

**Le comportement alimentaire
et la division du travail
chez la Fourmi *Lasius niger***

par ALAIN LENOIR

Thèse de Doctorat d'État, Université de Tours,
mars 1979

Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
Tome cxiii, 1979, n° 2-3.

Alain LENOIR

Laboratoire de Psychophysologie,
Faculté des Sciences,
Parc de Grandmont,
37200 Tours France.

LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE
ET LA DIVISION DU TRAVAIL
CHEZ LA FOURMI *LASIUS NIGER* (L.)

ALIMENTARY BEHAVIOR AND DIVISION
OF LABOUR AMONG *Lasius Niger* (L.)

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	81
CHAPITRE I. MATÉRIEL, MÉTHODES.....	88
I. <i>Espèces étudiées</i>	88
II. <i>Techniques</i>	89
III. <i>Méthodologie</i>	92
IV. <i>Étude biologique des fondations de Lasius niger</i>	94
<i>Conclusions du chapitre I</i>	101
CHAPITRE II. LES COMPORTEMENTS OBSERVÉS.....	101
I. <i>Le catalogue comportemental</i>	101
A. Soins au couvain.....	102
B. L'approvisionnement de la colonie.....	108
II. <i>La trophallaxie entre adultes</i>	113
A. Le déroulement de la trophallaxie entre adultes.....	113
B. Facteurs influençant la trophallaxie.....	119
C. Les communications tactiles au cours des échanges alimentaires.....	124
<i>Conclusions du chapitre II</i>	135
CHAPITRE III. POLYÉTHISME ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE.....	135
I. <i>Données bibliographiques sur la variabilité individuelle</i>	136
II. <i>Analyse factorielle</i>	144
A. Notions sur l'analyse des données.....	144
B. Les paramètres utilisés.....	146
C. Étude de quelques exemples.....	151
D. Discussion.....	160
III. <i>Approvisionnement alimentaire et récupération du couvain</i>	162
A. Mise au point du test de transport de couvain vers le nid.....	163
B. Résultats.....	164

C. Expériences de choix.....	170
D. Discussion.....	174
IV. <i>Quelques aspects de la variabilité</i>	180
A. Étude de la variabilité temporelle (non liée à l'âge).....	180
B. Polyéthisme et taille des ouvrières.....	182
C. Polyéthisme et anatomie.....	186
<i>Conclusions du chapitre III</i>	190
CHAPITRE IV. LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DANS LES FONDATIONS.....	191
I. <i>Les fondations à la fin du premier été</i>	191
II. <i>Les fondations au cours de la 2^e année</i>	196
A. A la sortie de l'hibernation au laboratoire.....	196
B. Influence de l'apparition des jeunes ouvrières.....	207
C. Les flux de nourriture.....	214
D. L'entrée en hibernation.....	215
III. <i>Le nombre de pourvoyeuses en fonction de la taille de la colonie</i>	216
IV. <i>Récapitulatif et discussion</i>	218
<i>Conclusion du chapitre IV</i>	224
CHAPITRE V. ONTOGENÈSE DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET INFLUENCE DE L'EXPÉRIENCE PRÉCOCE.....	225
I. <i>Ontogenèse du comportement alimentaire</i>	225
A. Bibliographie sur le polyéthisme d'âge.....	225
B. Résultats.....	229
II. <i>Influence de l'expérience précoce</i>	232
A. Bibliographie.....	232
B. Le comportement de jeunes Fourmis élevées en l'absence de larves....	234
C. Influence d'une expérience précoce de cannibalisme larvaire.....	241
D. Influence de l'isolement à partir de l'éclosion imaginale.....	243
<i>Conclusions du chapitre V</i>	248
CHAPITRE VI. RÉGULATION SOCIALE ET PLASTICITÉ INDIVIDUELLE.....	250
I. <i>Modification du polyéthisme d'âge</i>	250
A. Séparation des Fourmis d'une colonie en petits groupes homogènes....	251
B. La régulation dans les groupes de pourvoyeuses hibernantes.....	259
C. Bibliographie et discussion.....	266
D. Conclusions.....	269
II. <i>Le retrait provisoire du milieu social</i>	270
III. <i>Groupes de jeunes ouvrières du même âge</i>	273
<i>Conclusions du chapitre VI</i>	281
DISCUSSION.....	282
RÉSUMÉ.....	289
SUMMARY.....	291
BIBLIOGRAPHIE.....	294

C. Expériences de choix.....	170
D. Discussion.....	174
IV. <i>Quelques aspects de la variabilité</i>	180
A. Étude de la variabilité temporelle (non liée à l'âge).....	180
B. Polyéthisme et taille des ouvrières.....	182
C. Polyéthisme et anatomie.....	186
<i>Conclusions du chapitre III</i>	190
CHAPITRE IV. LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DANS LES FONDATIONS.....	191
I. <i>Les fondations à la fin du premier été</i>	191
II. <i>Les fondations au cours de la 2^e année</i>	196
A. A la sortie de l'hibernation au laboratoire.....	196
B. Influence de l'apparition des jeunes ouvrières.....	207
C. Les flux de nourriture.....	214
D. L'entrée en hibernation.....	215
III. <i>Le nombre de pourvoyeuses en fonction de la taille de la colonie</i>	216
IV. <i>Récapitulatif et discussion</i>	218
<i>Conclusion du chapitre IV</i>	224
CHAPITRE V. ONTOGENÈSE DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET INFLUENCE DE L'EXPÉRIENCE PRÉCOCE.....	225
I. <i>Ontogenèse du comportement alimentaire</i>	225
A. Bibliographie sur le polyéthisme d'âge.....	225
B. Résultats.....	229
II. <i>Influence de l'expérience précoce</i>	232
A. Bibliographie.....	232
B. Le comportement de jeunes Fourmis élevées en l'absence de larves.....	234
C. Influence d'une expérience précoce de cannibalisme larvaire.....	241
D. Influence de l'isolement à partir de l'éclosion imaginale.....	243
<i>Conclusions du chapitre V</i>	248
CHAPITRE VI. RÉGULATION SOCIALE ET PLASTICITÉ INDIVIDUELLE.....	250
I. <i>Modification du polyéthisme d'âge</i>	250
A. Séparation des Fourmis d'une colonie en petits groupes homogènes.....	251
B. La régulation dans les groupes de pourvoyeuses hibernantes.....	259
C. Bibliographie et discussion.....	266
D. Conclusions.....	269
II. <i>Le retrait provisoire du milieu social</i>	270
III. <i>Groupes de jeunes ouvrières du même âge</i>	273
<i>Conclusions du chapitre VI</i>	281
DISCUSSION.....	282
RÉSUMÉ.....	289
SUMMARY.....	291
BIBLIOGRAPHIE.....	294

SYNOPSIS

Dans de jeunes colonies de la Fourmi *Lasius niger*, on a observé le comportement d'ouvrières marquées individuellement avec une pastille numérotée. L'utilisation de l'analyse des correspondances a permis de décrire la plus grande part de la variabilité interindividuelle à l'aide d'un petit nombre de « composantes », au lieu des 20 ou 30 comportements observés. Divers facteurs qui influencent le polyéthisme ont été envisagés : âge, taille des individus, expérience précoce de soins au couvain, plasticité individuelle et régulation sociale, milieu physique.

ABSTRACT

Young foundations colonies of the ant *Lasius niger* were used to observe workers individually marked with a numbered disc. Multivariate analysis (correspondance analysis) has enabled the description the greatest part of the behavioural variation in terms of 2 or 3 "components" instead of the 20 or 30 behaviours which were observed. The following factors, which influence the polyethism, were examined : age, individual size, early experience of nursing larvae, individual plasticity and social influences, the physical environment.

INTRODUCTION

HISTORIQUE

Les échanges de nourriture sont un élément important du comportement des Insectes sociaux. Signalés par des écrivains naturalistes comme Aristote et Fabre, ils ont été décrits pour la première fois par Réaumur en 1742 (a) chez les Guêpes du genre *Vespa*. Cet auteur a aussi découvert la régurgitation par les Fourmis d'aliments liquides aux larves : « cette becquée ne m'a jamais paru être autre chose qu'une goutte de liqueur que la nourrice fait sortir de sa bouche et qu'elle présente à celle du ver » (Édit. 1929, p. 73). Gould (1747) et Huber (1810, p. 76-77) mentionnent aussi l'alimentation liquide des larves de Fourmis.

A la fin du XIX^e siècle on trouve des descriptions d'alimentation de larves par régurgitation des adultes chez diverses espèces de Guêpes sociales : *Polistes* (Von Siebold, 1871, p. 18), et de Frelons (Janet, 1895, p. 105). Chez les espèces solitaires comme les *Synagris* on observe un simple malaxage des proies (Roubaud, 1908; 1910 a, p. 11).

La réciprocité des échanges adultes-larves a été découverte chez les Guêpes sociales *Vespa* et *Polistes* par Janet (1895, p. 106 et 1903, p. 82) et Du Buysson (1903, p. 280) : en effet la larve, après avoir été nourrie ou en réponse à une sollicitation d'une ouvrière, secrète par la bouche une goutte de liquide qui est léchée avidement. Roubaud (1910 b, 1916) a étudié en détail l'alimentation réciproque chez certaines Guêpes sociales africaines, en particulier chez les *Belonogaster*. Il pensait que ces échanges de nourriture régurgitée jouaient un rôle important dans la cohésion de la Société d'Insectes et a appelé ce comportement Oecotrophobiose (de « oeco » famille et de « trophos » nourriture) (1916, p. 127).

C'est Wheeler (1918, p. 322) qui a créé le terme de « Trophallaxis » (« laxis » échanger). Il a décrit en exemple deux types de larves de Fourmis (*Pachychondyla*, Ponerine et *Paedalgus*, Myrmicine) qui ont d'énormes glandes salivaires dont la sécrétion est absorbée par les ouvrières.

Selon Wheeler (1918) la trophallaxie est apparue phylogénétiquement comme une relation trophique mutuelle entre la fondatrice et ses larves, elle s'est étendue à toute la colonie, puis aux hôtes divers (symphiles, parasites sociaux et « esclaves »). Wheeler pense même que la « traite », par les Fourmis, de divers Insectes hors du nid (*trophobiose*) et l'exploitation des sources de nectar de certaines plantes (*phytophilie*) présentent des aspects trophallactiques. Plus tard Roubaud (1924, p. 198) a proposé le terme de « *trophoecies* » pour caractériser les groupements d'Insectes basés sur une exploitation alimentaire réciproque entre jeunes et parents. Il a par la suite appelé la colonie de Guêpes le « *trophoecium* ». Mais ces termes ont été abandonnés pour celui de trophallaxie.

C'est Von Frisch qui a signalé en 1921, l'existence chez les Abeilles de la trophallaxie entre ouvrières, et pour nourrir la reine, mais il n'y a pas de nutrition directe des larves par les adultes (Wilson, 1975 a, p. 245). Le comportement trophallactique est très variable selon les espèces d'Abeilles, reflétant à la fois la position phylogénétique de l'espèce et les contraintes écologiques imposées par le biotope (Wilson, 1971, p. 284).

Chez les Termites, Grassi et Sandias (1893-1894) ont découvert qu'en plus de la nourriture régurgitée, existait un autre mode d'échanges : l'aliment proctodéal, émis par l'anus, qui permet la reconstitution de la flore intestinale des animaux venant de muer (Grassé et Noirot, 1945).

LE CONCEPT DE TROPHALLAXIE

Wheeler (1926) a étendu le concept de trophallaxie à toutes les communications chimiques entre Insectes sociaux : en particulier les léchages

réciproques et les léchages du couvain par les adultes seraient un aspect de la trophallaxie. Il y inclut finalement toutes les stimulations sensorielles gustatives et olfactives.

« Il n'y a aucune raison pour ne pas considérer les odeurs, aussi bien que les stimuli gustatifs, comme trophallactiques » (p. 293). « Si nous comparons la distribution de nourriture dans la colonie regardée comme un super-organisme avec le courant circulatoire (milieu intérieur) d'un Insecte ou d'un Vertébré, la trophallaxie, qui est l'échange réciproque de nourriture entre les individus de la colonie, peut être comparée aux échanges chimiques entre les éléments des tissus et le sang, ou entre les diverses cellules elles-mêmes » (p. 294).

Il s'agit d'un concept qui s'opposait à celui des instincts sociaux défendu par Wasmann. Celui-ci a essayé de ridiculiser la théorie de la trophallaxie dans un livre de 176 pages pour défendre sa théorie des « instincts symphilitiques » (instinct spécial, héréditaire, qui pousse les Fourmis à nourrir les myrmécophiles, par exemple les *Lomechusa* au détriment de leur propre couvain et donc au détriment de leur espèce) (Wasmann, 1920). Cette théorie a disparu avec son auteur (Stumper, 1954, p. 353).

Schneirla (1938) a étendu la définition de Wheeler à partir de son travail sur les Fourmis légionnaires du genre *Eciton*. Chez ces Fourmis l'activité de la colonie est cyclique, elle est déterminée par des stimulations tactiles et olfactives. En effet, ces sociétés, dont l'activité connaît des phases sédentaires (lors de la formation des cocons) et des phases nomades (lors de l'apparition des larves) ne pratiquent pas la régurgitation. Schneirla étend donc le concept de trophallaxie aux stimuli tactiles (ce qui ne correspond pas à la définition de Wheeler volontairement limitée aux stimuli chimiques. « Je n'ai jamais affirmé que cette trophallaxie comprit toutes les activités sociales » Wheeler, 1926, p. 294). Le Masne (1951, 1953) reprend l'idée de Schneirla : « par cette extension, toute la vie de la société finit par se trouver englobée dans le concept de trophallaxie », tout en reconnaissant qu'une « extension aussi tentaculaire de ce concept » présente des inconvénients (1953, p. 51).

Pendant pour Wilson (1967) le meilleur usage du terme de trophallaxie semble être son sens premier et dans sa *Sociobiology* (1975) il le définit chez les Insectes sociaux comme : « the exchange of alimentary liquid among colony members and guest organisms either mutually or unilaterally. In stomodeal (oral) trophallaxis the material originates from the mouth; in proctodeal (anal) trophallaxis it originates from the anus » (p. 597).

On adoptera ici cette définition restrictive plus exacte historiquement, et qui correspond à un comportement tout à fait caractéristique : *l'échange de nourriture liquide entre deux individus*. Cette définition inclut la trophallaxie *proctodéale* (que Wilson appelle « *anal trophallaxis* ») qui correspond à l'émission d'une gouttelette anale à partir de l'intestin postérieur. La notion de trophallaxie est ainsi ramenée à sa dimension première « trophallaxis is seen to not be at all the driving force behind social evolution as supposed by Roubaud and Wheeler, but only one of a number of forms of communications and nutritive exchange that have been built, with variations, in the course of social evolution » (Wilson, 1967, p. 34). Il suggère d'ailleurs que la notion de trophallaxie au sens large doit être écartée et remplacée par la théorie d'Hamilton de *l'altruisme haplodiploïde* (1964, 1972). L'un des exemples utilisés est d'ailleurs emprunté aux Guêpes chez lesquelles les larves constituent un réservoir de nourriture et se comportent de manière « altruiste » envers les adultes (Montagner, 1963, 1964; Maschwitz, 1966). Pour Wilson (1975, p. 29) le mot trophallaxie est l'exemple caractéristique de concept « fourre-tout » (*panchreston* en anglais, de « pan » tout et « krestos » utile) : concept couvrant une gamme très large de phénomènes et utilisé de manière différente par les auteurs, concept censé tout expliquer et n'expliquant rien du tout.

STRUCTURES ANATOMIQUES EN RAPPORT AVEC LA TROPHALLAXIE STOMODÉALE

La trophallaxie stomodéale est une caractéristique tout à fait originale des Insectes sociaux. Elle est liée à la présence d'un jabot en cul-de-sac dans le gastre, appelé *estomac social* par Forel (1921, I, p. 82) qui est suivi du gésier ou proventricule. Celui-ci agit comme pompe et règle le flux alimentaire qui passe dans l'estomac proprement dit (intestin moyen) où s'effectue la digestion, et ainsi sépare l'aliment social (disponible dans le jabot) de l'aliment individuel. Le jabot peut se détendre énormément chez les espèces qui se nourrissent de nectar et de sécrétions de Pucerons.

Forel (*op. cit.*) puis Eisner (1957) ont montré que le proventricule des différentes espèces évolue pour faciliter cette fonction, et se perfectionne avec des valves non musculaires et automatiques qui résistent à la pression du fluide chez les ouvrières gavées. Par ailleurs, il existe une poche infrabuccale, située près de la bouche, dont le rôle est de filtrer les solides qui autrement obstrueraient les canaux proventriculaires étroits et rigides (Eisner et Happ, 1963). De temps à autre les ouvrières rejettent le contenu de cette poche sous forme d'une boulette. Il existe aussi chez les reines

un jabot thoracique qui se développe après le remplacement des muscles alaires par le tissu adipeux (Petersen-Braun et Bushinger, 1975 chez *Leptothorax*, *Monomorium* et *Lasius niger*).

LA TROPHALLAXIE CHEZ LES ANIMAUX ET L'HOMME

(a) *Entre adultes*

En dehors des Insectes Sociaux, les échanges d'aliments régurgités sont exceptionnels :

— on a observé un exemple bizarre de régurgitation entre adultes chez une Aigrette (Wilson, 1975, p. 128). Les jeunes adultes sollicitent leurs parents pour leur propre couvée. La nourriture passe ainsi des grands parents aux oisillons. Cependant, il est possible que ce phénomène soit anormal et lié à la captivité;

— chez le *Lycaon* (Loup d'Éthiopie) la régurgitation des aliments permet à des individus de rester à la tanière avec les petits tandis que les autres chassent (Kühme, 1965; H. and J. Van Lawick-Gooddall, 1971);

— des échanges bouche-à-bouche ont été observés chez les Anthropoïdes supérieurs comme les Chimpanzés mais ils sont toujours rares (Eibl-Eibesfeldt, 1972, p. 128; Wilson, 1975, p. 128 et 209);

— les Rongeurs comme les Spermophiles pratiquent aussi des contacts buccaux, mais leur rôle de régurgitation est très douteux (Steiner, 1970);

— ils existent lors de cérémonies rituelles chez les *Ituri* (Pygmées du Congo) et se pratiquaient entre fiancés dans les anciennes traditions de certaines vallées d'Europe (Wickler, 1971, p. 213). Il ne s'agit jamais d'usages courants.

(b) *Entre adultes et jeunes*

Les échanges d'aliments régurgités font partie du répertoire comportemental habituel des relations parents-jeunes.

