduction

Ce travail, effectué entre 1975 et 1978 au Kenya, expose les principales caractéristiques de la récolte en strate herbacée des populations du termite champignoniste et constructeur de termitières épigées, *Macrotermes aff. subhyalinus*.

Le but de ces recherches était de mesurer l'impact des populations récoltantes et leur compétition éventuelle avec les mammifères herbivores (domestiques et sauvages), afin de permettre aux zootechniciens une meilleure gestion future des pâturages.

Présentation de la zone d'étude

Les recherches sont entreprises à 80 km au sud de la capitale, Nairobi, dans une savane arborée semi-aride, dont la strate herbacée est composée essentiellement de graminées pérennes. Cette zone est utilisée pour le pâturage du bétail Masai.

Les expériences sont implantées à l'intérieur ou à proximité d'une surface de 1 ha qui a été protégée des grands mammifères et qui est située sur le trajet que les animaux empruntent journallement pour se rendre dans le lit de la rivière, où ils trouvent l'eau nécessaire durant la saison sèche, ainsi que les sels minéraux.

Le climat tropical présente une répartition bimodale des précipitations, en avril-mai et en novembre-décembre. Mais les variations interannuelles des pluies sont importantes. Les trois années étudiées couvrent en fait une année très déficitaire : 1976 (306 mm) et deux années aux pluies abondantes : 1977 (647 mm) et surtout 1978 (839 mm). Les histogrammes mensuels des pluies sont indiqués sur la figure 1.

La quantité d'herbe sur pied et la production de litière au sol sont suivies mensuellement. L'évolution de la végétation est calquée sur la répartition des pluies, ainsi que le montre la figure 1. Au cours de la sécheresse de 1976, l'herbe sur pied décroît pour atteindre un minimum pour l'écosystème de 0,6-0,8 t à la fin de l'année. Puis cette biomasse remonte à plus de 5 t en 1977 et à plus de 7 t/ha en 1978.

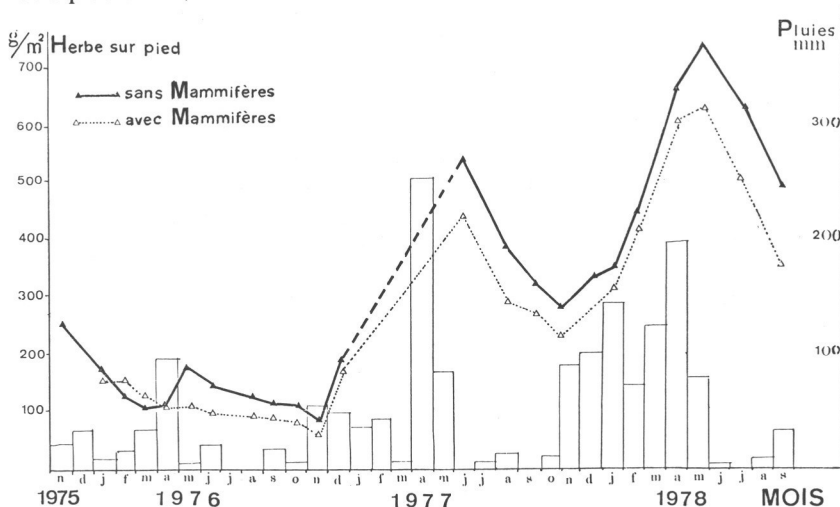


Fig. 1 — Variation de la biomasse herbacée (herbe sur pied) et de la pluviométrie (histogramme).

On note également une décroissance de la quantité de litière au sol au cours de l'année 1976 : plus de 1 t/ha en janvier, moins de 200 kg à la fin de novembre.

L'activité de récolte de *Macrotermes*

Le schéma de la figure 2 précise les modalités de la récolte en strate herbacée : les ouvriers utilisent des galeries rayonnant de la termitière. Ces galeries circulent près de la surface du sol et débouchent à l'extérieur par des sorties de récolte. Au cours du cycle de récolte, en grande partie nocturne, les ouvriers prélèvent des fragments végétaux qu'ils ramènent au nid.

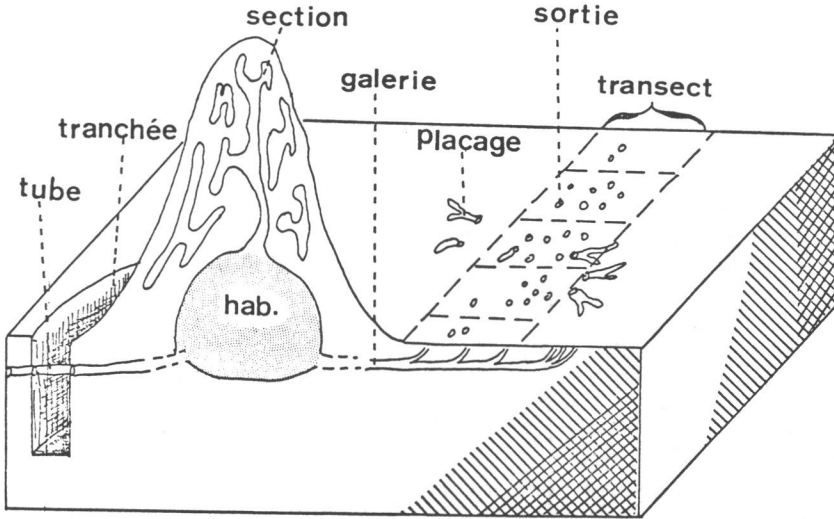


Fig. 2 — Dispositif expérimental utilisé (bloc diagramme d'une section sagittale d'une termitière et du système de galeries).

Le nombre de sorties de récolte utilisées lors d'un cycle de 24 heures permet de déterminer l'intensité de la récolte de nourriture (LEPAGE, 1977). Ce nombre est obtenu sur un transect de 200 m², où 2000 à 3000 sorties sont repérées et suivies quotidiennement.

La variation annuelle de la récolte est indiquée sur la figure 3 (moyennes mensuelles des sorties utilisées par m² et par cycle de 24 heures). Cette activité de récolte présente une périodicité de 4 mois, avec deux pics principaux, avant et après la grande saison des pluies, c'est-à-dire durant les deux saisons sèches.

La récolte est déterminée partiellement par les variables du climat, essentiellement les précipitations et les températures (LEPAGE, sous presse a). La perturbation de la récolte causée par des pluies abondantes (action principalement mécanique) est visible sur la figure 3 (diminution pendant les pluies en avril et baisse quasi continue entre octobre 1977 et mai 1978). La récolte est

également proportionnelle à la température maximale du jour précédant la récolte (LEPAGE, 1977 ; sous presse a).

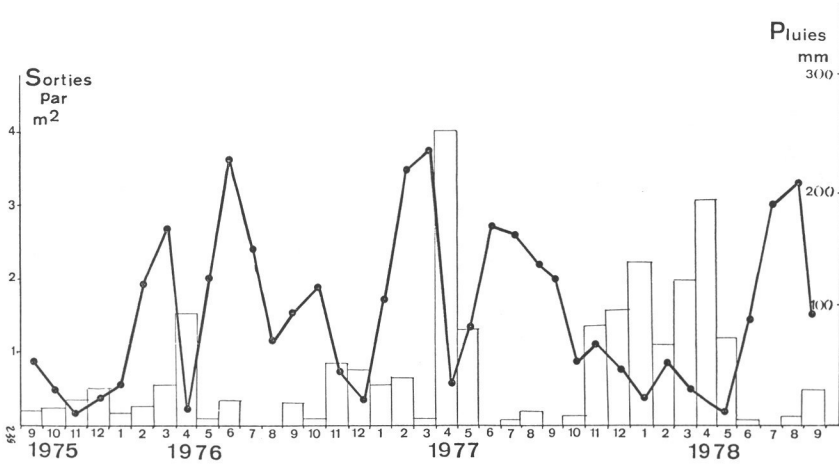


Fig. 3 — Variation saisonnière de l'activité de récolte (sorties utilisées/m²). Les pluies sont également représentées (histogramme).

Mais la récolte dépend également de l'activité interne de la colonie : par exemple, les jours d'essaimage correspondent à une faible activité de récolte. D'autre part, en utilisant une moyenne mobile de quatre mois (qui atténue les disparités occasionnelles de la récolte), il apparaît un seul maximum annuel, de juin à septembre (figure 4), qui coïncide avec la production des nymphes de sexués dans les nids.