Réaumur *op. cit.* compare d'ailleurs le comportement de la Guêpe à celui de l'Oiseau. On trouve des systèmes complexes de sollicitation et régurgitation chez les Oiseaux et les Mammifères (revue de Wilson, 1975, p. 206). Les Chacals, les Lycaons (*voir plus haut*) et les Loups régurgitent à leurs petits de la même manière que les Oiseaux. Quelques observations du même type sont rapportées chez les Primates (Eibl-Eibesfeldt, 1972, p. 128). Cela faisait partie, jusqu'à une époque récente, des soins normaux que divers peuples portaient à leurs enfants (Wickler, 1971, p. 212). Pour

Eibl-Eibesfeldt *op. cit.* le baiser serait sans doute issu de cette pratique : les mouvements de langue font penser à la déglutition ou à la réception de nourriture. Chez les Koalas (Marsupiaux australiens) la mère supplémente l'allaitement du jeune avec ses propres fèces (Minchin, 1937). Ce comportement est à rapprocher de la trophallaxie anale des Termites et pourrait avoir la même signification : le transfert de microorganismes digérant le bois (les Koalas mangent des feuilles d'*Eucalyptus*).

Chez les Invertébrés autres que les Insectes sociaux c'est un phénomène exceptionnel, il n'est connu que chez certaines Araignées sociales appartenant aux genres *Theridion*, *Stegodyphus* et *Eresus* (Kaston, 1965 et Kullman, 1968, 1972) et chez les Coléoptères du genre *Necrophorus* où la femelle nourrit les jeunes par trophallaxie directe (Pukowski, 1933).

LES TROPHALLAXIES INTERSPÉCIFIQUES

Par des expériences de laboratoire utilisant des radioisotopes Gösswald et Kloft ont montré l'existence en 1960 d'échanges entre espèces différentes de Fourmis du groupe *rufa*. Chauvin et coll. l'ont observé par la même méthode dans des conditions naturelles (1961 *a, b*). La signification de ce comportement n'apparaissait pas très claire à Wilson (1963, p. 356). On vient de retrouver la même chose entre *Solenopsis invicta* (espèce qui a envahi les U.S.A.) et les espèces indigènes *S. geminata* et *Pheidole dentata* (Bhatkar et Kloft, 1977). Pour ces auteurs il s'agirait d'un comportement d'«*apaisement*». C'est aussi l'interprétation de De Vroey et Pasteels (1978) pour expliquer les trophallaxies qui apparaissent au cours d'interactions agonistiques chez diverses espèces de *Myrmica*.

Les trophallaxies interspécifiques font partie des normes du répertoire habituel de nombreux myrmécophiles qui savent déclencher la régurgitation de leurs hôtes (Hölldobler, 1971 *b*, 1972). Certaines Fourmis vivent aussi aux dépens d'espèces hôtes qui les nourrissent mais les couvains restent séparés, c'est ce que Wheeler (1926, p. 346) appelle la *xénobiose* (Wilson, 1971, p. 371; 1975, p. 354).

LA TROPHALLAXIE INDIRECTE

Il existe une forme particulière de trophallaxie qui consiste à sécréter de la salive sur une source de nourriture qui est ensuite ingérée. Il y a donc un mélange de substances des divers individus. C'est Lecomte qui a signalé ce fait pour la première fois en 1963 chez les Bourdons où la

trophallaxie directe n'existe pas. Les Abeilles primitives ajoutent du nectar régurgité aux pains d'abeille (Plateaux-Quenu, 1972, p. 81). Chez l'Araignée *Agelenia consociata*, les animaux se groupent autour d'une proie injectée de sucs digestifs qui liquéfient les tissus, lesquels sont ensuite aspirés (Kraft, 1970, p. 279).

LES TRAVAUX RÉCENTS SUR LA TROPHALLAXIE

Au-delà des simples descriptions, la trophallaxie chez les Insectes sociaux a été étudiée essentiellement sous deux aspects. Le premier concerne les flux de nourriture à travers la colonie, mesurés grâce aux radioisotopes (Wilson et Eisner, 1957; Gösswald et Kloft, 1960; Tohmé, 1972; Traniello, 1977; Bonavita-Cougourdan et coll., 1977; Bonavita et Passera, 1978) ou à des colorants vitaux (Delage, 1968; Delage et Jaisson, 1969; O'Neal et Markin, 1973; Brian et Abbott, 1977). Les radioisotopes ont été utilisés aussi chez les Termites, les Abeilles et les Guêpes (*voir* revue de MacMahan, 1969). La mesure peut aussi se faire simplement par des comptages d'échanges et de sollicitations (Wallis, 1962, chez *F. fusca*). Le deuxième aspect concerne les relations possibles entre les récepteurs sensoriels de l'antenne et le comportement de trophallaxie (Jaisson, 1969, chez *Myrmica*; Pain et coll., 1978; Galliot et Azoeuf, 1979, chez l'Abeille), ou les aires sensorielles et les corps pédonculés du cerveau et l'efficacité dans la recherche de nourriture (*F. rufa*, Bernstein et Bernstein, 1969).

OBJET DU PRÉSENT TRAVAIL

C'est un autre aspect qui a été abordé dans ce travail. On a tout d'abord entrepris une étude biologique de la trophallaxie et recherché les facteurs qui influencent les échanges alimentaires et le flux de nourriture dans la colonie. Parallèlement l'aspect éthologique a été analysé avec la description du comportement trophallactique, la caractérisation des séquences, l'étude des échanges d'informations tactiles antennaires et leur valeur sémantique (théorie des communications).

Très rapidement on s'est orienté vers l'aspect social de la trophallaxie, et plus particulièrement vers l'analyse du comportement individuel, objet principal des recherches du laboratoire, ce qui était possible grâce à la technique de marquage individuel mise au point dans le laboratoire (Verron et Barreau, 1974). On a été conduit à examiner simultanément tous les comportements de soins au couvain. La variabilité interindividuelle conduit à la notion de polyéthisme dont on a recherché l'origine au niveau de la

colonie : âge de la colonie, et au niveau individuel : âge et taille des ouvrières, expérience précoce, influence sociale. Pour cette recherche on a utilisé l'analyse des correspondances. On terminera enfin sur quelques considérations concernant les problèmes posés par ce travail.

CHAPITRE I : MATÉRIEL, MÉTHODES

I. Espèces étudiées

On présentera essentiellement les résultats obtenus avec *Lasius niger* L. Diverses expériences ou observations ont été conduites avec d'autres espèces telles que *Myrmica scabrinodis*, *M. laevinodis*, *Tapinoma erraticum* (avec M. Meudec).

Lasius niger est une espèce cosmopolite. C'est l'une des Fourmis les plus communes dans nos régions et elle abonde dans l'enceinte de la Faculté. Sous nos climats c'est pratiquement la seule espèce que l'on trouve dans les villes (Pisarski et Czechowski, 1978).

Elle niche dans la terre ou dans les branches mortes et les souches. Elle creuse des galeries profondes où elle élève des Pucerons. Au printemps elle peut construire un petit dôme en terre. Les ouvrières forment des pistes pour exploiter les sources de nourriture, en particulier les Pucerons des arbres (voir par exemple, Forel, 1874). Les colonies sont populeuses et formées de plusieurs milliers d'ouvrières : 5 400 en moyenne pour Stradling, (1970), mais d'autres auteurs pensent que la colonie doit atteindre 10 000 ouvrières (au bout de 3 ans) pour former des sexués (Lindauer, 1962, p. 43). Il y a une seule reine qui est beaucoup plus grande que les ouvrières, comme dans toutes les espèces à fondation indépendante (Sudd, 1967, p. 147). Les divers stades se développent rapidement à la température de laboratoire (25°C) : l'œuf éclot au bout de 15 jours, la croissance larvaire dure une dizaine de jours, et le cocon éclot au bout de 15 jours. On obtient ainsi les premières ouvrières au bout de 6 semaines, mais de nombreuses larves et cocons se développent beaucoup plus lentement. Goetsch (1959, p. 153) indique comme durées maximales 27 jours pour les œufs, 15 jours pour les larves et 92 jours pour les cocons. C'est certainement faux pour les larves qui peuvent végéter longtemps.

Lasius niger est une espèce intéressante car il est facile d'obtenir des fondations au laboratoire à partir de femelles récoltées lors du vol nuptial.

On obtient ainsi de jeunes colonies, bien structurées, avec une reine habituée au milieu d'élevage, et des ouvrières nées dans ce milieu. L'observation est alors aisée et ne perturbe pas les individus. Il est facile aussi de manipuler la structure de la colonie en ajoutant ou en enlevant du couvain, des cocons, ou des ouvrières nouveau-nées.

De nombreuses expériences préliminaires nous ont montré que de petits groupes de Fourmis prélevées dans la nature, sans reine, sont mal structurés. Les ouvrières réagissent par des comportements d'alarme dès qu'on touche à leur tube d'élevage. Très vite elles cessent pratiquement de s'alimenter et se contentent de manger leurs larves. Plateaux (1970, p. 463) signalait déjà que des groupes d'ouvrières orphelinées de *Leptothorax nylanderi* sont actives seulement en moyenne 70 jours (100 jours pour des colonies avec reine). L'étude du comportement alimentaire exige l'équilibre de la colonie et la présence du couvain : « faute de cet équilibre, faute de larves surtout, le groupe ne maintient pas son activité normale » (Le Masne, 1953, p. 50). Ces problèmes sont évités, au moins partiellement, avec des fondations qui se développent rapidement au laboratoire. Celles-ci par ailleurs, représentent un matériel original pour l'étude du polyéthisme qui n'a été abordé jusqu'à présent que dans de grosses colonies ou des petits groupes constitués artificiellement. Le seul travail effectué dans ce domaine est celui d'Alibert-Bertho (1969) qui a étudié la trophallaxie à l'aide d'isotopes radioactifs dans des fondations de *Calotermes*. On trouve aussi quelques observations de fondations de *Solenopsis* dans O'Neal et Markin (1973) et d'une reine de *Lasius alienus* dans Černa (1978).

II. Techniques

1. TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

Plusieurs types de nids ont été essayés : nids en plâtre de Janet, nids en tube de Chauvin (1947) et Plateaux (1960) (1). Le premier type a été rapidement abandonné pour son manque de maniabilité au profit du second. Lorsque la colonie dépasse une cinquantaine de Fourmis, le tube est relié à une boîte en plastique qui constitue un « milieu extérieur ». Pour les petites colonies, et c'est le cas le plus fréquent, seul le tube est utilisé (fig. 1). Le milieu extérieur est représenté simplement par l'extrémité du tube, non obscurcie par le cache noir, où se trouve la nourriture. Aucun matériau n'est laissé dans le nid, ce qui exclut toute activité de construction. Divers types de nids, construits pour des expériences particulières, seront décrits dans les chapitres correspondants.

Les aliments utilisés pour l'élevage des Fourmis au Laboratoire sont très nombreux : substances variées à base de sucres et de protéines, hachées ou non, Insectes divers, aliments pour bébé. Il semble qu'une source de protéines d'Insecte soit nécessaire.

(1) Bien que WILSON s'en attribue "l'invention" (1975 b, p. 108).

Pour Plateaux (1970) chez des *Leptothorax* nourries avec de la viande de boucherie, l'élevage des larves est stoppé. Il en est de même chez *F. polyctena* (Chauvin, 1972). Bhatkar et Whitcomb (1970) ont mis au point un régime semi-artificiel à base d'agar, d'œuf de miel, de vitamines et de sels minéraux pour les Fourmis omnivores. Ce régime est utilisé actuellement aux U.S.A. (Traniello, 1977) mais avec des Blattes en supplément! *L. niger* est omnivore dans la nature : elle tue et mange divers Insectes, élève des Pucerons et Cochenilles souterrains dans son nid, visite les Pucerons aériens des plantes, lèche le nectar des fleurs et même récolte des graines (Lubbock, 1883, 1, p. 25; Donisthorpe, 1927, p. 234). Nous avons utilisé simplement du miel et des Grillons ou des Vers de farine ou des Asticots selon les disponibilités.

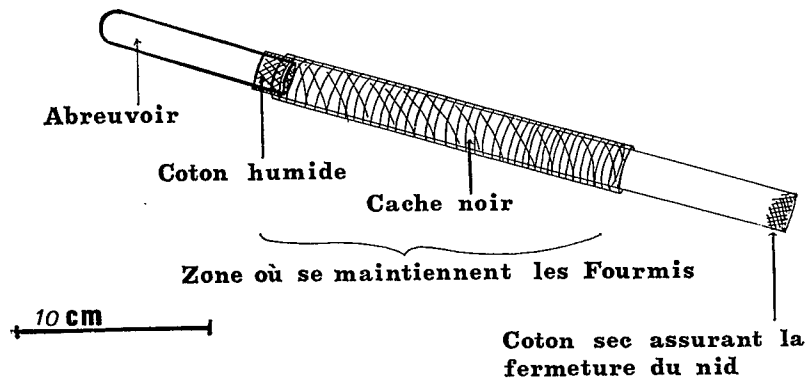


Fig. 1. — Schéma d'un nid artificiel.

La pièce d'élevage est climatisée à 24-26°C et le portoir des nids est réglé pour une photopériode de 14 h.

Les colonies hibernent au laboratoire dans un frigidaire régulé et ventilé à 6-7°C, sans nourriture, au minimum 5 mois.

2. L'OBSERVATION

La loupe binoculaire est suffisante, et permet avec une lumière réduite, souvent même uniquement avec l'éclairage ambiant, de noter le comportement des animaux étudiés pendant des périodes de temps assez longues sans interruption. L'observation est faite directement dans le tube de verre servant de *nid* ce qui évite des manipulations perturbantes. Pour certaines espèces la loupe binoculaire est parfois placée sur un statif à roulement à billes pouvant se déplacer rapidement, sans bruit ni vibrations, dans tous les sens.

Le cinéma a permis de décrire avec précision les séquences antennaires qui accompagnent les échanges de nourriture. Deux films ont ainsi été réalisés dont l'un avec la collaboration du Film de Recherche scientifique (Lenoir, 1973 c; Lenoir et Meudec, 1976).

3. MARQUAGE DES ANIMAUX

(a) Marquage individuel

La technique la plus simple est d'utiliser des taches de peinture ce que faisait déjà Lubbock (1883, I, p. 41). Buckingham (1911, *Camponotus*) et Erhardt (1931, *Myrmica*

et *Messor*) ont marqué des Fourmis avec des taches de peinture tenant plusieurs années. De nombreux auteurs ont employé avec succès cette méthode : Möglich et Hölldobler (1974, 1975) avec *F. fusca*, *Camponotus sericeus* et *F. sanguinea* (une centaine d'ouvrières suivies individuellement pendant 1 mois), Beuling et Janzen (1969) avec *Pseudomyrmex* (4 ouvrières suivies pendant 3 mois), Dobrzańska (1959) avec *F. rufa* (27 ouvrières pendant 1 mois), et *F. sanguinea* (461 ouvrières de 19 colonies), etc.

Cette technique a été utilisée au début de ce travail (Lenoir, 1972 a, b) mais elle est relativement aléatoires pour des expériences de longue durée.

Dobrzański (1966) a utilisé un anneau métallique coloré fixé autour du pétiole de *Leptothorax acervorum*, puis de *Tetramorium caespitum* (Dobrzański et Dobrzańska, 1975) technique reprise par Bonavita et Poveda (1970) sur *Mesoponera*. Nous avons essayé d'appliquer cette méthode à *Lasius* mais les Formicines sont beaucoup trop fragiles, bien que Dobrzański (1971) l'utilise pour des *Formica* du groupe *rufa*. Par ailleurs les possibilités de marquage individuel sont très limitées, et Dobrzański utilise parallèlement des taches de peinture.

Le marquage individuel, à l'aide de pastilles numérotées, existait depuis longtemps chez les Abeilles (Smith, 1972). C'est Verron qui a eu l'idée de l'appliquer aux Fourmis en miniaturisant des pastilles métalliques (Verron et Barreau, 1974). Par la suite des pastilles photographiques ont été mises au point (Verron, 1977; Fresneau et Charpin, 1977). En utilisant ces techniques j'ai ainsi marqué près de 2 000 Fourmis en trois étés.

(b) Marquage de groupe

On a été amené à couper l'article distal du tarse postérieur droit ou gauche d'un groupe entier de Fourmis (par exemple des vieilles ou des jeunes ouvrières) de manière à pouvoir les repérer et les marquer individuellement plus tard.

C'est une technique déjà utilisée par Lubbock (1883) qui coupait les griffes des ouvrières de *L. flavus*. Kelly (1973) et Brian (1974) enlèvent une épine aux ouvrières de *Myrmica* et un fragment de tarse pour les sexués. Plateaux (1970) procède de même avec *Leptothorax*.

La perturbation entraînée par cette ablation semble très minime. Chez les Abeilles on n'hésite pas à couper un bout d'aile ou même les ailes entières de la reine (Smith, 1972).

Rosengren a marqué des groupes de *Formica* sur des pistes en utilisant des bombes aérosol de peinture, avec apparemment une mortalité faible. Il marque ainsi en quelques secondes des centaines de Fourmis, ce qui prendrait des journées avec un pinceau! (1971, 1977).

4. MANIPULATION DES FOURMIS

Il est commode d'endormir la colonie à l'aide de CO₂ et les adultes supportent très bien ce gaz mais se réveillent assez vite. Les inconvénients des anesthésies répétées sont signalés par Weir (1957). La forte mortalité engendrée par cette technique étant incompatible avec l'expérimentation, l'usage du CO₂ a été limité au minimum.

Les platines refroidissantes permettent (au moins pour certaines espèces) de manipuler les Fourmis avec beaucoup moins de risques. C'est Kelly (1973) qui la première opère des *Myrmica* à -7°C. L'idée se trouve chez Plateaux (1970) qui, pour trier ses colonies les refroidit avec des briques réfrigérées. Miss Fielde a refroidi à -5°C des *Aphaenogaster* et leur couvain pendant 24 h sans aucune mortalité (1904, in Wheeler, 1910). On a utilisé avec succès cette technique à -1 ou -2°C. Des expériences de contrôle avec des groupes d'une centaine de *Lasius niger* refroidis pendant quelques secondes, 3, 6 ou 10 mn, ont

montré paradoxalement qu'une manipulation de courte durée (quelques secondes) était plus perturbante que les autres. En effet la mortalité est plus forte dans le 1^{er} groupe que dans les groupes suivants. En conséquence on a appliqué la technique de refroidissement pendant 2 à 5 mn.

III. Méthodologie

J. Altmann (1974) a examiné systématiquement les techniques d'échantillonnage dans l'observation du comportement social, avec leurs avantages et leurs inconvénients.

Dans une observation *ad libitum* c'est-à-dire intégrale, il est impossible d'observer et de noter *tous* les comportements de *tous* les individus d'un groupe, il faut donc se contenter d'un *enregistrement partiel* et le justifier ce qui est rarement le cas dans les publications. Altmann soupçonne de nombreux auteurs de faire un choix inconscient. En particulier elle critique beaucoup l'observation *ad libitum*. En effet l'attention de l'observateur a tendance à se focaliser sur un individu ou un comportement particulier, déformant ainsi les données. Ceci est valable surtout pour l'observation dans la nature, en particulier dans le cas des Singes qu'étudie Altmann où les animaux ne sont pas toujours visibles, et sont éparpillés. Dans un tube de Fourmis les animaux sont regroupés, le champ de la loupe binoculaire permet d'avoir une vision instantanée de tous les individus présents autour du couvain et de la reine. Il semble donc possible de réaliser un tel enregistrement intégral. Wilson (1975) observe par exemple une colonie mixte de *Leptothorax duloticus*/*L. curvispinosus* pendant 50 h avec 30 individus maximum (sur 6 semaines). Il note au total 1 560 actes ce qui correspond en moyenne à 1 acte par 2 mn, soit 1 acte par individu et par heure. Cela signifie que les animaux sont très peu actifs, ce qui est le cas dans une colonie en élevage artificiel nourrie abondamment.