Sur la même figure 4 est reportée la variation des réserves disponibles dans la colonie, d'après les résultats de J. DARLINGTON (rapport entre la quantité de meules à champignons et la biomasse des populations). Cette courbe montre un certain parallélisme avec la courbe de la récolte.

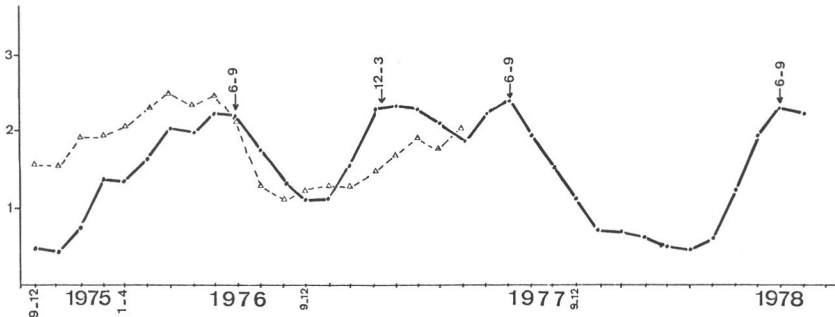


Fig. 4 — Variation de la récolte (sorties utilisées par m², courbe continue) et des réserves à l'intérieur du nid (rapport entre le poids de meules et la biomasse des populations, courbe en pointillé). Moyennes mobiles de 4 mois.

Cette variation concomitante de la récolte de nourriture et de la production du couvain reproducteur est, semble-t-il, un fait général chez les *Macrotermitinae* (BODOT, 1967; LEPAGE, 1974), car cette dernière production représente une proportion considérable (près de 50%) de la biomasse des neutres (LEPAGE, 1974; JOSENS, 1973), qui grève par conséquent le budget de la colonie. Le déroulement normal de ce cycle reproducteur n'est sans doute possible que grâce à l'homéostasie que réalisent les meules à champignons.

Prélèvement herbacé et comparaison avec les grands mammifères herbivores

La mesure de la consommation des populations de termites dans les conditions naturelles est toujours une opération délicate (LEPAGE sous presse b). C'est pourquoi plusieurs méthodes conjointes ont été utilisées afin de pouvoir les comparer entre elles.

Les résultats obtenus convergent et montrent un prélèvement mensuel de *Macrotermes* en strate herbacée de 70 à 135 kg/ha, ce qui correspond à un total annuel de 850 à 1200 kg en 1976 et de 1250 à 1600 kg en 1977 (LEPAGE, sous presse b).

On constate alors que les quantités prélevées par *Macrotermes* ont été de 25 à 30% inférieures en 1976, lorsque les conditions d'approvisionnement étaient défavorables. La récolte importante constatée au début de 1977 à partir des moyennes mobiles de la figure 4, pourrait alors s'interpréter par une reconstitution des réserves de nourriture lorsque les conditions redevenaient favorables.

L'un des objectifs de ce programme étant de comparer l'impact de *Macrotermes* en strate herbacée à celui des grands mammifères herbivores, l'abondance journalière de ces mammifères est déterminée sur une surface de 11 ha autour de la zone protégée de 1 ha. Ces mammifères appartiennent à la faune domestique (vaches, moutons et chèvres) et à la faune sauvage (impalas, gazelles de Grant et de Thompson, élans). Leur abondance relative est calculée en animal-unités (1 A.U. = 450 kg) (LEPAGE, sous presse b).

D'après les mesures effectuées et les résultats obtenus par les zootechniciens, la densité des mammifères peut être estimée à environ 150 kg/ha/jour, ce qui représente une forte densité pour la région et démontre le rôle important joué par le lieu d'implantation des mesures. Leur consommation journalière serait de 2,9 à 4,3 kg de matière sèche/ha, d'où une consommation annuelle du même ordre que celle calculée pour *Macrotermes* (1 à 1,5 t/ha/an).

Cependant, les impacts des termites et des mammifères n'interviennent pas au même moment sur l'écosystème, ainsi qu'il est mis en évidence sur la figure 5, qui correspond aux moyennes mensuelles sur trois années (1976-1978) de l'activité de récolte de *Macrotermes* (sorties utilisées par m²) et de l'abondance des mammifères (animal-unités). L'impact des mammifères est maximal durant les saisons des pluies, tandis que l'influence de *Macrotermes* s'accroît à mesure que l'écosystème rencontre des conditions difficiles (sécheresse): de janvier à mars et surtout de juin à octobre.