Dans nos expériences les colonies observées sont toujours sous-alimentées, leur niveau d'activité est souvent plus élevé, aussi ne sont notés que les comportements ayant un rapport direct avec l'approvisionnement et la distribution de nourriture ou l'élevage du couvain. On omet donc les activités telles que les contacts tactiles interindividuels, les léchages, la toilette, les alertes (jittering : vibrations verticales du corps entier). Les expériences ont porté sur des temps assez courts : 7 h 30 mn en moyenne sur 5 jours ou 10 jours au maximum pour éviter les variations en fonction de l'âge. Par exemple, pour une colonie (n° 87) sur 7 h 30 mn d'observations on note 1 131 actes, soit 7,2 par Fourmi et par heure ou 2,6 actes par minute. Cet exemple est extrême, les colonies sont souvent beaucoup moins actives, mais il est évident qu'il faut abandonner la technique *ad libitum* pour relever les durées des actes et l'identité des participants (ce que ne fait pas Wilson).

Chez les Abeilles on a des données du même ordre de grandeur. Le record semble avoir été établi par Lindauer (1952) qui a suivi une seule ouvrière pendant les 24 premiers jours de sa vie (au total 176, 45 h d'observation). Ces durées d'observation paraissent faibles si on les compare aux études consacrées aux Oiseaux (centaines d'heures par individu) ou encore plus aux Chimpanzés (2 928 h pour un petit groupe, Morgan et coll. 1976). Cela se comprend aisément quand on sait que les interactions sociales sont rares chez les Vertébrés : 10 % du temps au maximum chez les Chimpanzés, et que l'observation à distance entraîne des difficultés énormes pour noter les types de comportements.

A. TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGE

1. États et événements

Selon Altmann le comportement peut se décrire en actes (events) ou en états (states). Les actes sont instantanés et les états ont des durées appréciables. Tout comportement dure évidemment un certain temps, et la distinction entre états et actes est parfois délicate. Altmann cite l'exemple des Mammifères où l'on peut noter qu'un animal s'assied (acte) ou qu'il est assis (état). Transposée aux Fourmis cette méthode permet de distinguer d'une part l'*activité* de l'animal (il régurgite, transporte une larve, etc.) et d'autre part la *situation* (sur le couvain, ou à l'extérieur du nid).

2. Observation focalisée sur un animal (focal animal sampling)

Cela consiste simplement à observer un animal (ou un tout petit groupe) pendant une période de temps déterminée. Cette technique a été utilisée dans certaines expériences, par exemple pour évaluer les effets sur le comportement d'une dessiccation partielle, d'un isolement social, etc. Dans ce cas l'animal cible, marqué, est introduit dans la colonie et observé avec le maximum d'attention. C'est une méthode de choix pour la description précise des successions de séquences comportementales. Elle a été peu utilisée car elle est peu rentable : il faut beaucoup de temps pour peu d'individus. On la réserve en principe à des cas particuliers; Traniello par exemple suit la première recruteuse d'une colonie de *Camponotus pennsylvanicus* (1977, p. 75).

3. Notation de toutes les apparitions de certains comportements (All occurrences of some behaviors)

C'est ce qu'on a fait en éliminant tous les comportements qui ne sont pas directement en rapport avec les soins au couvain et l'approvisionnement de la colonie. Ces comportements sont décrits plus loin.

4. Relevé ponctuel (Scan sampling)

Il consiste à noter le type d'activité, les rapprochements en sous-groupes, la position de *tous* les animaux du groupe en un temps réduit. Le balayage du groupe doit être le plus rapide possible. On a utilisé cette technique en faisant un relevé de situation toutes les 5 mn. Quelques secondes d'observation suffisent pour les Fourmis situées à l'extrémité du tube et qui sont peu nombreuses. Il est plus difficile de relever l'identité de celles qui sont sur le couvain car elles sont entassées; dans ce cas on note celles qui sont autour, et ultérieurement on en déduit celles qui sont sur le couvain. Altmann pense que chaque fois que cela est possible il faut utiliser deux méthodes de notation. Le relevé ponctuel (Scan sampling) est particulièrement intéressant pour compléter l'observation focalisée d'un animal (focal animal sampling) ou la notation de toute apparition de certains comportements (all occurrences of some behaviors). C'est ce qui a été fait car les relevés ponctuels ont été effectués pendant les observations du comportement alimentaire.

B. STATISTIQUES

Les calculs ont été effectués à l'aide des deux ouvrages suivants :

— Siegel (S.), 1956. — *Non parametric statistics for the behavioral Science*, McGraw-Hill, New York.

— Schwartz (D.), 1963. — *Statistiques à l'usage des médecins et des biologistes*, Flammarion, Paris, 3^e éd.

Dans tous les tableaux les moyennes sont accompagnées de l'écart-type ($\bar{x} \pm s$).

Les ouvrages et articles utilisés pour l'analyse multidimensionnelle sont indiqués au chapitre 3.

IV. Étude biologique des fondations de *Lasius niger*

A la fin du printemps les sexués ailés parviennent à maturité et commencent à sortir du nid. Le vol nuptial correspond à l'abandon par les sexués de leur colonie d'origine. L'accouplement a lieu, dans le cas de *L. niger* uniquement pendant le vol. Une reine peut être fécondée par plusieurs mâles (Forel, 1921, I, p. 37; Wilson et Hunt, 1966 pour *L. neoniger*, espèce voisine d'Amérique). Les mâles vont périr rapidement. Les femelles, une fois revenues à terre se débarassent de leurs ailes, à l'aide de leurs pattes et même des mandibules. La femelle désailée cherche un trou où elle va s'isoler, éventuellement l'agrandir un peu et le clore pour fonder une nouvelle colonie en solitaire (Haplomérose). Plusieurs reines peuvent se trouver associées (Pléomérose). Haplomérose et Pléomérose sont des termes créés par Wasmann (1910). La reine pond, et soigne les larves. Elle peut utiliser la nourriture qui se trouve à sa portée (par exemple d'autres reines mortes, Janet, 1907, p. 11), mais en général elle vit sur ses réserves augmentées par l'histolyse des muscles alaires, étudiée par Janet (1907), puis au microscope électronique chez *Solenopsis* par Jones (1978). Chez cette Fourmi la perte de poids peut être de 50 % (Markin et coll., 1972). La claustration est la règle générale chez les Fourmis à fondation indépendante. Seules les reines de quelques espèces primitives (*Myrmecia* : Haskins et Haskins, 1950) ou plus évoluées (*Manica* : Le Masne et Bonavita, 1969, *Acromyrmex* in Hölldobler et Wilson, 1977) sortent de leur cellule à la recherche de nourriture. Elles sont alors la cible des prédateurs : la claustration est un avantage sélectif important (Hölldobler et Wilson, 1977). A l'automne la fondatrice est entourée de quelques ouvrières de petite taille qui élèvent le couvain et creusent une galerie qui permettra l'hibernation. Au printemps la reine recommence à pondre, les petites larves qui ont passé l'hiver achèvent leur développement et la colonie peut s'accroître considérablement. Il semble que dans les pays plus septentrionaux les premières ouvrières apparaissent seulement au printemps suivant (Sudd, 1967, p. 136). Pour les espèces adaptées au climat froid comme *M. laevinodis* il n'y a pas de ponte avant le premier printemps (l'essaimage a lieu en automne) et les premières ouvrières apparaissent durant la deuxième année (Brian, 1951).

1. Le vol nuptial

La date du vol nuptial varie selon les latitudes et pour une même latitude selon les années. Elle semble liée à la température printanière dont dépend la reprise de l'activité biologique après l'hibernation, mais aussi aux

conditions climatiques lors de la période du vol nuptial. Celui-ci se produit le plus souvent en fin de journée, vers 18 h, mais parfois à partir de midi. Le vol nuptial s'est produit à Tours, le 21 juillet en 1972, le 10 juillet en 1975 et même le 1^{er} juillet en 1976, année particulièrement sèche et chaude, le 31 juillet en 1977 où le printemps a été très froid. Dans le nord de la France l'essaimage est plus tardif : 5 août 1902 à Beauvais (Janet, 1907, p. 11). En Suisse, pour Forel, 1874, p. 406, il a lieu de mi-juillet à mi-août. En Angleterre c'est du 8 août au 15 septembre (Donisthorpe, 1927, p. 236).

Il semble que le vol nuptial ait lieu simultanément pour toutes les colonies de même espèce dans un même biotope. Ce phénomène est important car il permet des fécondations croisées, entre sexués de colonies différentes.

2. Influence du nombre de reines sur la fondation

L'association de plusieurs reines est nettement favorable pour la formation de la colonie. Dans la nature les femelles se regroupent dans les trous disponibles car elles sont très nombreuses sur le sol le jour du vol nuptial. Ce regroupement a d'ailleurs été observé chez *Lasius niger* et *L. flavus* par de nombreux auteurs (voir Donisthorpe, 1927, p. 240 et 260, Waloff, 1957) et chez *Myrmecocystus mimicus* par Hölldobler et Bry (in Hölldobler et Wilson, 1977). C'est un effet de groupe au sens de Grassé (1946).

Pour étudier l'influence du nombre de reines sur la fondation des nouvelles colonies on a réalisé trois séries de nids comprenant une, deux ou trois femelles essaimantes. Chaque série comportait 10 nids. Le taux de survie des fondations à l'entrée en hibernation a été de 0 % pour les femelles isolées, de 47 % pour les femelles groupées par deux et de 72 % pour les femelles groupées par trois. Parmi ces fondations environ 30 % ont encore deux ou trois reines. Certaines de ces reines surnuméraires mourront durant l'hibernation artificielle au laboratoire, et les autres au printemps. Il faut signaler que cette expérience a été réalisée en 1976 où le printemps a été particulièrement sec. Habituellement les résultats sont nettement meilleurs et on a obtenu en 1972, 90 % de réussite pour les nids comportant trois femelles (sur 17 nids).

D'autres critères permettent de caractériser la réussite des fondations, c'est : le nombre maximal de larves et le nombre d'ouvrières au bout de 2 mois et demi (tableau 1).

Le groupement des reines a donc un effet favorable sur la ponte, le développement des larves et le nombre d'ouvrières qui éclosent. C'est un avantage sélectif très important par rapport à la fondation isolée. Ce

TABLEAU 1

Composition des fondations en fonction du nombre de reines lors de la mise en élevage

Nb de reines (départ)	Nb d'œufs par reine au bout de 8j.		Nb maximum de larves		Nb d'♂ au bout de 2,5 mois	
		n		n		n
1	12,2 ± 11,38	10	12,5 ± 6,89	6	0	1
2	16 ± 8,75	10	33,9 ± 19,96	9	18,2 ± 11,43	6
3	17,4 ± 8,18	10	43,9 ± 24,34	9	28,7 ± 16,03	18

n : nombre de nids

phénomène a été observé au laboratoire par Waloff (1957) chez *L. niger* et *L. flavus*, et Stumper (1962) chez *Camponotus vagus* (avec six femelles seulement), et Wilson (1966, p. 90) chez *Solenopsis invicta*. Dans tous les cas le taux de survie des fondations est amélioré par le groupement et les premières ouvrières apparaissent plus tôt. Chez *Solenopsis* le nombre optimal de reines est de deux à quatre (Wilson, 1966). Chez les Guêpes *Polistes metricus*, Metcalf et Whitt (1977 b) ont montré que le succès des fondations était amélioré 2,25 fois si les femelles sont groupées par deux. Ce serait donc un phénomène assez général. La seule exception connue à ce jour est celle de *Leptothorax nylanderii* où le groupement des reines est défavorable (Plateaux, 1970, p. 447).

3. La ponte des femelles

La ponte des femelles cesse en fin de saison, dans nos conditions d'élevage au bout de 11-12 semaines (voir fig. 2). Cette figure montre par ailleurs que la capacité des femelles à pondre et donc à fonder une nouvelle colonie est très variable. Certaines sont incapables de pondre des œufs en quantité suffisante.

La réussite d'une fondation pourrait être liée à des caractéristiques génétiques : elle serait plus facile chez les hétérozygotes (Winter, *in* Buschinger, 1978 b).

4. Les larves

De très petite taille, les premières larves sont nourries essentiellement d'œufs trophiques venant de la reine qui peut aussi les alimenter par régurgitation. Janet (1907, p. 11) a d'ailleurs observé que des fondatrices sont capables de régurgiter de la nourriture aux mâles ailés placés expérimentalement avec elles.

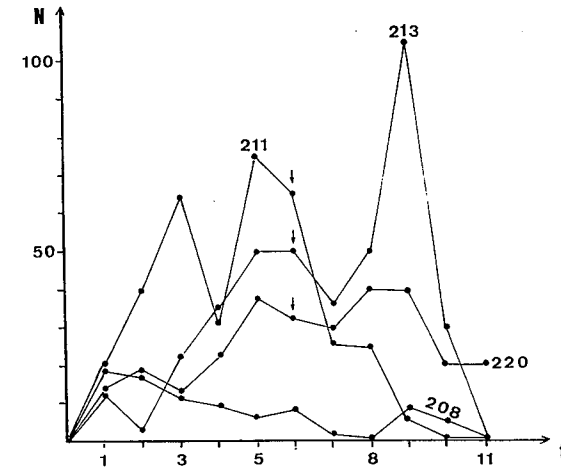


Fig. 2. — Évolution du nombre d'œufs pour quelques fondations en fonction du temps. t, semaines; N, nombre d'œufs; ↓, éclosion des premières ouvrières. Colonie 208 : jamais ouvrières.

La figure 3 représente l'histogramme des largeurs maximales des larves (la longueur est trop variable) et montre trois pics, ce qui semble correspondre à trois stades larvaires. La mesure d'éléments sclérifiés (mandibules et surtout stigmates) permet une estimation plus précise du nombre de stades larvaires; il faudrait vérifier nos données en utilisant cette technique.

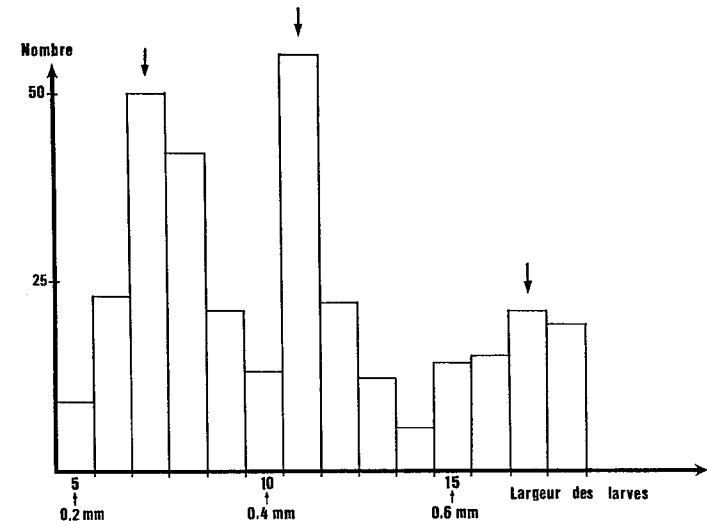


Fig. 3. — Histogramme de tailles (largeur) des larves dans les fondations.

Il serait aussi intéressant de compter le nombre de stades larvaires dans une société âgée de *Lasius*. On peut en effet émettre l'hypothèse d'un développement larvaire abrégé par disparition du dernier stade larvaire dans les fondations, ce qui permettrait l'éclosion des premières ouvrières avant l'hiver. Ce fait a déjà été signalé par Ledoux (1952) chez *Odontomachus*. Par contre chez *Pheidole* les ouvrières et les soldats ont chacun trois stades, les derniers stades sont donc capables de se gonfler pour assurer la croissance (Passera, 1974). Il en est de même chez *Camponotus aethiops* où ouvrières minor et major présentent cinq stades (Dartigues, 1978).

Poldi (1963) estime qu'il faut 50 larves pour obtenir une ouvrière chez *Tetramorium*. Cela signifie que les larves plus âgées mangent aussi les jeunes larves, ce que nous avons pu observer. Il faut par ailleurs un nombre minimal de larves pour obtenir des ouvrières : les colonies qui n'ont jamais eu plus de 20 larves ont toutes échoué (exemple, la colonie 208, fig. 2). C'est un autre aspect de l'effet de groupe (Grassé, 1946).

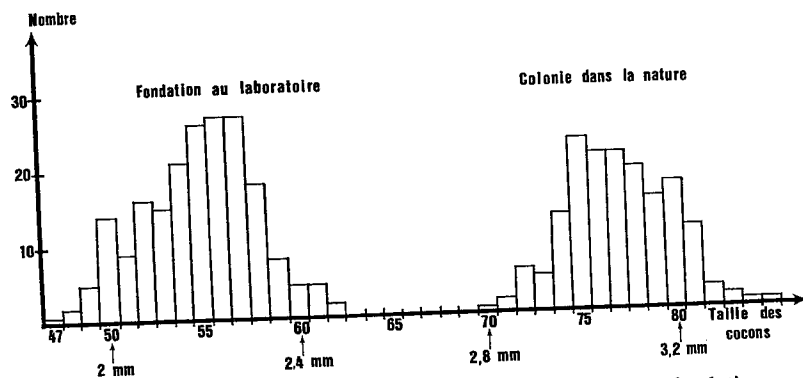


Fig. 4. — Histogramme des tailles (longueur) des cocons dans les fondations au laboratoire ou dans une colonie prélevée dans la nature.

5. Les cocons

La disparition du 4^e stade larvaire (et peut-être du 5^e) entraîne une nyphose prématurée avec des cocons (ou parfois des nymphes nues) de toute petite taille. Si l'on compare sur la figure 4 la longueur des cocons de fondation avec ceux que l'on peut récolter à la même époque dans une colonie naturelle de grande taille on s'aperçoit qu'il n'y a même pas de chevauchement des histogrammes ($\bar{x} = 2,2$ à 2,3 mm pour les premiers, $\bar{x} = 3$ à 3,1 mm pour les seconds). Les ouvrières qui naissent de tels cocons

sont minuscules et ont une longévité réduite, certaines d'entre elles ne vivent que quelques semaines (Goetsch, 1959, p. 144 pour *Pheidole*). La petite taille de ces ouvrières semble liée uniquement à leur mauvaise alimentation larvaire, Goetsch pensait *op. cit.* à un facteur blastogénétique mais Passera (1977) a démontré que les œufs de fondatrice (*Pheidole*) avaient les mêmes potentialités que ceux de reine entourée d'ouvrières.

6. La monogynie

Chez *L. niger* quand plusieurs reines sont associées elles cohabitent sans problème jusqu'à l'apparition des premières ouvrières; mais ensuite soit qu'elles se battent, soit que les ouvrières tuent les reines en surnombre, on aboutit toujours à une reine unique à l'automne, ou au plus tard à la sortie de l'hibernation. La colonie adulte de *Lasius niger* est toujours strictement monogyne. Pisarski et Czechowski (1978) signalent cependant des colonies de *L. niger* polygynes et polycaliques à Varsovie.

Le terme de *Monogynie* a été créé par Reuter en 1913 pour les sociétés de Guêpes où l'on trouve une seule femelle pondreuse indépendamment du mode de fondation de la société. Il ne faut pas confondre Monogynie et Haplomérose. La Monogynie peut être soit primaire : fondation indépendante par une femelle isolée (Haplomérose) ou par essaimage d'une reine avec des ouvrières (Sociotomie), soit secondaire après une association momentanée de plusieurs femelles (Pléomérose). On pourra se reporter à l'article de Baroni-Urbani (1968 b) sur la monogynie chez les Fourmis.

D'anciennes observations de Crawley (*in* Donisthorpe, 1927, p. 240) signalent la mise en place de la monogynie chez *L. niger* par deux mécanismes : les reines s'entretuent ou sont tuées par les ouvrières.

Raigner (1952, p. 28) a observé dans un élevage artificiel un nid composé de 27 femelles lors de l'éclosion des premières ouvrières. En 22 jours la colonie atteint environ 200 ouvrières, et celles-ci éliminent toutes les reines excédentaires. Avec cinq reines et huit ouvrières, il faut 2 mois pour aboutir à la monogynie (Gaspar, 1965). Waloff (1959) ne signale aucune animosité entre reines de *L. flavus*, mais à l'apparition des premiers cocons elles ont tendance à se scinder en petits groupes; par contre chez *L. niger* les reines se battent. Waloff a aussi disséqué les reines et montré que toutes ont des ovaires fonctionnels, et contribuent à la production et à l'élevage du premier couvain. Ce n'est pas le cas pour *Leptothorax gredleri* (Buschinger, 1967) et *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger et Winter, 1976) dont les sociétés polygynes n'ont qu'une seule femelle aux ovaires développés.

Ce mécanisme de *monogynie fonctionnelle* est fréquent chez les Bourdons où la femelle dominante a les ovaires les plus développés (Free, 1955 b). Chez les Guêpes *Polistes* la femelle dominante reconnaît ses propres œufs et mange ceux de ses rivales (Gervet, 1964; West-Eberhard, 1969). L'oophagie différentielle existe aussi chez les Fourmis *Leptothorax curvispinosus* (Wilson, 1974) et a été retrouvée chez des Abeilles *Lasioglossum* (Brothers et Michener, 1974). Chez *Myrmecina graminicola* Baroni Urbani (1968 a) a décrit aussi un cas de dominance éthologique entre deux femelles (basé sur l'observation de deux individus seulement).

La monogynie peut être beaucoup plus stricte : c'est le cas de *Messor ebeninus* (Tohmé, 1972, p. 180) où la femelle qui pond la première massacre les autres.

Wilson (1966, p. 91) a montré que des colonies orphelines de *Solenopsis* acceptent, après refroidissement, de nouvelles reines, mais éliminent rapidement les reines supplémentaires pour n'en garder qu'une. Passera (1963) a essayé d'introduire une reine dans des colonies orphelinées de *Plagiolepis* (sans les refroidir) mais il n'obtient que 20 % de succès.

En regroupant plusieurs fondations ou fragments de colonies on aboutit à une société unique qui peut comporter une ou plusieurs reines selon les espèces. Pour *Crematogaster scutellaris* (Baroni-Urbani et Soulié, 1962) et *Leptothorax exilis* (Baroni-Urbani, 1966) la monogynie est très stricte et une seule reine subsiste. Chez *Plagiolepis pygmaea* les deux reines sont acceptées dans les nids à compartiment unique, par contre dans les nids à promenoir une des deux reines est toujours éliminée (Passera, 1963).

Pour notre part nous n'avons pas effectué d'observation systématique des femelles fondatrices d'un même nid. Chez *L. niger* l'établissement de la monogynie semble assez régulière. A l'automne, lors de l'arrêt de la ponte on observe les résultats suivants (tableau 2) :

TABLEAU 2
Évolution de la monogynie
dans les fondations comportant plusieurs reines

Nombre de ♀ au début	% de nids monogynes à l'automne	Nombre de nids
2	71,4 %	7
3	66,7 %	18

Il n'y a donc pas de différence sensible entre les fondations comportant deux ou trois reines lors de la mise en élevage.

CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES DE LA MONOGYNIE

D'après Hölldobler et Wilson (1977) la monogynie stricte telle qu'on la trouve chez *L. niger* est associée à une individualité très marquée de chaque colonie : les nids sont séparés et entrent en compétition, les ouvrières sont agressives envers les congénères des autres nids, mais l'agressivité interspécifique est faible. La discrimination serait fondée sur l'odeur.

Conclusions du chapitre I

La fondation par les femelles isolées est possible mais très difficile, le regroupement améliore le taux de survie des fondations, et les premières ouvrières apparaissent beaucoup plus tôt.

On a montré que le développement larvaire était très rapide, limité probablement à trois stades, ce qui donne naissance à des ouvrières minuscules. La monogynie, en laboratoire, ne se réalise que lentement puisqu'à l'entrée en hibernation 30 à 40 % des nids ont encore deux ou plusieurs reines, mais la colonie devient toujours tôt ou tard strictement monogyne. Enfin on a observé que la capacité des femelles à fonder une colonie est très variable.

CHAPITRE II : LES COMPORTEMENTS OBSERVÉS

I. Le catalogue comportemental

Il s'agit d'une énumération d'actes reconnaissables facilement, autrement dit d'unités comportementales. Ces unités doivent être exclusives et il n'existe pas de méthode miracle pour les déterminer. Le chercheur doit se fier à son intuition. Fagen et Goldman (1977) ont essayé d'estimer le répertoire complet de diverses espèces (Fourmi, Rhésus et Enfant humain) à l'aide des principales lois statistiques. Chez les Fourmis, le répertoire est peu important (30 à 40 unités différentes), et un échantillon de 2 000 actes est suffisant pour avoir une estimation correcte des possibilités de l'espèce. Par contre lorsque le répertoire est plus complexe, et c'est le cas des Mammifères, il faudrait au moins 50 000 actes pour inclure les comportements rares.

Un répertoire comportemental de Fourmis a été établi par Wallis (1962 a) mais c'est Wilson qui a quantifié pour la première fois des observations avec plusieurs espèces de Myrmicines (Wilson et Fagen, 1974; Wilson, 1976 a, b).

Pour ce travail on s'est préoccupé uniquement des comportements liés à l'approvisionnement de la colonie et des soins au couvain (voir chapitre méthodologie), ce qui correspond d'ailleurs à une partie importante des relations sociales. Sont cependant exclus :

— les toilettes et les léchages interindividuels qui sont pratiqués par tous les individus sans relation apparente avec le polyéthisme (Wilson, 1976 b);

— les activités de construction, le comportement nécrophorique, la défense du nid et les réactions en situation de stress qui sont étudiés par ailleurs au laboratoire (H. Ataya, A. M. Le Roux, G. Le Roux, M. Meudec et H. Verron);

— les transports interindividuels qui n'existent pas chez *Lasius* (Forel, 1874).

A. SOINS AU COUVAIN : d'après Le Masne, 1953, qui a fait une revue complète de la question et a apporté des observations très précises sur de nombreuses espèces de Fourmis. Ces observations ont été confirmées, pour la plupart, par O'Neal et Markin chez *Solenopsis* (1973).

1. Léchage

Les œufs et larves sont fréquemment léchés par les ouvrières et ainsi nettoyés. Il ne semble pas qu'il y ait d'échanges de substances avec les œufs (Markin, 1970). Les léchages de cocons sont beaucoup plus rares.

2. Transport et répartition du couvain dans le nid

Les divers éléments de couvain sont regroupés par catégorie. Dans les tubes d'élevage il y a le plus souvent trois tas : grosses larves, petites larves et cocons. Les ouvrières ont en effet tendance à empiler les larves, ce qui peut conduire à une certaine inefficacité dans l'élevage des larves (Brian, 1956, p. 192). L'état optimal est atteint chez les Vespides et les Apides où chaque élément de couvain occupe une cellule séparée. Chez les Fourmis, quand la construction est possible, chaque cellule à couvain a des caractéristiques bien définies avec un tas de couvain pas trop épais, qui permet le déplacement des ouvrières au-dessus. Dans les nids artificiels, l'élevage du couvain peut être perturbé s'il y a trop de place pour chaque cellule. Brian *op. cit.* a montré chez *Myrmica* que 200 larves qui tiendraient dans une logette d'un nid artificiel sont réparties dans huit logettes par 100 ouvrières. La dispersion se fait en fonction du nombre d'ouvrières disponibles : 50 ouvrières utilisent quatre cellules, et 25 ouvrières deux cellules seulement. Il y a donc une dispersion nécessaire pour les soins et

l'élevage des larves, avec formation de groupes de tâche respectant certaines proportions ouvrières/nombre de larves.

3. Mues et confection du cocon

L'observation des mues larvaires est un phénomène rarissime que l'on n'a pas eu la chance d'observer. Chez *Solenopsis* O'Neal et Markin (1973) ont mesuré la durée des mues : de 20 à 90 mn selon les stades. Les larves de 1^{er} stade ne sont pas assistées par les ouvrières, qui pourront se mettre à cinq pour aider à la mue nymphale.

La confection du cocon se fait avec l'aide des ouvrières qui entassent des matériaux sur la larve, celle-ci les utilise comme point d'appui pour filer son cocon. Dans un nid artificiel, les ouvrières prélèvent des fils au tampon de coton qui bouche l'abreuvoir et les déposent en paquet au-dessus de la larve. Ce comportement n'est d'ailleurs pas lié uniquement à la nymphose, mais peut être aussi un substitut de l'activité constructrice. On observe parfois des nymphes nues (signalées par Raigner, 1952, p. 75). C'est un phénomène habituel dans la nature chez certaines espèces comme *Formica fusca*, mais assez rare chez *Lasius niger*. En nid artificiel il est beaucoup plus fréquent, ce qui est sans aucun doute lié à l'absence de matériaux servant à la confection du cocon. Les larves sont laissées à l'écart pendant les jours qui précèdent la nymphose. La mue nymphale se produit sans l'aide des ouvrières puisqu'elle se passe à l'intérieur du cocon le plus souvent. La sortie du cocon est dépendante des ouvrières qui doivent déchirer le cocon, mais la mue imaginale peut se produire spontanément si on déchire artificiellement le cocon.

4. Alimentation des larves

Les larves de *Lasius*, comme celles de toutes les Fourmis évoluées, sont peu mobiles et entièrement dépendantes des ouvrières pour leur alimentation. Seules les grosses larves peuvent bouger la tête, mais elles semblent incapables de saisir des aliments déposés à proximité immédiate. Les aliments sont toujours déposés par les ouvrières sur la bouche des larves. Pour les espèces capables de régurgitation les aliments sont de deux types : liquides régurgités (trophallaxie) et fragments solides. Les jeunes larves sont nourries uniquement de liquide régurgité auquel viennent s'ajouter quelques œufs. Les larves plus âgées ont une alimentation mixte, mais avec une importance particulière des régurgitations chez *Lasius niger* qui est une Fourmi éleveuse de Pucerons. Les aliments solides sont des œufs, des cadavres de larves, des fragments de proies. Les fragments d'Insectes sont dépecés sans être

malaxés comme c'est le cas chez les Guêpes. La proie peut être enlevée avant consommation complète par la larve et mangée par une ouvrière ou donnée à une autre larve. Le Masne signale des dégorgements d'aliments solides; pour notre part on ne les a jamais observés chez *Lasius niger*.

O'Neal et Markin (1973) ont étudié de manière très précise l'alimentation des divers stades larvaires chez *Solenopsis* : les larves de 1^{er} stade restent sur la pile d'œufs et en consomment un ou deux; les larves de 2^e stade, après avoir mangé un œuf, sont nourries de liquide régurgité ainsi que les larves de 3^e et 4^e stade dont c'est l'aliment exclusif.

Il n'existe pas de position définie de l'ouvrière par rapport à la larve. Les petites larves sont parfois saisies entre les pattes antérieures, et l'ouvrière place la tête de la larve directement au contact de sa bouche, le plus souvent à 180° (fig. 5). L'ouvrière peut solliciter activement la larve avec des mouvements antennaires rapides, lorsque la larve réagit, elle se redresse vers la tête de l'ouvrière en agitant les mandibules. Le Masne *op. cit.* et Brian (1956, p. 193) sont d'accord pour penser que la reconnaissance des larves affamées s'effectue par un système de *test* : les ouvrières ne savent pas à l'avance si la larve acceptera la régurgitation, et distribuent leur activité au hasard. C'est un système peu efficace par rapport à un système basé sur un *signal* qui renseignerait la nourrice à distance. Nos observations sont plus nuancées : il est rare en effet de voir une ouvrière chercher une larve affamée même dans les colonies nourries à profusion. Dans nos colonies toujours un peu sous-alimentées, les nourrices se dirigent directement vers les larves affamées. Cela est particulièrement vrai pour les grosses larves qui sont nourries préférentiellement. Les grosses larves affamées émettent peut être une odeur qui permettrait une reconnaissance à distance, mais rien ne permet de l'affirmer. Il est plus probable que les ouvrières repèrent au cours de leurs explorations du couvain l'emplacement de ces larves et s'informent ainsi de l'état du couvain.

Chez *Ropalidia* les Guêpes distribuent la nourriture aux larves au signal d'un bruissement d'ailes de la reine ou d'une ouvrière (Darchen, 1976).

MISE EN ÉVIDENCE DE LA PRÉSENCE DE SALIVE DANS L'ALIMENT RÉGURGITÉ AUX LARVES

En incorporant du 32 P à la nourriture Gösswald et Kloft (1960) ont montré chez *Formica* que le traceur se retrouve au bout de 24 h, après passage par l'intestin moyen, dans la tête, d'où il est transmis aux larves et aux reines. Les autoradiographies de Gösswald et Kloft ne permettaient

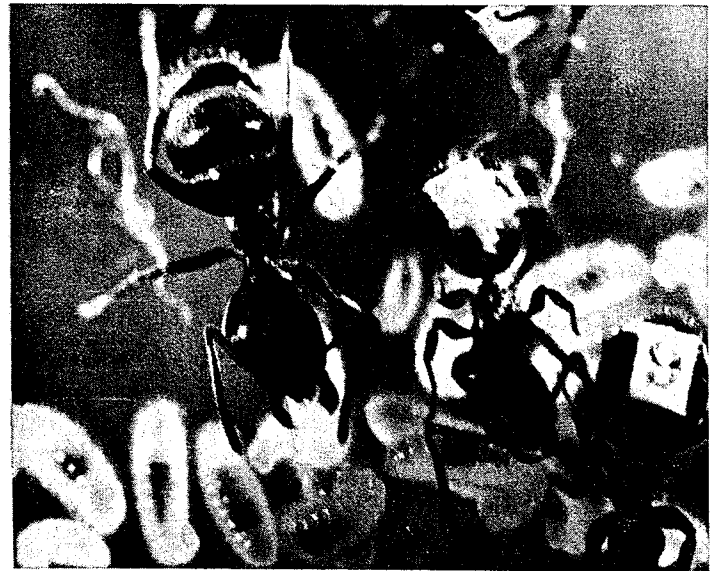
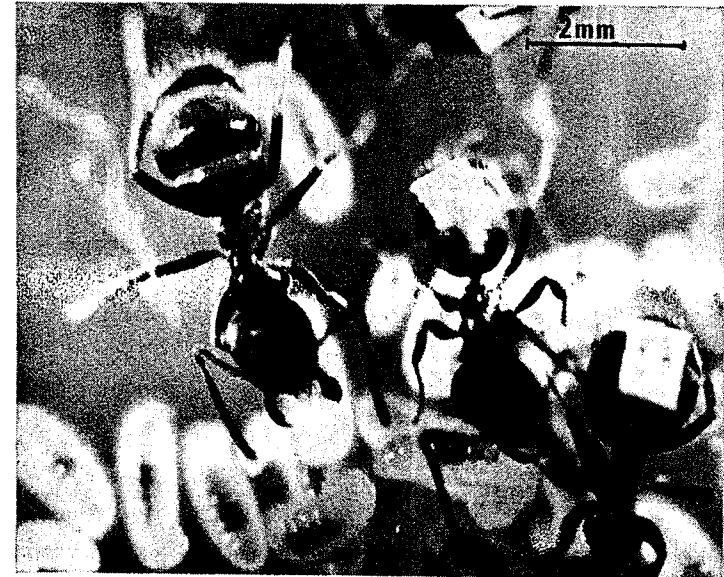


Fig. 5. — Fourmi nourrissant une larve, noter les mouvements des antennes.

pas d'identifier avec précision la glande responsable de cette sécrétion. C'est Naarman (1963), toujours chez *Formica*, qui a montré avec des techniques plus fines qu'il s'agissait des glandes pharyngiennes (ou post-pharyngiennes). Ceci a été confirmé par Delage (1968 *Messor*) puis par Markin (1970) chez *Iridomyrmex* et Bushinger et Kloft (1973) chez *Monomorium*, Peregrine et coll. (1972) n'ont pas réussi à le démontrer chez *Atta*. La glande pharyngienne n'est pas homologue de la glande hypopharyngienne des Abeilles, qui fabrique la gelée royale, contrairement à ce qu'ont écrit de nombreux auteurs (revue de Delage-Darchen, 1976).

LA TROPHALLAXIE PROCTODÉALE

L'existence de cette forme de trophallaxie a fait l'objet d'une controverse entre Torossian et Wilson. Torossian a observé ce phénomène chez plusieurs espèces de Dolichoderines (1959, 1960, 1961). Les larves sont nourries avec des gouttelettes anales émises par les ouvrières, selon un rituel très précis (Torossian, 1972).

Wilson en 1963 (p. 356) a assimilé cet aliment à un œuf trophique, et Torossian a reconnu son erreur en 1965 lors d'une intervention au V^e Congrès de l'U.I.E.I.S. à Toulouse (Comptes rendus du Congrès, p. 301). Cependant, cet auteur parlait encore de l'aliment proctodéal de *Dolichoderus* dans une publication de 1967, puis en 1972. Il a finalement mis en évidence leur origine ovarienne : il s'agit d'œufs abortifs qui sont émis sous forme de gouttelettes liquides (1978).

Wilson a retrouvé chez une Myrmicine (*Zacryptocerus*) une forme de trophallaxie avec émission d'une gouttelette à l'extrémité de l'abdomen, qu'il a appelé... *trophallaxie abdominale* car l'origine du liquide est inconnue (Wilson, 1976 b).