La nourriture prélevée diffère également dans les deux cas : constituée uniquement d'herbe sur pied pour les mammifères, elle est plus variée pour *Macrotermes*, avec un éventail pouvant aller de la litière au sol à l'herbe sur pied. A cet égard, la comparaison entre les années 1976 et 1977 permet des constatations intéressantes. Lors de conditions d'approvisionnement normales (1977), le termite récolte préférentiellement de la litière à terre (66 % de son régime en novembre 1977) (LEPAGE, sous presse b), mais lorsque cet approvisionnement devient difficile, le termite prélève une part toujours plus importante du matériel sur pied (74 % de son régime en novembre 1976). Il a également été montré en d'autres régions (SANDS, 1976) que, après épuisement de l'herbe sur pied, le terme ultime devient une consommation sur les racines, ce qui conduit à une dégradation durable de l'écosystème.

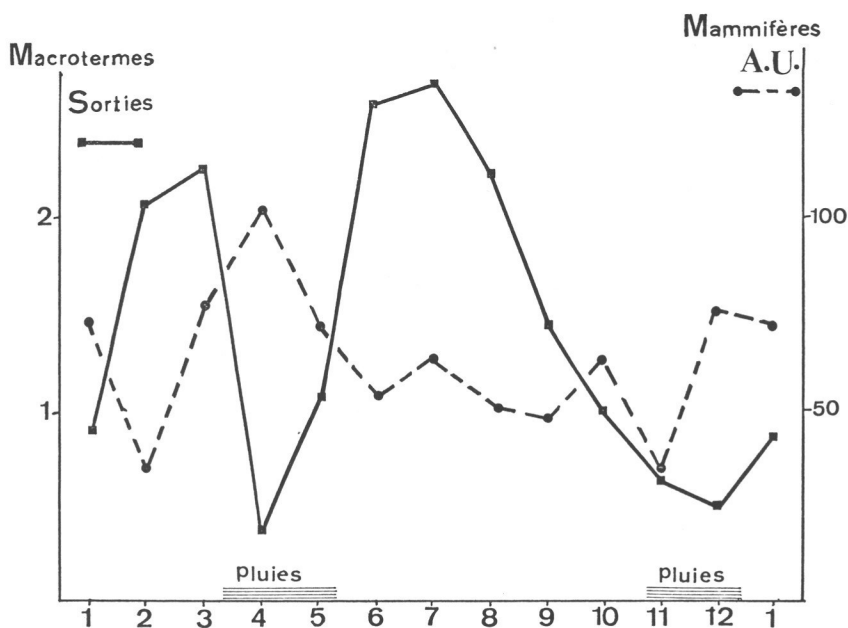


Fig. 5 — Moyennes mensuelles, sur 3 années, de la récolte de *Macrotermes* (sorties/m²) et de l'abondance relative des Mammifères (Animal-Unités).

Conclusions

Dans cet écosystème semi-aride, les termites de l'espèce *Macrotermes aff. subhyalinus* et les mammifères herbivores prélèvent des quantités de matériel végétal du même ordre de grandeur. *Macrotermes* seul prélève 20 à 30 % de la totalité de l'herbe disponible.

Le termite préfère la litière du sol lorsqu'il peut la récolter, compte tenu d'un équilibre entre le nombre des ouvriers en récolte, le chemin qu'ils doivent parcourir (LEPAGE, sous presse b), leur prédation (LEPAGE, sous presse c) et

l'abondance de la nourriture disponible. Si cet équilibre est rompu, par la sécheresse ou le surpâturage, *Macrotermes* consomme une part importante de l'herbe sur pied.

Mais nous remarquons que chaque année, une proportion non négligeable des graminées épigées est consommée car les besoins nutritifs de la colonie de *Macrotermes* atteignent leur point culminant durant la saison sèche.

En période de disette grave, les Macrotermitinae auxquels appartient *Macrotermes aff. subhyalinus* peuvent subsister quelque temps grâce à leurs réserves, alors que le bétail meurt ou émigre. L'action du termite peut alors conduire à une dénudation quasi complète de la surface du sol, ce qui laisse le champ libre à l'érosion et compromet presque définitivement l'équilibre de l'écosystème.