RYTHME D'ALIMENTATION CHEZ LES LARVES

Il y a incontestablement un rythme d'alimentation chez les larves car elles ne sont pas toutes nourries en même temps. La durée de nourrissage de chaque larve est d'ailleurs très variable : de quelques secondes à plusieurs minutes. Le flux de liquide peut être discontinu, sans rupture de contact entre l'ouvrière et la larve. Le Masne croit à une possibilité d'inversion du flux et il me semble bien avoir vu parfois des ouvrières se nourrir sur une larve pendant quelques secondes mais l'observation directe de ce phénomène est très difficile.

5. Les sécrétions larvaires

(a) Régurgitations

Elles ont été mises en évidence chez les Guêpes par Janet en 1895, et existent de manière générale chez la plupart des Insectes sociaux. Les gouttelettes de liquide émises par la bouche des larves seraient la récompense des ouvrières. Pour Le Masne (1953) elles peuvent être émises spontanément ou à la suite de sollicitations antennaires par les ouvrières. Le Masne admet qu'il n'y a pas de réciprocité immédiate mais seulement globale. Chez les Guêpes, les larves émettent fréquemment une gouttelette buccale qui est léchée avidement par les ouvrières et les sexués. Brian et Brian (1952) ont écrit que les ouvrières ne boivent pas le liquide récolté par l'expérimentateur en stimulant des larves. Pour ces auteurs ce liquide n'est attractif que dans la situation de contact avec les larves; si la substance était réellement stimulante elle serait absorbée dans toute situation. En réalité la conclusion des Brian est liée à une erreur expérimentale (déjà signalée par Maschwitz, 1966) car la salive était offerte en même temps qu'une solution de saccharose très attractive ce qui explique le désintérêt pour le liquide régurgité. Cette régurgitation des larves chez les Guêpes a un rôle simple. Il s'agit incontestablement d'une réserve de nourriture pour les ouvrières et les mâles en cas de disette (Montagner, 1963, 1966; Maschwitz, 1966; Wüst, 1973). Chez les Fourmis elle constitue la nourriture principale des reines chez certaines espèces, par exemple *L. curvispinosus* (Wilson, 1975 b). Il s'y ajoute aussi une possibilité de néoglucogenèse chez les larves de Guêpes *Vespa orientalis*, alors que les adultes en sont incapables (Ishay et Ikan, 1968). On a ainsi une forme assez extraordinaire de *division biochimique du travail*. Ce n'est pas général car les adultes de *Vespa germanica* peuvent digérer les protéines (Spradbery, 1973).

Il est difficile d'imaginer une véritable régurgitation de la part des larves car elles ne possèdent pas de jabot comme les ouvrières, et l'estomac est fermé à l'avant par un proventricule (Wheeler, 1910, p. 78). Les émissions de liquide par la bouche sont donc des sécrétions salivaires. Cette sécrétion larvaire provient des glandes labiales, en effet il s'agit de la glande exocrine la plus développée chez les larves (Wüst, 1973, chez *M. pharaonis*).

Chez *Ropalidia* le bruissement des ailes représente un signal important, et très original pour les Insectes sociaux, dans le déclenchement des échanges alimentaires adultes-couvain : nourrissage des larves (voir plus haut) mais aussi récolte des sécrétions buccales des larves par les ouvrières (Darchen, 1976).

(b) *Sécrétions anales*

Les larves rejettent aussi des sécrétions anales qui sont de deux types : des gouttelettes de liquide et le méconium.

La sécrétion liquide provient du rectum, son émission est spontanée ou provoquée par une ouvrière (Le Masne, 1951; Markin, 1970; Wüst, 1973). Il existe entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur de la larve une communication qui permettrait la reprise de l'eau de l'intestin moyen. Cela expliquerait la quantité importante d'excrétas liquides (Bonavita et Poveda, 1972). Chez les Dolichoderines ils représentent la totalité des émissions larvaires (Markin, 1970).

Le méconium correspond à l'ensemble des excréments larvaires rejetés en une seule fois à la mue nymphale. Les ouvrières semblent contribuer à son expulsion en le tirant avec leurs mandibules. Chez les Myrmicines (nymphe nue), les méconiums sont en général complètement consommés par les ouvrières, s'ils sont trop nombreux ils sont rejetés avec les détritux à l'extérieur du nid. Chez les Formicines le méconium reste enfermé dans le cocon. Chez les Ponerines il est rejeté à travers un orifice existant dans le cocon et consommé ensuite (Le Masne, 1951).

B. L'APPROVISIONNEMENT DE LA COLONIE

1. *Les pourvoyeuses*

Dans nos tubes d'élevage avec milieu extérieur limité, la nourriture est rapidement trouvée par les exploratrices. Il ne semble pas que l'odeur soit déterminante dans la découverte au-delà de quelques millimètres. Les exploratrices sont les *pourvoyeuses primaires* qu'on appellera P_1 . Elles sont parfois immobiles près de l'entrée du nid, mais alors elles sortent très rapidement, car elles sont très sensibles aux stimulations du milieu, en particulier à l'ébranlement du nid consécutif à l'introduction de la nourriture. Ces *pourvoyeuses primaires* se nourrissent et reviennent au nid où elles recrutent à l'aide d'une parade d'autres ouvrières (voir paragraphe 2). Elles effectuent de nombreux aller-retours, et régurgitent le contenu de leur jabot aux individus restés dans le nid. Elles sont toujours très peu nombreuses dans le nid : 2 à 5 % de la population pour Wallis (1961), un à deux individus dans nos colonies (soit un pourcentage plus élevé car l'effectif est plus faible).

Les *pourvoyeuses secondaires* (P_2) sortent après le retour au nid des *pourvoyeuses primaires* :

- en réponse à une parade de recrutement d'une P_1 ;
- ou à la suite d'une trophallaxie avec une P_1 .

D'autres P_2 peuvent sortir beaucoup plus tard, elles ont reçu de la nourriture et l'ont régurgitée avant d'entreprendre une sortie. Dans ce cas, à leur retour au nid, elles trouveront toutes les ouvrières gavées et seront obligées de garder leur nourriture sans trouver de solliciteuse.

Ces deux types de Fourmis P_1 et P_2 sont parfois difficiles à distinguer car dans les conditions de jeûne léger où sont faites les expériences, le recrutement est peu marqué, aussi P_1 et P_2 ne sont pas différenciées par l'analyse des correspondances.

Il faut signaler enfin que certaines pourvoyeuses ne trouvent pas de solliciteuse pour partager l'aliment qu'elles ont emmagasiné dans leur jabot, soit parce qu'elles sortent trop tard (cas des P_2 , voir plus haut) soit parce qu'elles ne sollicitent pas assez activement les receveuses potentielles. Il est probable que l'aliment qu'elles gardent représente une *réserve de nourriture* utilisable pour la colonie dans les heures ou les jours qui suivent. Ce phénomène est particulièrement accentué chez *Tapinoma* (Lenoir, 1979) dans le cas de l'alimentation *protéique* : en effet on verra par exemple, sur la figure 6, les Fourmis n^{os} 49, 65, 12 et 61 se nourrir sur le miel et le distribuer à de nombreuses solliciteuses, alors que les Fourmis n^{os} 3, 15, 18, 20, 57, 70, 82, 84 et X_2 gardent toute l'hémolymphe de *Tenebrio* qu'elles ont stocké dans leur jabot. Il en est de même dans la figure 7 où la Fourmi n^o 65 est la seule pourvoyeuse qui distribue son aliment (miel) alors que les autres gardent le leur (hémolymphe). Il est exceptionnel que les pourvoyeuses primaires se comportent de cette manière : elles distribuent très rapidement leur nourriture.

Chez *Tapinoma* on note parfois une préférence de certaines pourvoyeuses envers un type d'alimentation carné ou sucré, ainsi la Fourmi n^o 65 (colonie BX) ne se nourrit dans 13 cas *que* sur le miel, et dans trois cas *à la fois* sur le miel et le *Tenebrio*. A l'inverse la Fourmi n^o 4 (BX) va sept fois sur le *Tenebrio* et deux fois sur les deux aliments (tout en restant beaucoup plus longtemps sur le *Tenebrio*, et l'individu n^o 57 ne va *que* sur le *Tenebrio* (10 fois). Le pourcentage d'ouvrières pourvoyeuses manifestant une préférence très marquée varie selon les colonies de 10 à 75 % (Lenoir, 1979).

Cette spécialisation n'a pas été retrouvée chez *Lasius niger*.

Chez *Lasius fuliginosus* on trouve trois types d'ouvrières qui coopèrent : les constructrices, les transporteuses de particules solides et les collectrices du miellat qui joue le rôle de glue dans la fabrication du carton du nid (Maschwitz et Hölldobler, 1970). L'existence des spécialistes dans le milieu

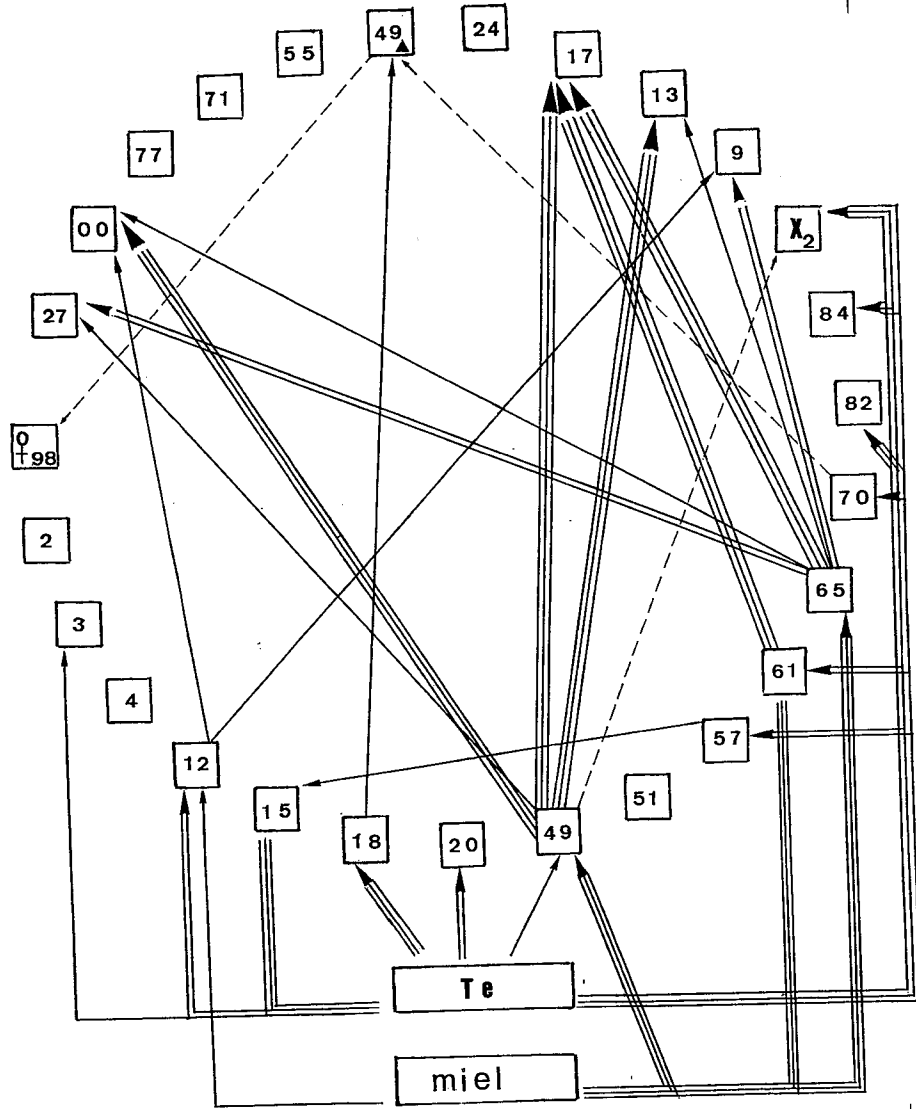


Fig. 6. — Relations trophiques colonie BX (*Tapinoma*) 27 juillet. Temps en secondes. — — — 0 à 50; ——— 50 à 100; ===== 100 à 200; ≡≡≡ > 200. Te : Tenebrio. La direction des flèches indique le sens du flux trophique.

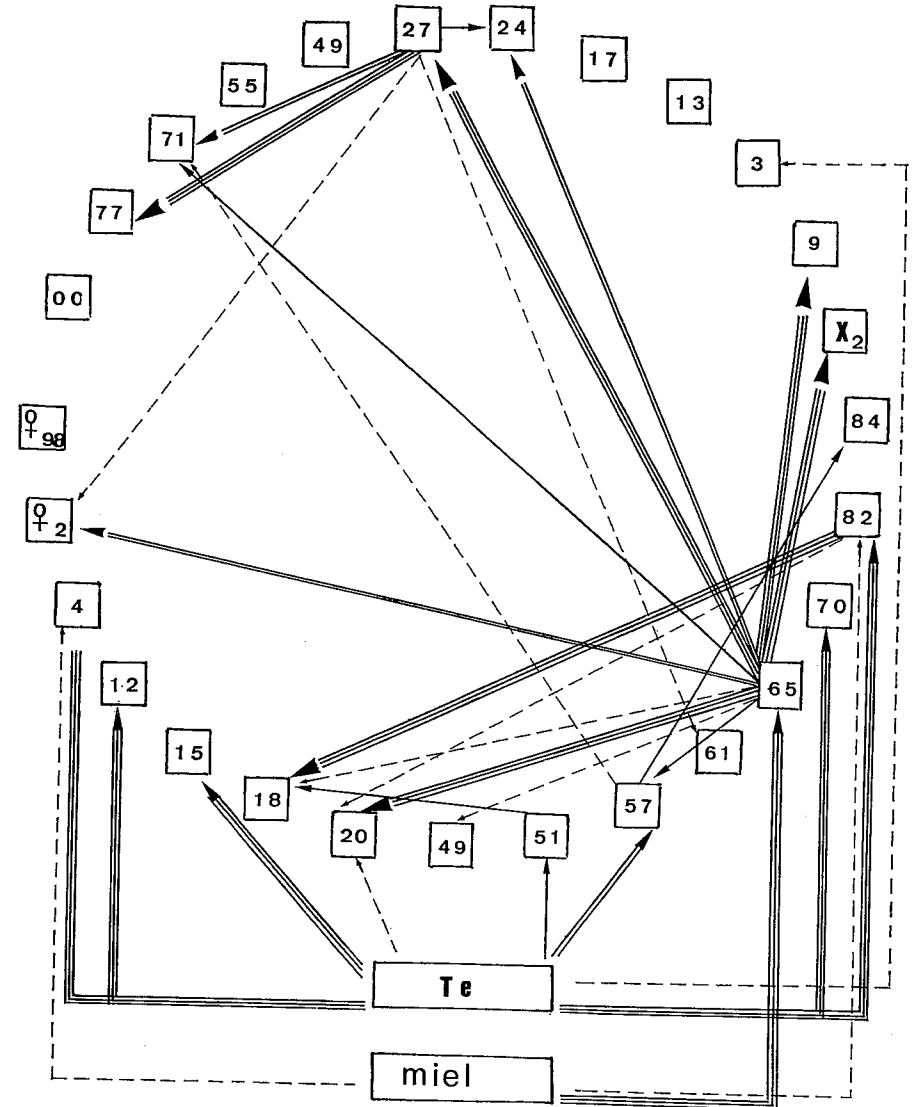


Fig. 7. — Voir la figure 6 (25 juillet).

extérieur du nid est bien connue chez les Fourmis rouges où certains individus sont chasseurs alors que d'autres récoltent le miellat (Kiil, 1934; Otto, 1958; Horstmann, 1973). Chez *Camponotus*, le nectar et le miellat sont recueillis par des ouvrières différentes (Gotwald, 1968). Chez

Pseudomyrmex on observe trois types d'individus : récolteuses de nectar, cueilleuses des folioles ou gardiennes agressives (Beuling et Janzen, 1969). Cette spécialisation est le plus souvent liée à la taille : chez *Formica polyctena* les plus grandes ouvrières chassent, les autres récoltent le miellat (Otto, 1958), les ponts d'Oecophylles pour la fabrication des bourses sont réalisés par les grandes ouvrières (Hemmingsen, 1973), les transporteuses de feuilles chez *Atta* sont plus grandes que les transporteuses de fleurs (Cherret, 1972). La spécialisation dans le milieu extérieur n'est pas une règle générale chez les Fourmis, elle n'existe pas chez *T. caespitum* (Dobrzański et Dobrzańska, 1975) où les pourvoyeuses sont aussi transporteuses de matériaux.

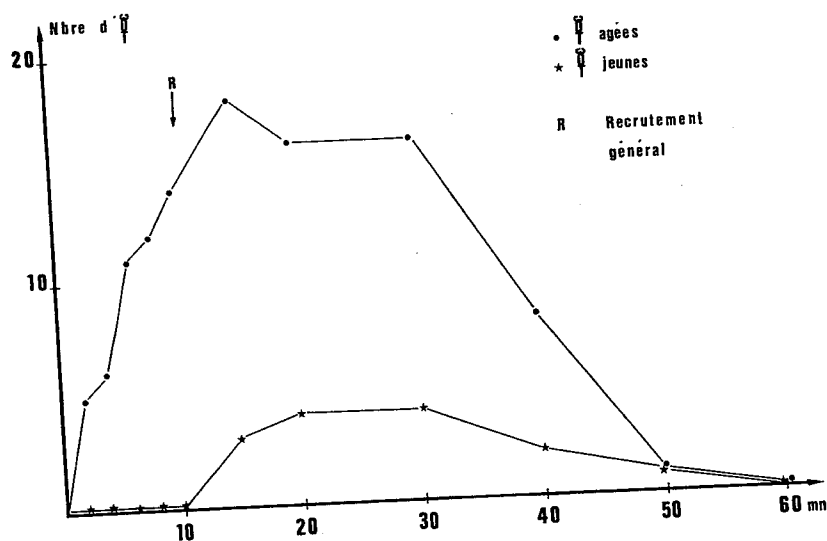


Fig. 8. — Évolution du nombre d'ouvrières sur la source de nourriture pour un nid composé de 20 ouvrières âgées et de 20 ouvrières de 8 jours, après un jeûne de 1 semaine. R, recrutement.

2. Recrutement

Il a fait l'objet d'un très grand nombre de travaux approfondis (revue de Wilson, 1971 et plus récemment Hölldobler, 1976 chez *Pogonomyrmex*, Traniello, 1977 chez *Camponotus*; Cammaerts, 1977 chez *Myrmica*). On en trouvera un exemple chez *Lasius* avec la figure 8 qui représente une colonie composée de 20 ouvrières âgées et 20 ouvrières de 8 jours, après une privation alimentaire d'une semaine.

Dans la plupart de nos expériences (jeûne de 2 à 4 jours) il n'y a que très peu de recrutements. Bethe (1898, *in* Sudd, 1967, p. 43) avait déjà soupçonné l'existence d'un sens topochimique chez cette espèce. Carthy (1951) a fait de nombreuses expériences pour prouver l'existence des traces chimiques. La Fourmi rentrant au nid, laisse traîner à intervalles réguliers son abdomen sur le sol et dépose des substances produites par le rectum (Hangartner, 1967). Ce dernier auteur a travaillé avec *L. fuliginosus* (qui n'appartient pas au même sous-genre que *L. niger*) et le recrutement chez cette espèce s'apparente au *recrutement chimique de masse* (chemical mass recruitment) de Wilson (1971). La phéromone de piste à elle seule a un effet à la fois d'activation et d'orientation. Les parades de recrutement n'augmentent guère l'action de la phéromone. Dans certaines espèces comme *Camponotus pennsylvanicus*, la trace est plus efficace si elle est accompagnée de parades de recrutement (Traniello, 1977). On n'a pas abordé ce problème chez *L. niger* mais on verra plus loin (page 164) qu'il peut y avoir recrutement en l'absence totale de parade quand les pourvoyeuses ramènent du couvain dans le nid. Il en est de même lorsque la colonie jeûne depuis 1 jour ou 2. Quand la colonie est affamée, le dépôt de trace s'accompagne de recrutement tactile, avec une efficacité très grande mais la quantité de trace déposée est plus importante comme l'a montré Hangartner (1970) chez *Acanthomyops interjectus*, proche de *Lasius*. Ce mécanisme permet une adaptation maximale à la source de nourriture.

II. La trophallaxie entre adultes

A. LE DÉROULEMENT DE LA TROPHALLAXIE ENTRE ADULTES (fig. 9)

C'est Janet (1895, p. 105) qui a distingué pour la première fois les comportements de donneuse et de receveuse chez le Frelon.

Chez les Fourmis, il est facile de reconnaître à l'observation, la donneuse de la receveuse. La première a en général l'abdomen gonflé par le miel emmagasiné dans son jabot; elle le régurgite en laissant sourdre une gouttelette entre ses mandibules ouvertes. Ses antennes sont relativement immobiles, le plus souvent écartées, le scape dirigé vers l'arrière et le fouet parallèle à l'axe du corps. La receveuse au contraire palpe en permanence la donneuse à l'aide de ses antennes. Pour cela elle peut prendre appui sur la tête de sa partenaire avec ses pattes antérieures, tandis qu'elle se dresse sur ses pattes moyennes et postérieures. Le plus souvent sa tête est inclinée à 90° par rapport à celle de la donneuse. Chez *Myrmica* la receveuse peut striduler.

Les séquences comportementales de la trophallaxie ont été décrites chez les Fourmis par Wallis, 1961 (*F. fusca* et *F. sanguinea*). Hölldobler, 1970, 1973 b (*F. sanguinea*) Lenoir, 1973 a (*M. laevinodis*). Chez les Guêpes et les Abeilles on a les travaux de Free (1956), Montagner (1966) Montagner et Pain (1971 a, b, 1973).

1. La régurgitation spontanée

Dans les nids affamés puis nourris abondamment, on observe souvent des régurgitations spontanées d'ouvrières gavées. Les receveuses peuvent alors se nourrir sans aucun contact antennaire avec la donneuse (c'est fréquent chez *Camponotus*). Si 2 Fourmis régurgitent simultanément à la suite de sollicitations antennaires réciproques, on aura une énorme goutte de liquide qui peut engluier les mandibules des deux donneuses pendant plusieurs minutes. C'est ce que Chauvin appelle un échange double (1968, p. 201). Parfois l'ouvrière gavée peut se débarrasser de sa charge et régurgiter sur le sol du nid. Les régurgitations spontanées ont été signalées par Jaisson (1969) chez *Myrmica*, Hölldobler (1973 b) chez *F. sanguinea*, Traniello chez *Camponotus* (1977) et Markin (1970) chez *Iridomyrmex*. Ce dernier auteur a montré qu'une ouvrière gavée peut se débarrasser ainsi du quart du contenu de son jabot. Ce phénomène existe aussi chez les Guêpes (Montagner, 1966). Il se produit chez *M. rubra* dès que le sirop qui sert à alimenter les Fourmis dépasse 10 % de sucre (Brian, 1973).

2. La sollicitation

Grassé (1949) signale que les soldats de *Calotermitidae* obtiennent l'aliment proctodéal en sollicitant les ouvriers avec leurs antennes, leurs palpes et parfois même leurs pattes antérieures. Free (1956) a fait, chez l'Abeille, une étude systématique des stimulations qui déclenchent les comportements d'offre et de demande, En ce qui concerne les Fourmis, Le Masne (1951) décrit la sollicitation de la façon suivante : « avec des mouvements très rapides de ses funicules antennaires, et parfois de ses tarsi antérieurs, la sollicitatrice se met à frapper ou à caresser le dessus ou les côtés de la tête de sa congénère ».

Le Masne *op. cit.* note qu'une ouvrière approvisionneuse, dont le jabot est plein, offre la nourriture sans attendre la sollicitation et peut même, par des mouvements d'antennes, forcer une autre ouvrière à accepter l'aliment régurgité. Lange (1960) signale que chez *F. polyctena*, l'initiative de l'échange revient fréquemment à l'ouvrière venant de se nourrir qui offre à ses congénères. Vowles (1955) décrit aussi une donneuse recherchant

activement une receveuse. En fait, le comportement trophallactique semble lié, selon Sudd (1957), à l'état physiologique de la colonie. En période de pénurie, l'échange alimentaire est généralement induit par une sollicitation qui ne paraît plus nécessaire quand la nourriture abonde. C'est ce qu'a montré Wallis (1961) : si les Fourmis sont affamées 90 % des initiatives proviennent des sollicitatrices.

Pour Hölldobler (1970, 1973 b) les mouvements de pattes antérieures sur les pièces buccales et en particulier le labium de la donneuse déclenchent la régurgitation. Il s'agirait donc d'un signal purement tactile. Il est possible de provoquer des régurgitations de Fourmis gavées en stimulant artificiellement leur labium.

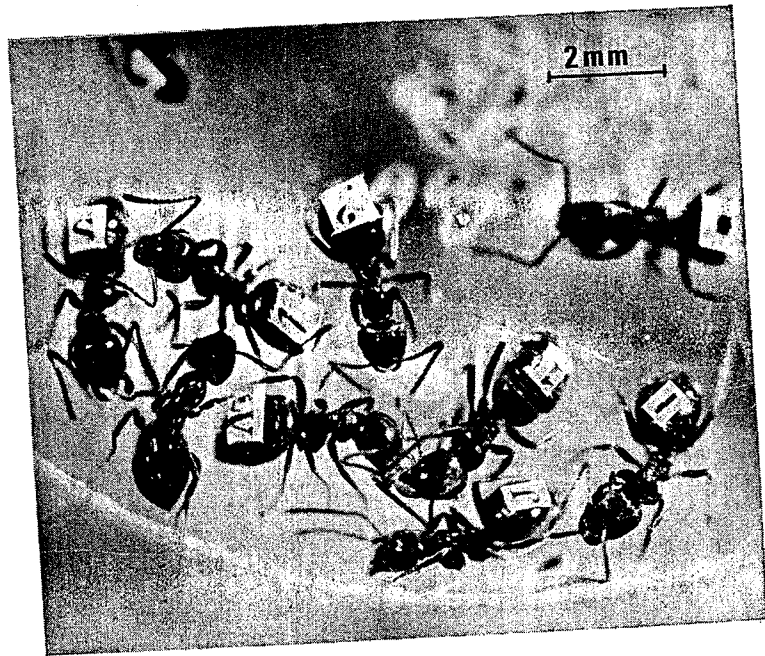
3. Rôle des battements antennaires et des pattes antérieures

L'importance des antennes dans la trophallaxie a été étudiée à l'aide d'ablations par Jaisson (1969) chez *Myrmica*, Free (1956), puis Pain et coll. (1978) et Galliot et Azouef (1979) chez l'Abeille. Wallis (1961) chez *F. fusca* et *F. sanguinea* a montré que les battements antennaires et des pattes antérieures sont utilisés aussi bien par la donneuse que par la receveuse. Les battements des pattes antérieures sont le signe d'une motivation forte et plus fréquente chez la receveuse.

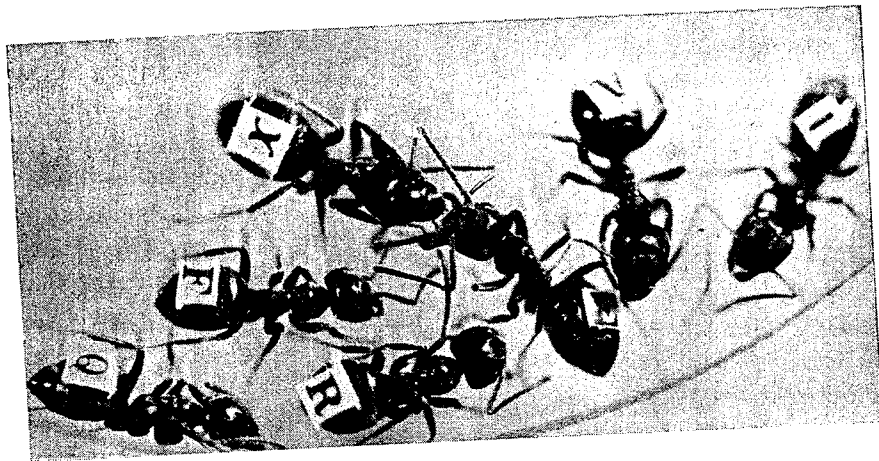
Chez les *Myrmica*, les pattes n'interviennent durant l'échange que dans des circonstances bien précises, par exemple pour changer de position, ou pour répondre à une stimulation de la donneuse. La fin de l'échange est précédée de battements des tarsi qui servent ensuite de point d'appui pour le retrait de la receveuse (Lenoir, 1973 a).

Chez *Lasius*, la receveuse utilise ses pattes antérieures tout au long de l'échange de nourriture. Elle effectue des palpations plus ou moins rapides selon son niveau de motivation. On se rapproche des comportements décrits par Wallis pour les *Formica*. Le rôle des pattes antérieures est beaucoup plus important chez les *Formicinae* que chez les *Myrmicinae* dans le déroulement de la trophallaxie (Lenoir, 1973 b, c).

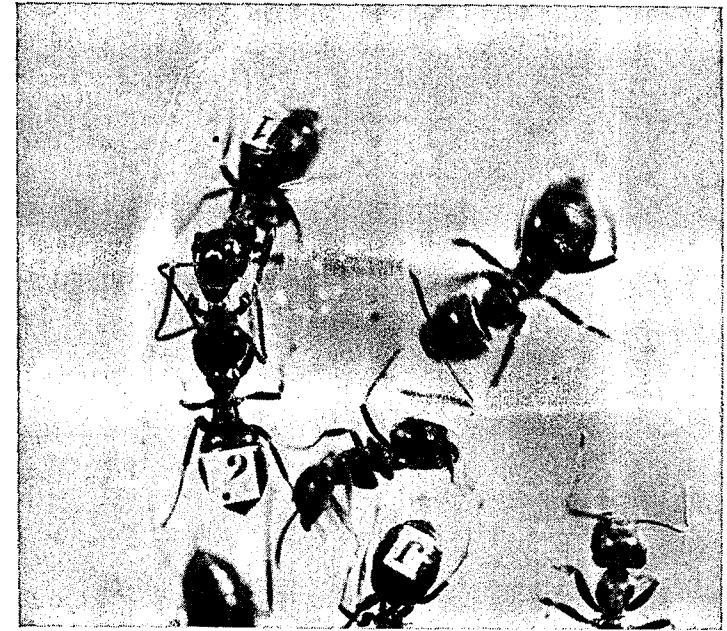
La trophallaxie se caractérise en plus de la posture et des battements antennaires ou des tarsi par des mouvements de palpes : les palpes labiaux de la receveuse sont projetés périodiquement vers l'avant. Il est même possible, chez *Camponotus*, de noter une inversion momentanée du comportement trophallactique, la donneuse devenant receveuse et réciproquement (Lenoir, 1973 c). Bonavita et coll. (1977) ont montré avec des isotopes radioactifs qu'il y avait une véritable inversion du flux de liquide.



A



B



C

Fig. 9. — Trophallaxies entre ouvrières.

4. Distinction trophallaxie-léchage

Il est parfois délicat de différencier les trophallaxies des comportements de léchage. On caractérise plusieurs types d'activités :

— certaines espèces sont incapables de régurgiter, telles les *Aphaenogaster* mais il arrive qu'une *Aphaenogaster* en élevage mixte avec des *Myrmica* présente entre ses mandibules entrouvertes, une goutte de miel qui est absorbée par une congénère. Ce comportement est différent d'une véritable trophallaxie car il n'y a jamais régurgitation, ni le déploiement de la langue qui l'accompagne (Delage et Jaisson, 1969);

— souvent les ouvrières pourvoyeuses ont des traces de miel sur leurs pièces buccales et celles-ci sont léchées par les nourrices. Markin (1970, p. 131) a montré à l'aide d'isotopes radioactifs chez *Iridomyrmex* que les traces de nourriture sucrée se trouvent surtout sur les pièces buccales et les palpes, il y en a très peu sur les antennes. Le léchage succède souvent à une trophallaxie lorsque les réserves de la donneuse sont épuisées;

— enfin, on assiste parfois à de véritables toilettes interindividuelles des pièces buccales, la Fourmi léchée écartant au maximum ses mandibules. Dans ce cas, il n'y a aucune confusion possible avec une trophallaxie.

De toutes façons :

— la conjugaison trophallactique est stable, alors qu'une prise de nourriture par léchage est perturbée par le moindre déplacement du tube d'élevage (Delage et Jaisson, 1969);

— la régurgitation s'accompagne toujours de mouvements de la langue.

5. Comportement de la reine

La reine a un comportement très différent selon les espèces. Celle de *Solenopsis* qui est de taille énorme par rapport aux ouvrières, a en permanence une cour d'ouvrières minuscules qui lui régurgitent les unes après les autres de la nourriture sans qu'elle ait besoin de les solliciter (Le Masne, 1951, p. 1107 et Wilson, 1962 *b*, p. 164). Ce dernier auteur a d'ailleurs émis l'hypothèse de l'existence d'une hormone céphalique qui serait émise par la reine. Dans d'autres cas, la femelle doit solliciter les ouvrières pourvoyeuses pour obtenir des régurgitations. Chez *Monomorium pharaonis* elle peut ainsi solliciter pendant 20 mn sans succès, mais alors les échanges sont plus longs qu'entre ouvrières et peuvent durer jusqu'à 8 mn (Sudd, 1957). Chez *M. laevinodis*, espèce très polygyne, la femelle semble avoir plus de succès : elle est nourrie immédiatement et peut s'interposer efficacement dans une trophallaxie entre deux ouvrières. Chez *Lasius niger* il en est de même. La reine est plus ou moins active selon son état physiologique, elle peut être nourrie directement par les pourvoyeuses, ou au contraire, après un temps plus long, par des ouvrières du nid. Elle n'ingère jamais d'aliments solides. D'après Gösswald et Kloft (1960) les reines de *F. polyctena* sont nourries uniquement de la salive des glandes labiales.

De temps à autre les reines régurgitent de la nourriture qui est absorbée par les ouvrières. Ceci existe surtout chez les Termites où, quelque soit l'âge de la société, le couple royal sert de point de départ à d'importants échanges (Alibert, 1968). Les reines d'Abeilles sont toujours de faibles donneuses, elles ne régurgitent jamais plus de 20 % de leur nourriture, alors qu'au contraire toutes les ouvrières acceptent de donner à la reine de 50 à 85 % de leurs réserves (Pain et coll., 1973).

Le comportement de la reine évolue en fonction de son âge. La femelle fondatrice soigne les larves comme les ouvrières nourrices. Elle régurgite aux premières ouvrières qui sont toutes petites et ne sortent pas à la

recherche de nourriture (O'Neal et Markin, 1973; Černa, 1978). La reine âgée ne s'occupe jamais du couvain, elle ne régurgite plus (ou exceptionnellement) aux ouvrières, elle ne va pas sur la nourriture même si elle est très proche (sauf dans les colonies en voie de dépérissement, Le Masne, 1953, p. 45).

B. FACTEURS INFLUENÇANT LA TROPHALLAXIE

1. Rôle de l'olfaction

Wallis (1961) a montré que la vue n'intervient pas dans les sollicitations chez les Fourmis. Il était donc intéressant d'essayer de voir, dans le déclenchement de la sollicitation, le rôle de l'odorat dont les récepteurs sont situés essentiellement sur les articles des antennes (Jaisson, 1969). Pour cela on a effectué chez *Myrmica*, des expériences avec des animaux nourris avec du saccharose qui n'émet pas d'odeur volatile. Schmidt aurait montré en 1938 que plusieurs espèces de Fourmis (dont *L. niger*) perçoivent les hydrates de carbone uniquement par contact avec les antennes ou les pièces buccales. Le nombre de sollicitations décroît de 65 % environ, mais le pourcentage de sollicitations efficaces reste stable. Cela montre l'importance de l'olfaction dans le repérage de la donneuse potentielle, ensuite ce sont les contacts antennaires qui permettent l'échange (Lenoir, 1972 *b*). Wilson (1962 *b*, p. 164) a émis l'hypothèse de l'existence d'une phéromone déclenchant la régurgitation, mais tous les essais pour la mettre en évidence ont échoué jusqu'ici.

2. Température

La température optimale de régurgitation varie selon les espèces. Elle est de :

— 30-32,5°C chez *Iridomyrmex humilis* qui est une espèce méditerranéenne (Markin, 1970, p. 135-136);

— 24-26°C chez *F. polyctena* de nos régions (Gösswald et Kloft, 1960).

On peut penser que *L. niger* a un optimum voisin de celui de *F. polyctena*, correspondant à la température de la salle climatisée (25 ± 1°C) où les expériences se sont déroulées.

3. Humidité

La trophallaxie sert aussi à compenser les pertes d'eau :

— Chez *F. fusca*, Wallis (1961) a montré qu'une dessiccation partielle des ouvrières entraîne un accroissement du nombre des sollicitations envers les ouvrières normales;

— on a, d'autre part, montré que les ouvrières de *Myrmica* placées dans une atmosphère sèche ont tendance à garder le contenu de leur jabot (Lenoir, 1972 b).

4. Influence de la qualité de la nourriture

Chez *Myrmica* les Fourmis nourries avec une solution de saccharose présentent des échanges plus longs que si elles sont nourries avec du miel (Lenoir, 1972 b). Ce fait a été attribué à la différence de viscosité des aliments : un liquide fluide étant plus facilement échangeable qu'un aliment visqueux. Le jabot peut se distendre considérablement chez les espèces qui se nourrissent de nectar et de sécrétions de Pucerons. Chez *F. polyctena*, le volume du jabot peut atteindre $4,5 \text{ mm}^3$ (Hortsmann, 1970).