Bibliographie

- BODOT, P., 1967. Cycles saisonniers d'activité collective des termites des savanes de Basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14 : 359-388.
- JOSENS, G., 1973. Observations sur les bilans énergétiques dans deux populations de termites à Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, 103 : 169-176.
- LEPAGE, M., 1974. Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : peuplement, populations, rôle dans l'écosystème. Thèse Sciences, Dijon, 344 p.
- LEPAGE, M., 1977. Foraging and food consumption of *Macrotermes aff. subhyalinus*. *Proc. VIIIth Int. Congr. IUSSI*, Wageningen : 249-252.
- LEPAGE, M., sous presse a. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes aff. subhyalinus* (Isoptera : Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado - Kenya). 1. L'activité de récolte et son déterminisme. Soumis à *Ins. Soc.*
- LEPAGE, M., sous presse b. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes aff. subhyalinus* (Isoptera : Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado - Kenya). 2. La nourriture récoltée, comparaison avec les grands herbivores. Soumis à *Ins. Soc.*
- LEPAGE, M., sous presse c. Etude de la prédation de *Megaponera foetens* (F) sur les populations récoltantes de Macrotermitinae dans un écosystème semi-aride (Kajiado - Kenya). Soumis à *Ins. Soc.*
- SANDS, W.A., 1976. A visit to Ethiopia to examine termite problems in Wollega Province, 17 may to 26 may 1976. COPR Report, n° CVR/76/10 (distribution limitée), 11 p.

**Action de l'analogue de l'hormone juvénile :
Hydroprene ou ZR 512 sur le
développement des larves et des nymphes
de *Hodotermes mossambicus*¹
(Isoptera — Hodotermitidae)**

PAR

J.L.N. LUAMBA et M. LUESCHER

Universität Bern, Zoophysiologie Institut, Engehaldenstrasse 6, CH-3012 Bern

Summary

The juvenile hormone analogue, ethyl 3, 7, 11-trimethyl dodeca-2, 4-dienoate (Hydroprene) or ZR 512 applied in gaseous phase influences the development of Larvae and Nymphs in the Termite, *Hodotermes mossambicus*.

1. The large larvae and small larvae which moult into the stage of unpigmented worker under control conditions develop straight to the further advanced stage of pigmented worker when treated with low doses of hydro-prene.

2. At higher doses, the large larvae moult into male soldiers.

3. Some small larvae treated with a high dose produce small female soldiers which are never found in the control colonies and in the cultures.

4. In the control colonies, the nymphs stay nymphs after the moult but after treatment with hydro-prene, they differentiate into two intercastes, respectively, Nymph-Worker and Nymph-Soldier.

Résumé

L'analogue de l'hormone juvénile, éthyl 3, 7, 11-triméthyl dodeca-2, 4-dienoate (Hydroprene²) ou ZR 512 appliquée en phase gazeuse influence le développement des Larves et des Nymphes chez le Termite, *Hodotermes mossambicus*.

1. Les grandes et les petites larves qui dans les élevages témoins se développent en ouvriers non pigmentés, deviennent directement des ouvriers pigmentés après traitement avec des doses médiocres d'hydroprene.

2. Les grandes larves traitées avec des doses fortes se développent en soldats.

3. Quelques petites larves traitées avec une forte dose se développent en petits soldats femelles, que l'on ne rencontre jamais dans les colonies témoins et même pas dans les élevages.

4. Les nymphes qui dans les colonies témoins restent nymphes après la mue, se différencient sous l'influence du ZR 512, en deux intercastes, respectivement, Nymph-Ouvrier et Nymph-Soldat.

¹ Cette note résume une partie d'une thèse (en cours).

² Zoecon Corporation, Palo Alto, California.

Contrôle densitaire du déplacement des populations, en période de pullulation, chez un acridien migrateur, le criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* (Forskäl)

PAR

Raoul MICHEL

Laboratoire d'Ethologie, E.R.A. 489, F-35042 Rennes Cedex

Summary

The passage from periods of pullulation to periods of recession in the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* was simulated by varying the density of succeeding generations namely group rearing, rearing in isolation for between one and three generations, then group rearing again for several successive generations. Flight activity levels of isolated individuals were considerably lower than those of control, group reared individuals of comparable generation. Flight activity of the first to second or third generation of grouped individuals descendants of previously isolated generations rose and momentarily exceeded levels of control (permanently grouped) locusts. The increase in flight activity of generations raised in groups, descendant of generations previously raised in isolation was rapid. A subsequent diminution, tending towards levels for generations permanently raised in groups occurred much more slowly. Results are discussed in relation to factors likely to affect invasion and recession in the wild, and to the possible significance of the solitary for the gregarious phase.