La bibliographie donne deux indications complémentaires :

— Markin (1970, p. 131) observe chez *Iridomyrmex* que le temps passé sur la nourriture est proportionnel à sa viscosité. Cela confirmerait notre hypothèse. Cependant les *Myrmica* évitent les fortes concentrations (40 %) (Brian, 1973);

— toutefois, Mallet et Dewandel (1970) ont montré que le saccharose était très attractif pour *Lasius niger*. Ce deuxième facteur pourrait donc intervenir chez *Myrmica*, bien que cette Fourmi soit omnivore. Les échanges seraient d'autant plus longs que la régurgitation et l'absorption sont aisées, et que la receveuse est plus motivée;

— une nourriture à base de protéines (solution d'hémolymphe de Moustiques) est moins attractive pour *Iridomyrmex humilis* (Markin, 1970, p. 133) : une ouvrière marquée (32 P) distribue en 24 h seulement 48 % du contenu de son jabot à 32 ouvrières, alors qu'avec une solution sucrée, elle alimente 90 à 97 ouvrières. Il n'est pas impossible que les préférences alimentaires varient avec l'âge : les Abeilles âgées sont moins attirées par le miel que les jeunes (Barker et Lehner, 1974).

5. Privation alimentaire

Diverses expériences ont montré les faits suivants :

— les ouvrières sont très sensibles à une carence alimentaire prolongée, la mortalité devient importante à partir d'une douzaine de jours de jeûne (en l'absence de larves);

— la période la plus favorable pour l'observation d'une activité trophallactique intense est comprise entre 6 et 11 jours de jeûne, mais il est difficile de faire des observations individuelles car on a souvent des grappes

d'ouvrières autour d'une donneuse. Pour cette raison on a choisi une durée de privation de nourriture inférieure à 1 semaine pour la plupart des expériences avec les Fourmis marquées.

Wallis (1962) distinguait chez *Formica fusca* trois catégories de nids : ceux privés de nourriture pendant 1 à 5 jours (satiété relative), 6 à 9 jours (cas intermédiaire) et plus de 10 jours (relativement affamés). Elle constate (p. 602) qu'il y a peu de différence entre les nids au-delà de 6 jours, mais qu'en deçà l'activité trophallactique est réduite.

En fait, le problème est plus complexe : Markin (1970, p. 133) a mis en évidence chez *Iridomyrmex* une sorte d'excitation due aux échanges. Il introduit, dans une colonie affamée depuis 4 jours, une ouvrière nourrie avec une solution de saccharose marqué au phosphore radio-actif, et constate qu'en 24 h cette ouvrière distribue 90 % de sa nourriture entre 97 ouvrières. Si le nid a déjà été nourri 6 h auparavant, l'ouvrière ne donnera plus que 30 % du contenu de son jabot, mais entre 109 ouvrières. Enfin, s'il introduit 21 ouvrières gavées (dont 1 seule avec le marqueur) toutes les ouvrières de la colonie sont touchées; ici, 155 en moyenne. Donc les trophallaxies ne correspondent pas à une simple distribution de nourriture mais à un phénomène social. Free l'a mis en évidence chez les Abeilles (1958) : il a constaté que les donneuses ont en général plus de réserves que les receveuses avec un large chevauchement des distributions. *Le comportement n'est pas dicté uniquement par la quantité contenue dans l'estomac*, il doit s'y ajouter le passage de la substance royale. En effet, les Abeilles qui lèchent la reine offrent l'aliment régurgité dans les 5 mn suivantes sans pour cela avoir plus de réserves que des ouvrières prises au hasard.

La privation alimentaire n'a pas les mêmes effets selon la nature de l'aliment : les larves de *M. rubra* privées de proies depuis 1 semaine vont en consommer plus que la normale, ce ne sera pas le cas après une privation en eau ou en sucre (Brian et Abbott, 1977).

6. Facteurs saisonniers

Les variations saisonnières d'activité trophallactique ont été étudiées chez plusieurs espèces par Khamala et Bushinger (1971) mais les résultats ont été contestés par le second auteur (Bushinger, 1971). On a malgré tout divers arguments indirects pour penser qu'elles existent : le volume du jabot des pourvoyeuses de Fourmis rousses est maximal au printemps et à la fin de l'été quand les Pucerons sont les plus abondants (Horstmann,

1972). Kondoh (1976) a montré chez une espèce voisine (*F. japonica*) que ces différences ne proviennent pas de modifications anatomiques : les capacités de stockage du jabot restent constantes tout au long de l'année. Chez *Dolichoderus* l'aliment proctodéal est une production saisonnière de la colonie (Torossian, 1973 a).

Chez l'Abeille les transferts de nourriture sont les plus importants au mois de juin, aussi bien pour les vieilles ouvrières (Douault et coll., 1975) que pour la reine (Pain et coll., 1975) et les mâles (Roger et coll., 1978). Cependant, le comportement des ouvrières de 4 jours, qui sont de bonnes donneuses, ne paraît pas être influencé par la saison (Roger et coll., 1978).

7. Influence de la reine et du couvain

(a) En présence de reines les exigences alimentaires sont bien plus grandes. L'odeur de la reine et du nid comptent énormément chez les Fourmis rousses : si parmi deux groupes d'ouvrières affamées, un seul reçoit l'odeur du nid à travers un tamis, ce dernier est nourri de préférence quand les Fourmis sont réunies au reste de la colonie (Lange, 1960). Cet auteur compare des groupes sans reines et des groupes avec reines élevés dans les mêmes conditions : il ne trouve aucune différence dans l'intensité de la trophallaxie mais il confirme par ailleurs l'importance de l'odeur du nid. Il existe donc des facteurs stimulants de la trophallaxie dans l'odeur du nid. Bonavita-Cougourdan et Passera (1978) ont émis l'hypothèse que les groupes sans reines de *Plagiolepis* récoltent moins de nourriture, ce qui a été confirmé par Provost (1978). Cet auteur ne retrouve pas d'effet femelle chez *Leptothorax*. Brian avait déjà signalé en 1973 que des groupes de *Myrmica* avec femelles consomment plus (cependant de manière non significative). Il semblerait donc que la reine exerce un rôle stimulant sur la récolte de nourriture sucrée.

Nous avons noté par ailleurs chez *Myrmica* l'existence de femelles qui ne sont pas sollicitées et peu attractives, probablement non fécondées, elles se comportent presque comme des ouvrières (même observation faite par Plateaux chez *Leptothorax*, 1970).

L'entretien d'une reine pondreuse est une tâche qui épuise les ouvrières. Chez *Temnothorax recedens* des ouvrières irradiées meurent plus vite si la reine est saine que si elle est elle-même irradiée. A l'inverse des ouvrières faiblement irradiées survivent plus longtemps en présence d'une reine saine que d'une reine elle aussi irradiée; la reine assure une bonne cohésion de la société d'où une meilleure survie des ouvrières (Dejean, 1975).

Enfin, la reine d'Abeilles a un effet indirect sur l'activité trophallactique par sa production d'hormone, cela expliquerait les variations saisonnières observées dans les ruches (voir paragraphe précédent).

(b) Le couvain exerce de son côté une action stimulante sur les ouvrières. Les ouvrières d'*Eciton* montrent, sous l'influence du couvain, une activité de récolte plus intense (Schneirla, 1938). Chez ces Fourmis, durant la phase stationnaire, les glandes labiales sont développées uniquement chez les grandes larves; avant la migration il y a développement des glandes des petites et moyennes larves, ce qui permet la délivrance d'une grande quantité de sécrétions aux ouvrières et le début du cycle migratoire (Lappano, 1958). Les théories de Schneirla sont donc confirmées par ce travail qui montre par ailleurs la prépondérance des stimuli chimiques sur les stimuli tactiles.

Chez *Myrmecia* et *Promyrmecia*, Haskins et Haskins (1950) montrent que le comportement des ouvrières est totalement changé sous l'influence des larves : les pourvoyeuses sont nectarivores pour elle-mêmes, bien que les échanges avec les larves existent de façon très réduite (Haskins et Whelden, 1954), et ramènent au nid des proies pour le couvain. Chez *Myrmica laevinodis*, espèce omnivore, la présence des larves accroît l'intensité de la recherche de nourriture, et les ouvrières collectent plus de protéines (Vowles, 1955; Brian, 1973; Brian et Abbott, 1977). Il en est de même pour l'alimentation sucrée chez *Leptothorax* (Provost, 1978). Brian et Abbott ont effectué une expérimentation très astucieuse pour dissocier les effets des mouvements de la tête, de la stimulation exercée par la capacité d'absorption des larves. Pour cela ils ont décérébré des larves qui peuvent alors bouger la tête mais sont incapables de manger : les ouvrières se comportent pratiquement comme s'il n'y avait pas de larves. L'effet stimulant s'exerce donc essentiellement à travers la quantité de nourriture absorbée par les larves.

Chez les *Atta* les pourvoyeuses sont stimulées directement par la quantité de couvain dont elles ont la charge. Elles collectent le jour (alors que le plus souvent la récolte normale est nocturne) : les feuilles sont plus riches en sucres, aminoacides et substances aromatiques favorables au développement des Champignons (Lewis et coll., 1974). On connaît un mécanisme particulier d'excitation des adultes chez les Guêpes : les larves affamées grattent le bord de leur cellule avec leur tête, produisant un signal sonore (Ishay et Landau, 1972).

C. LES COMMUNICATIONS TACTILES AU COURS DES ÉCHANGES ALIMENTAIRES

Les Insectes sociaux utilisent fréquemment des battements antennaires dans des situations aussi diverses que celles qui consistent par exemple à se reconnaître, donner l'alarme, recruter des congénères pour exploiter une source de nourriture, ou encore échanger des aliments par trophallaxie. Ainsi Wasmann (1899) a reconnu chez les Fourmis 10 situations où un animal oriente un congénère sur un objet ou une activité particulière, à l'aide de battements antennaires associés à une perception odorante. Il y a donc, superposés aux signaux tactiles et proprioceptifs, des signaux chimiques. Hölldobler (1971 a) a entrepris l'étude du recrutement chez diverses espèces de *Camponotus*. Il décrit chez *C. socius* une danse frétilante, avec déplacement latéral de l'avant du corps, accompagnée de battements antennaires et à laquelle sont associés, pour former une trace, deux éléments chimiques. Le recrutement d'ouvrières pour le déménagement du nid se fait aussi avec une danse mais celle-ci, plutôt saccadée, s'exécute par des mouvements d'avant en arrière. Une des formes les plus primitives de recrutement serait la course en tandem avec contact des antennes de la deuxième Fourmi sur la première (Wilson, 1971). En dehors de ces phénomènes les communications antennaires sont maintenant bien connues dans le cas de la trophallaxie chez les Guêpes et les Abeilles. Chez les Fourmis, Wallis (1961) n'est pas arrivée à isoler des stimulus précis qui déclenchent ou accompagnent la régurgitation.

Pour étudier les mouvements antennaires on a utilisé la technique cinématographique avec des films tournés à 80 et même 150 images/s et analysés image par image.

On s'est limité, pour l'analyse, aux échanges entre 2 Fourmis.

1. Les séquences antennaires

Elles ont été décrites en détail chez *Myrmica* dans une publication (Lenoir, 1973 a) et un film (Lenoir, 1973 c) aussi ne donnera-t-on, ici, que les aspects généraux car on retrouve les mêmes phénomènes chez *Lasius*.

La receveuse palpe en permanence la tête de la Fourmi qui régurgite. Il semble que ces mouvements antennaires soient liés à une localisation spatiale de la partenaire. Cela s'observe facilement lors d'une sollicitation : l'ouvrière affamée cherche tout d'abord à se placer dans une position correcte en face de la donneuse potentielle. Torossian a observé le même phénomène avec des ouvrières de *Dolichoderus* qui s'appêtent à nourrir des larves par trophallaxie proctodéale (1972).

Heyde (1924) pense que la trophallaxie doit s'accompagner de mouvements antennaires qui sont inutiles si la source de nourriture est inanimée. En fait, on peut assister aussi à des trophallaxies sans aucun mouvement d'antennes. Cette situation se retrouve lorsqu'une Fourmi gavée régurgite spontanément une grosse goutte de liquide que les congénères n'ont plus qu'à absorber par léchage.

La receveuse, tout en localisant la tête de la donneuse, doit encore exercer un certain niveau de stimulation pour obtenir une régurgitation, puis la maintenir. Réciproquement, la donneuse contribue à maintenir cette excitation à l'aide d'une antenne, ou même avec les deux si elle est très motivée. *L'entretien de la trophallaxie exige donc un équilibre entre les stimulations réciproques de la donneuse et de la receveuse.*

La rupture de cet équilibre peut être due à l'initiative de l'un ou l'autre des participants :

- de la donneuse qui tente de faire cesser la stimulation exercée par la receveuse. Cette situation est probablement liée à la diminution des réserves de la donneuse. Dans certains cas, la receveuse réussira à obtenir un prolongement de la régurgitation en changeant de position ou en intensifiant la palpation;

- de la receveuse lorsqu'elle effectue une série de mouvements des pattes antérieures afin de se placer dans une autre position ou de préparer son retrait.

Les palpations incessantes de la tête de la donneuse par les antennes de la receveuse semblent avoir aussi pour but de déclencher et d'entretenir la régurgitation. De son côté, la donneuse peut éventuellement prendre l'initiative de l'échange ou le prolonger par des palpations très intenses, malgré des tentatives de rupture de la receveuse. A ces mouvements d'excitation mutuelle se superposent des signaux spécifiques tels que la recherche de contact de l'antenne *active* de l'autre Fourmi, signaux dont le jeu commande en partie la prolongation puis la fin de l'échange (*fig. 10*).

2. Comparaison avec d'autres Insectes sociaux

(a) Chez la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*

Les échanges trophallactiques proctodéaux sont les plus importants dans cette espèce, étudiée par Torossian (1973 a, b). Cet auteur reconnaît une phase de sollicitation, plus ou moins longue selon l'état saisonnier de la colonie, avec deux types de séquences qui alternent : des contacts antennaires rapides, et des caresses céphaliques lentes. La réponse de la donneuse

se traduit par l'émission par le cloaque d'une gouttelette alimentaire, qui est aussitôt absorbée par l'ouvrière solliciteuse.

(b) *Guêpes et Abeilles*

Free (1956) a décrit en détail les séquences comportementales de la trophallaxie chez l'Abeille. La solliciteuse essaie d'introduire son proboscis entre les mandibules de la donneuse. Une Abeille qui offre déploie son proboscis replié, de haut en bas et sur les côtés en direction de ses congénères,

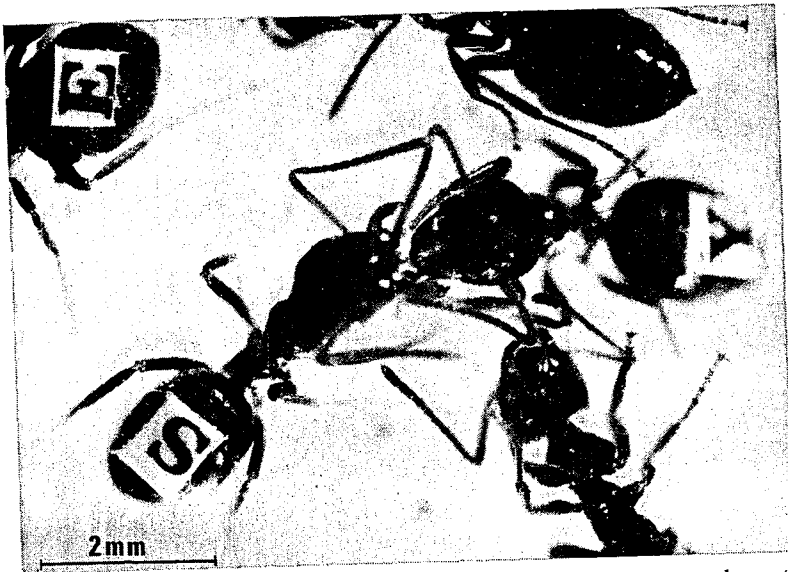


Fig. 10. — Trophallaxie entre deux ouvrières. *A gauche* la donneuse avec les antennes et les mandibules écartées, l'antenne gauche va frapper l'articulation de l'antenne droite de la receveuse. *A droite* la receveuse avec les pattes antérieures appuyées sur la tête de la donneuse, l'antenne droite vient au niveau du clypéus, et l'antenne gauche sur le côté de la mandibule.

souvent en présentant une goutte de liquide régurgité entre ses mandibules. Les deux activités sont accompagnées de battements antennaires. Une tête d'Abeille fraîchement coupée suffit à provoquer les comportements d'offre et de sollicitation. Les têtes sans antennes sont moins efficaces, les antennes servent donc de point de repère. L'odeur est importante : un tampon de coton peut suffire à provoquer les réponses s'il est imprégné de l'odeur de la tête. Les Abeilles antennectomisées peuvent offrir mais sont incapables de solliciter. Les antennes servent donc à la fois de déclencheurs et de point de repère.

Montagner (1966) a repris sans succès, chez les Guêpes, les expériences de Free avec la même technique : la tête n'est pas suffisante même avec des antennes animées de mouvements vibratoires. Il faut des signaux réciproques et une position subordonnée de la donneuse.

L'étude fine des séquences comportementales chez les Guêpes et les Abeilles a montré qu'il existe trois types de rituels antennaires durant la trophallaxie stomodéale (Montagner, 1966; Montagner et Pain, 1971 *a, b*, 1973) :

— la receveuse stimule la donneuse. Cette stimulation sert à déclencher la régurgitation de l'ouvrière sollicitée et à maintenir avec elle un contact durable. Elle se réalise par un balayage transversal des mandibules et de l'espace intermandibulaire de la donneuse. Cette stimulation existe bien sûr chez les Fourmis mais elle est beaucoup moins spécifique : la solliciteuse frappe non seulement les pièces buccales mais toute la tête de la donneuse et parfois même le thorax. Hölldobler (1970, 1973 *b*) a probablement généralisé un peu vite en considérant que les mouvements des pattes antérieures sur les pièces buccales sont un signal déclencheur de la régurgitation. C'est exact, mais c'est vrai pour tout battement;

— le deuxième type de rituel est la conséquence de la stimulation de la donneuse par la receveuse. Chez les Guêpes la donneuse rabat son antenne active au niveau des mandibules de la solliciteuse, qui à son tour réagit en repoussant l'antenne de la donneuse. Il y a ainsi une phase très rapide de compétition entre les deux funicules des deux partenaires, qui se termine par le retrait de l'antenne active de la donneuse et par un prolongement de la régurgitation. Ce rituel est un peu plus compliqué chez les Abeilles où l'une des antennes de la donneuse stimule très souvent le proboscis de la solliciteuse, ce qui est interprété comme un signal d'acceptation, car la solliciteuse ne cherche pas à repousser cette antenne. Chez les Fourmis on retrouve les deux types de réactions caractéristiques de la sollicitation et de l'acceptation. Ici la compétition antennaire se présente d'une autre manière puisque c'est l'extrémité du funicule de la receveuse qui vient frapper la base du scape de la donneuse. La compétition entre les deux funicules existe, mais elle s'observe rarement. Les zones antennaires mises en jeu sont donc différentes selon les groupes. On a montré que la topographie sensorielle de l'antenne est adaptée à cette forme de stimulation et de communication (Lenoir et Jaisson, 1974).