Introduction

Les acridiens migrateurs, en particulier le criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*, connaissent des périodes de multiplication et des périodes de récession régionales ou générales (WALOFF, 1976).

De nombreux facteurs de causalité sont connus pour expliquer les pullulations et les récessions. Je les ai exposés voici quelques années à Tours. Cependant de nombreux cas de récessions restent inexpliqués, au moins partiellement (LEA, 1968 ; WALOFF, 1976).

Je me suis demandé si la vie en pullulation ne contient pas, en elle même, des causes de sa disparition et donc de la venue des récessions. J'ai étudié le devenir du comportement migrateur au cours d'une période de « pullulation » car ce comportement conditionne la survie des populations denses notam-

ment : cet acridien, vivant essentiellement en milieu semi-désertique, devant migrer pour sa survie. Le comportement migrateur intervient donc dans la régulation et les caractères phasaires des populations.

Matériel et méthodes

J'ai mimé différentes conditions densitaires de récession et de pullulation de la façon suivante. A partir du stock d'élevage en groupe, j'ai isolé des animaux pendant 1 à 3 générations puis je les ai groupés à chaque fois pendant plusieurs générations.

Photopériode de 13 h., moyenne dans les zones d'habitat.

Température : 20°C la nuit, 38°C le jour, les plus favorables dans la nature et au laboratoire. (MICHEL et al., 1976 ; MICHEL et ALBRECH, 1978).

Chaque criquet est testé à l'âge de 15 jours sur un manège individuel à enregistrement automatique (MICHEL et al., 1977), à 30°C et à l'obscurité. Le test dure 3 h. A chaque génération, 24 ♂ et 24 ♀ sont testés.

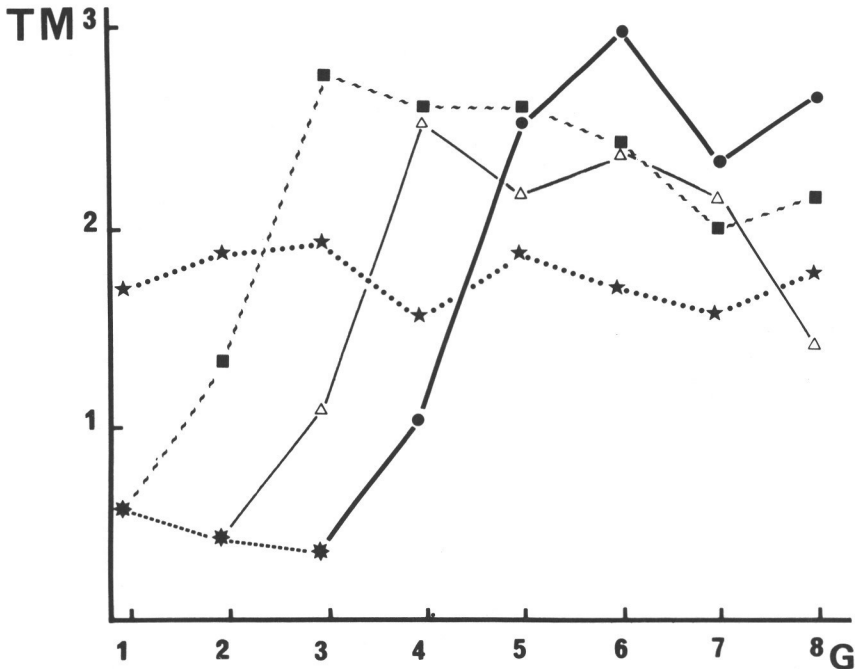


Fig. 1 — *Activité de vol exprimée (en milliers de tours de manège) par des générations successives de Schistocerca gregaria élevés en différentes conditions de densité (voir texte).*

★ Animaux de contrôle (élevage en groupe)

✱ Générations élevées en isolement

■ △ ● Générations élevées en groupe après 1, 2, 3 générations d'isolement

G : succession des générations

T.M. : nombre de tours de manège (en milliers).

Résultats

Les criquets, issus des animaux groupés du stock d'élevage, élevés en groupe d'une génération à l'autre constituent les animaux de contrôle. Leur activité de vol reste sensiblement analogue au cours des générations successives, $P < 0,001$ (figure 1 et tableau 1).

Les criquets, issus comme les précédents du stock d'élevage puis élevés en isolement d'une génération à l'autre, expriment dès la première génération d'isolement des performances très inférieures à celles des animaux groupés de contrôle (figure 1 et tableau 1). Le comportement de vol diminue mais de moins en moins au cours des générations suivantes.

Les criquets de la première génération, élevés en groupe après une à trois générations d'isolement, présentent des performances nettement accrues par rapport à celles des isolés mais encore très inférieures à celles des témoins (figure 1 et tableau 1). Il est à remarquer que le coefficient de croissance du comportement de vol est de 2.36 après une génération d'isolement, 2.75 après deux générations et 2.93 après trois générations. Ceci indique que, dans les limites de nos conditions expérimentales, le regroupement après l'isolement entraîne une activité de vol d'autant plus importante à la première génération qu'elle a lieu après davantage de générations élevées en isolement.

À la deuxième génération de regroupement, l'activité de vol est nettement supérieure à celle des témoins. L'évolution ultérieure de celle-ci se traduit par un changement analogue dans les trois séries : progressivement, elle diminue jusqu'à, au moins pour les deux premières séries, ne plus être très significativement différente de celle des animaux de contrôle.

Nous mettons ainsi en évidence que le groupement après une ou plusieurs générations d'isolement induit un comportement migrateur momentanément supérieur à celui exprimé par les individus élevés à haute densité au cours de nombreuses générations successives. L'accroissement du comportement de vol se fait très rapidement. Puis, de façon beaucoup plus progressive, ce comportement redevient comparable à celui des animaux élevés constamment en groupe.

Discussion

1. On pense généralement que, la densité favorisant le comportement migrateur, il suffit d'élever en groupe les descendants d'animaux isolés pour obtenir peu à peu, d'une génération à l'autre, un comportement comparable à celui des animaux toujours groupés.

On voit ici que la liaison entre l'activité de vol et la densité n'est pas si simple.

Un isolement préalable favorise momentanément le comportement migrateur lors de groupement ultérieur puisqu'il le rend supérieur à celui exprimé par les générations constamment groupées.

2. On sait que la diminution de la densité entraîne celle du comportement migratoire.

On montre ici que le maintien à forte densité engendre, lui aussi, une diminution de ce comportement.

Tableau 1 — Evolution de l'activité de vol exprimée (en tours de manège) par les générations d'animaux regroupés après 1 à 3 générations d'isolement, par rapport à celle des générations témoins.

Témoins (Animaux toujours groupés)	Animaux regroupés après une génération d'isolement	Animaux regroupés après deux générations d'isolement	Animaux regroupés après trois générations d'isolement
1650 ± 158	x 545 ± 118		
1845 ± 153	● <u>1310 ± 111</u> P < 0.02	xx 407 ± 57	
1908 ± 141	<u>2745 ± 218</u> P < 0.01	<u>1080 ± 88</u> P < 0.001	xxx 353 ± 49
1537 ± 163	2582 ± 188 P < 0.001	<u>2504 ± 218</u> P < 0.001	● <u>1034 ± 141</u> P < 0.02
1863 ± 146	2596 ± 223 P < 0.01	2160 ± 180 P < 0.02	<u>2513 ± 238</u> P < 0.02
1675 ± 168	2403 ± 191 P < 0.01	2394 ± 181 P < 0.01	2985 ± 245 P < 0.001
1555 ± 158	2006 ± 148 P < 0.05	2168 ± 230 P < 0.05	2338 ± 176 P < 0.001
1761 ± 171	● <u>2171 ± 203</u> P < 0.20	1427 ± 165 P < 0.05	2661 ± 201 P < 0.001

- a) x, xx, xxx, correspondent respectivement à la 1re, 2e et 3e génération d'isolement.
 b) Les valeurs soulignées représentent les performances des animaux à leur première génération de regroupement.
 c) Le degré de signification caractérise la comparaison des performances exprimées par la génération de regroupement concernée et celles de la génération de groupement témoin correspondante.
 d) ● ce signe indique les cas où les animaux ont un comportement migratoire inférieur à celui des animaux de contrôle.

Ceci peut aider à comprendre le phénomène des récessions, en ce sens que les criquets, devenant de moins en moins aptes à se déplacer, ont de moins en moins de chances de survie car ils ont de moins en moins de possibilités de gagner des régions hospitalières pour eux et leurs descendants.

En effet, la diminution — per se — de l'importance du comportement migratoire chez les animaux grégaires que nous montrons ici limite les possibilités de déplacement des populations dans la nature. Ces possibilités peuvent devenir insuffisantes et ne plus permettre à celles-ci d'assurer leur survie (température, nourriture insuffisantes...) ou celle-ci à leur descendance (lieux de ponte inadéquats, etc...). D'autre part, une diminution des possibilités de vol amène normalement à une réduction de la taille et de la densité des essaims et, par la suite, celle de leur cohésion. Les effets dispersifs des turbulences aériennes en sont favorisés (WALOFF, 1972). Les animaux sont plus ou moins dispersés, ce qui réduit encore à court et moyen terme leurs possibilités migratrices (MICHEL, 1971). La résultante de cette diminution de la mobilité obère le devenir des pullulations et, par suite, les invasions car on sait que *Schistocerca* vivant en milieu semi-désertique doit migrer au moins partiellement çà-et-là pour survivre en gagnant des régions plus hospitalières.

En ce qui concerne les présents résultats, remarquons qu'une plus longue succession de générations groupées n'aurait pu diminuer le comportement migrateur jusqu'à être analogue à celui des individus élevés en isolement comme il en est dans la nature des grégaires aux solitaires lors des récessions. Ceci ne pourrait être obtenu au laboratoire qu'en faisant varier la densité elle-même.

Nul doute que ces résultats soient insuffisants à expliquer les phénomènes complexes de la soudaineté de l'expansion des essaims ainsi que l'apparition des récessions. Il s'agit de composantes qui doivent contribuer à une meilleure compréhension des faits en précisant le rôle de la densité sur le comportement de migration des populations en période de pullulation. Elles permettent aussi de mieux comprendre le rôle de la phase solitaire, souvent mise en cause (KENNEDY, 1962 ; LEA, 1968 ; FARROW, 1974 ; WALOFF, 1976), et plus particulièrement le caractère adaptatif de l'alternance relative des phases grégaires et solitaires, son intégration dans la biologie de l'espèce.

Bibliographie

- FARROW, R.A., 1974. Comparative plague of tropical *Locusta* (Orthoptera, Acrididae). *Bull. entomol. Res.*, 64 :401-411.
- KENNEDY, J.S., 1962. The division of labour between the phases of locusts. *Coll. C.N.R.S. Paris*, 114 :283-297.
- LEA, A., 1968. Natural regulation and artificial control of Brown Locust numbers. *J. entomol. Soc. South Afr.*, 31 :97-112.
- MICHEL, R., 1970. Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* élevé isolément pendant plusieurs générations. *Ins. Soc.*, 17 :21-38.
- MICHEL, R., 1971. Influence du groupement en essaim artificiel sur la tendance au vol du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*). *Behaviour*, 39 :58-72.

- MICHEL, R. et ALBRECHT, F.O., 1978. Comportement de vol et facteurs climatiques chez les Acridiens migrants. *Behaviour*, 67:208-216.
- MICHEL, R., ALBRECHT, F.O. and CASANOVA, D., 1976. The temperature and photoperiodic control of flight activity in crowded desert locusts, *Schistocerca gregaria*: I. Constant photoperiods. *Acrida*, 5:299-310.
- MICHEL, R., COLIN, Y., RODRIGUEZ, M. and RICHARD, J.P., 1977. Automatic measurement and recording of insect flight activity. *Entomol. exp. appl.*, 21:199-206.
- WALOFF, Z. 1972. Orientation of flying locusts, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in migrating swarms. *Bull. entomol. Res.*, 62:1-72.
- WALOFF, Z., 1976. Some temporal characteristics of Desert Locust plagues. *Anti-Locust Mem.*, 13:1-36.

Achévé d'imprimer le 5 mars 1980
sur les presses des Etablissements Cherix et Filanosa S.A.,
à Nyon (Suisse)