Il est possible aussi d'assimiler les battements antennaires de la donneuse à un signal d'acceptation qui serait arrêté par la receveuse. En effet quand

la donneuse est une pourvoyeuse qui revient au nid en début d'approvisionnement de la colonie, on observe qu'elle a un comportement de solliciteuse; sa palpation est rapide et les réactions de la receveuse ne sont pas efficaces. Au contraire lorsqu'une donneuse gavée régurgite du miel elle rabat ses antennes beaucoup plus rarement et les écarte dès que la receveuse réagit. Le signal d'acceptation est d'autant plus intense que la Fourmi est plus motivée pour régurgiter le contenu de son jabot;

— enfin il existe des signaux de rupture, de la donneuse qui rabat ses antennes à la jonction mandibulaire chez les Guêpes, ou sur le proboscis chez les Abeilles. Il se produit alors une poussée antennaire réciproque, qui permet à la donneuse de rompre le contact. Ces signaux présentés d'emblée à une solliciteuse constituent de véritables signaux de refus. Chez les Guêpes, il faut une certaine redondance, qui est liée parfois à des phénomènes agressifs. Chez les Fourmis nous avons seulement noté quelquefois la recherche de contact de l'antenne active de la donneuse avec les antennes de la receveuse.

Ainsi les échanges trophallactiques des Fourmis s'accompagnent de mouvements antennaires à valeur informative, qui semblent s'apparenter au type décrit chez l'Abeille. On trouve en effet les mêmes différences entre Abeilles et Guêpes qu'entre Fourmis et Guêpes :

— il n'y a pas de contrôle permanent des substances régurgitées;

— il n'y a pas non plus de postures en relation avec un rang social de l'individu qui serait lié à la trophallaxie. Torossian confirme l'absence de hiérarchie pour les échanges proctodéaux dans son travail de 1973 (b).

Les différences avec les Abeilles n'en sont pas moins grandes :

— le signal d'acceptation n'est pas le même chez les Fourmis : on trouve la séquence : stimulation de la donneuse par la receveuse → signal d'acceptation de la donneuse → contact interantennaire;

— la compétition interantennaire ne se déroule pas de la même manière;

— la Fourmi receveuse n'est pas forcément solliciteuse;

— enfin, c'est peut être ce qui frappe le plus : les réactions des deux partenaires paraissent peu liées. Il est difficile de prévoir le comportement d'une Fourmi à l'observation de sa partenaire. Au premier abord les battements sont des simples caresses transversales plus ou moins rapides. Pour cette raison nous avons essayé d'approfondir l'analyse de ce système en recourant à la théorie de l'information.

3. Application de la théorie de l'Information

Selon Moles (1963) il n'est pas impossible d'utiliser le terme de langage pour parler de la danse des Abeilles, ou de tout autre type de communication entre animaux. Le système le plus simple est réalisé à l'aide de deux signaux : la présence du stimulus ou son absence. L'une de ces alternatives représente alors une unité d'information : 1 bit. On évitera cependant de parler de langage, la notion d'intercommunication suffit à rendre compte des phénomènes dans la plupart des cas.

En quoi les contacts antennaires des Insectes sociaux correspondent-ils à une véritable intercommunication?

On se référera ici au schéma de Moles (1968).

Un système de communication nécessite la présence de deux individus, le premier émet le signal, c'est la source, le second le reçoit. Ici la Fourmi donneuse et la Fourmi receveuse sont alternativement ou simultanément émetteur et récepteur. Il nécessite aussi la présence d'un répertoire commun à ces deux individus. Dans le cas de la trophallaxie ce sont les divers types de battements antennaires : l'association des éléments, (appelés symboles ou mots) en séquences constitue le message dont la signification n'est pas toujours claire pour l'observateur qui essaie de la traduire dans son langage. Le message est transmis selon une voie physique. dans le cas présent mécanique (tactile et proprioceptive) (fig. 11).

Le message est souvent perturbé par des émissions parasites que l'on appelle, par référence au canal acoustique, le bruit. Ici le bruit se présente sous deux formes.

— dans le grouillement de la fourmilière, ou lors de trophallaxies mettant en jeu plusieurs Fourmis il y a une grande quantité de stimulations tactiles;

— il s'y ajoute une perception olfactive qui vient perturber les rituels antennaires : en effet lorsqu'une autre Fourmi passe à proximité immédiate on peut observer que les antennes de la donneuse, et parfois de la receveuse, à un degré moindre, se dirigent momentanément en direction de cette Fourmi.

Enfin la dernière caractéristique de ce système de communication est l'existence d'un apprentissage. Il a été montré chez les Guêpes et les Abeilles. Chez les Fourmis son existence a été mise en doute par Torossian (1973 b) dans le cas de la trophallaxie proctodéale, mais on sait depuis longtemps que les échanges stomodéaux sont peu précis et rares chez les jeunes ouvrières (Heyde, 1924).

Toutes les conditions sont donc réunies pour affirmer l'existence d'un « langage » des Fourmis, dont on peut analyser la valeur informative selon la théorie des communications de Shannon (d'après Atlan, 1972).

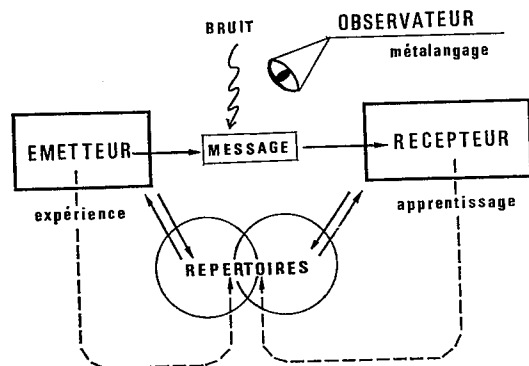


Fig. 11. — Caractéristiques d'un système de communication (d'après Moles, 1968).

On n'a considéré ici que l'aspect tactile des relations antennaires : chaque contact de l'antenne d'une Fourmi sur la tête de sa partenaire représente un élément d'information. Les diverses zones touchées par l'antenne sont supposées être autant d'éléments différents. On peut les appeler des symboles x_i . Leur succession représente alors un message où chaque symbole apparaît à une fréquence $p(i)$. On peut donc calculer la quantité d'information H apportée par chaque symbole ou contact antennaire d'après la formule de Shannon.

$$(1) \quad H(x) = - \sum p(i) \log_2 p(i).$$

En réalité, durant la palpation l'antenne a plus de chance de venir frapper successivement deux régions voisines; dans ce cas la quantité d'information par contact diminue. Les symboles ne sont pas indépendants; un symbole x_j présente une probabilité conditionnelle $p(j/i)$ d'apparition à la suite de x_i , et ce phénomène peut s'étudier avec une matrice de Markov (1^{er} ordre). On définit alors la quantité d'information H_M .

$$(2) \quad \left\{ \begin{array}{l} H_M = - \sum p(i) p(j/i) \log_2 p(j/i) \\ \text{avec } H(x) = H_{\max} > H_M \end{array} \right.$$

ce qui permet de calculer la redondance du message (voir exemple du tableau 3) :

$$R = 1 - \frac{H_M}{H_{\max}}$$

TABLEAU 3 :

FREQUENCE D'APPARITION DES CONTACTS DE L'ANTENNE DROITE DE LA RECEVEUSE SUR LA TÊTE DE LA DONNEUSE

x_i et x_j : zones de contacts successifs

Durée de la séquence 30 secondes (filmée à 80 im/sec)

AG : antenne gauche de la donneuse

AD : antenne droite de la donneuse

$$R = 1 - \frac{2,3758}{3,2009} = 0,2577$$

x_i	x_j	Fouet AG	scape AG	base AG	front	espace inter-antennaire	thorax	base AD	scape AD	articulation AD	Fouet AD	Total	$p(i)$	Formule (1) $H(x_i)$	Formule (2) $H_M(x_j/i)$
Fouet AG		2	3	1	1			1	1			9	0,046	0,204	0,1112
Scape AG		4	2	10	3	2						21	0,1076	0,3462	0,2165
Base AG		3	8		2	8		1	1	1		24	0,1230	0,3719	0,2933
Front			1	1		3	1		7		2	15	0,0769	0,2846	0,1650
Espace inter-antennaire			6	6	2			4	5		2	25	0,1282	0,3799	0,3152
Thorax					1		3	1		3		8	0,0410	0,1990	0,0742
Base AD				2	3			1	2		2	11	0,0564	0,2339	0,1222
Scape AD			1	1	4	4	1	1	4	8	6	30	0,1538	0,4154	0,4290
Articulation AD				1	2	1	3		8	8	4	27	0,1384	0,3949	0,3363
Fouet AD			1	1	1	2	1		5	6	8	25	0,1282	0,3799	0,3229
		9	22	23	15	24	9	9	33	26	24	195	1	$H(x)_{\max}$ 3,2009	H_M 2,3758

Dans ces conditions on a pu montrer que la quantité d'information contenue dans les battements antennaires dépendait de la motivation des Fourmis. En effet les battements antennaires véhiculent d'autant plus d'information et sont d'autant moins redondants que les Fourmis sont plus motivées (tableau 3 bis).

Dans le cas d'une donneuse gavée qui régurgite presque passivement en maintenant le plus souvent ses antennes écartées, la quantité d'information par contact est de 1,1 à 1,8 bits avec une redondance de 50%. Par contre, la pourvoyeuse qui recrute ses congénères et souvent les sollicite activement pour les forcer à accepter la régurgitation présentera des battements antennaires contenant 2,5 à 2,9 bits avec une redondance plus faible de 26 à 35%. Dans tous les cas la quantité d'information

TABLEAU 3 bis :Quantité d'information contenue dans les contacts antennaires au cours de trophallaxies chez *Myrmica*

	Contacts de la receveuse sur la donneuse *	Contacts de la donneuse sur la receveuse	
		ant. gauche	ant.droite
séquence n°1	ant. gauche		
H(x)	2,2002	1,8163	1,1221
R	20,46%	47,26%	51,30%
nb contacts	60	18	18
séquence n°2	ant.droite (Tabl. 4)		
H(x)	3,2009	2,8919	2,5424
R	25,77%	26,59%	35,36%
nb contacts	195	121	65

*La receveuse étant de profil on a analysé les mouvements d'une seule antenne, celle qui était visible entièrement.

séquence n°1 : donneuse gavée qui régurgite presque passivement (durée 10 sec.-1500 images)

séquence n°2 : pourvoyeuse active qui sollicite une receveuse (durée 30 sec.-2400 images)

apportée par les battements antennaires de la receveuse est plus forte que celle de sa partenaire : 2,2 bits avec une donneuse gavée, et 3,2 bits avec une donneuse qui sollicite. La redondance est faible : 20 à 26 %.

Il semble donc que l'activité de la receveuse soit beaucoup plus spécifique que celle de la donneuse. En réalité, tous ces résultats sont sujets à critique dans la mesure où l'on a postulé au départ que les messages sont liés aux contacts et que l'absence de contact n'a pas de valeur informative. Aussi a-t-on repris les calculs en ajoutant l'élément absence de contact : la quantité d'information ne change pratiquement pas. Cela montre l'importance du facteur contact dans les communications antennaires.

On a ensuite étudié la transmission d'information entre les deux Fourmis, afin de voir si le comportement de l'une était influencé par l'autre. Pour cela on considère un symbole de x_i émis par l'une des partenaires, et y_j la réponse de l'autre. x_i correspond aux contacts antennaires et y_j à la réponse antennaire, cette réponse pouvant être par exemple d'écartier une antenne (tableau 4). On définit alors :

$$(3) \quad \begin{cases} T(x,y) = H(y) - H(y/x) \\ \text{avec } H(y/x) = - \sum p(i) p(j/i) \log_2 p(j/i). \end{cases}$$

TABLEAU 4

Activités utilisées pour le calcul de la transmission d'information (formule 3). (voir tableau 3)

AG, antenne gauche; AD, antenne droite.

Activité de la receveuse (message émis)

x_i : zones de contacts sur la tête de la donneuse : fouet AG, scape AG, base AG front, espace interantennaire, thorax, mandibules, base AD, scape AD, articulation AD, fouet AD.

Réponses de la donneuse

y_i : zones de contacts sur la tête de la receveuse : fouet AG, scape AG, espace interantennaire, mandibules, clypéus, joue droite, pattes, base AD, fouet AD, dessous pièces buccales, écarte les antennes, rapproche les antennes, antennes restent écartées.

TABLEAU 4 bis :QUANTITE D'INFORMATION TRANSMISE PAR LES CONTACTS ANTENNAIRES AU COURS DE 2 ECHANGES DE NOURRITURE (voir Tabl. 4)

	Réponses y_i de la donneuse aux battements antennaires x_i de la receveuse	
	Ant.gauche	Ant.droite
séquence n°1		
H(x)	2,1810	2,1945
H(y)	1,6653	1,4429
H(y/x)	1,3268	1,2447
T(x,y)	0,3385	0,1952
% par rapport à H(x)	15,5%	8,9%
nb actes	64	62
séquence n°2		
H(x)	3,3287	3,3033
H(y)	2,6828	2,7440
H(y/x)	2,4290	2,4463
T(x,y)	0,2532	0,2077
% par rapport à H(x)	7,6%	6,9%
nb actes	304	284

Il est possible de calculer la quantité d'information transmise en considérant les réactions de la donneuse aux palpations de la receveuse. Dans tous les cas on trouve des chiffres de 0,2 à 0,3 bits, ce qui correspond à peine à 8 — 15 % de la quantité d'information du message à l'émission. Cela signifie que les schémas stimulation-réponse, ritualisés, décrits à l'aide du film, ne représentent au plus qu'une séquence sur cinq. Le comportement de la donneuse et de la receveuse ne sont liés quantitativement que pour une faible part. Cela permet de comprendre certains auteurs comme Masson (1974) qui, décrivant les structures proprioceptives et tactiles de l'antenne de *Camponotus*, pensent que l'existence de signaux ritualisés n'est pas prouvée chez les Fourmis. Ils existent bien, mais sont noyés dans une masse de mouvements antennaires et tarsiens. Ceci n'exclut d'ailleurs pas la possibilité que les rituels antennaires aient une importance fondamentale dans le déroulement de la trophallaxie. C'est un problème à aborder sous l'angle électrophysiologique, la théorie des communications est absolument impuissante dans l'étude des rituels.

DISCUSSION

Les capacités de communications antennaires sont-elles comparables à ce que l'on peut observer dans d'autres systèmes? Il existe peu d'études quantitatives dans ce domaine. On connaît le travail de Wilson (1962 a) sur les traces de *Solenopsis* et sur la danse des Abeilles à partir des expériences de Haldane et Spurway (1954). Dans les deux cas il y a une indication de distance et de direction. La quantité d'information de la source, inconnue pour les Abeilles, est au total de 7 à 15 bits pour les *Solenopsis*, ce qui est très important. La quantité d'information transmise est de 2,4 à 11,2 bits selon les cas, soit 70 % environ pour une source située à 5 cm. Wilson pense que le taux de transmission par la danse des Abeilles est du même ordre. Ainsi ces deux systèmes sont-ils *très efficaces*, beaucoup plus que dans le cas de la trophallaxie des Fourmis. Cela paraît assez logique dans la mesure où la distance et la direction nécessitent une information qualitative et quantitative, alors que les partenaires d'une trophallaxie n'ont besoin de renseignements que sur leur état de motivation réciproque.

La transmission d'information de type « alarme » par vibrations du substrat dans une colonie non perturbée de Fourmis *Camponotus* est de 12 % (Fuchs, 1976). L'influence du signal est très variable selon le type d'activité de la Fourmi réceptrice : les Fourmis actives sont beaucoup plus sensibles, la signification du signal est donc influencée par la situation

où se trouve engagée chaque Fourmi. Il s'agit là aussi d'une information simple qui élève le niveau d'activité des ouvrières. Les stridulations transmises par le sol semblent avoir un effet de même type et se rattacher à un système de *communication de modulation* (Markl et Hölldobler, 1978).

Il semble que la théorie de l'information ne soit pas un outil de travail satisfaisant pour l'étude des communications animales : les rituels sont noyés dans un bruit de fond et surtout elle ne tient pas compte du phénomène d'apprentissage. Il est bien connu par exemple que les vieilles Abeilles expérimentées n'ont pratiquement plus besoin de la danse des butineuses pour s'orienter.

Conclusions du chapitre II

Après une description des principaux types de comportements observés on a abordé le rôle des communications tactiles. En effet la trophallaxie s'accompagne de mouvements antennaires dont l'ensemble a une valeur informative, alors qu'un mouvement isolé n'a pas, à lui seul, de signification sémantique. La succession des contacts permet une transmission de l'information propre à déclencher, entretenir ou faire cesser l'échange alors que les rituels n'interviennent apparemment que pour une faible part dans cette transmission. L'utilisation de la théorie de l'Information permet de penser que les communications antennaires véhiculent beaucoup moins d'informations que d'autres systèmes utilisés par les Insectes sociaux, mais l'utilisation de cette théorie dans le domaine des communications animales est discutable. En effet les animaux sont différents et réagiront de manière particulière à un même signal. C'est ce qui conduit précisément à la division du travail chez les Insectes sociaux.

CHAPITRE III

POLYETHISME ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

La division du travail chez les Fourmis a toujours frappé les observateurs, ne serait-ce que parce que de nombreux individus sont inactifs et que l'activité à l'intérieur d'une fourmière paraît particulièrement désordonnée. C'est probablement Lubbock (1883, I, p. 41) qui a marqué pour la première fois des Fourmis en nid artificiel; il a constaté que, pendant l'hiver, l'approvisionnement est assuré par deux à trois pourvoyeuses, toujours les mêmes. Si on les emprisonne elles sont remplacées immédiatement.

Pour Wilson (1971, p. 156) la division du travail est fonction de trois composantes. Les deux premières correspondent au polyéthisme de caste (y compris le couvain qui a un rôle particulier) et au polyéthisme d'âge. Le terme de polyéthisme semble avoir été créé par Weir (1958 a, b) par analogie avec polymorphisme pour qualifier la progression du comportement en fonction de l'âge. Wilson (1963) a proposé d'employer le terme au sens large de division du travail : « Division of labor among members of a society » (1971, p. 467), on le suivra dans cette définition car même dans les espèces monomorphes comme *Lasius niger* il existe un polyéthisme de taille qui vient s'ajouter au polyéthisme d'âge. La troisième composante correspond à un ensemble de facteurs mal connus qui introduisent une grande variabilité dans le polyéthisme : influence de la taille et de l'âge de la colonie, de la nutrition de la colonie, de l'expérience individuelle. On verra plus loin s'il est possible d'envisager d'autres facteurs tels que des capacités individuelles endogènes propres à chaque Fourmi. Le résultat est que, pour citer Lubbock (*op. cit.*, p. 81) « dans une même espèce il existe des différences individuelles aussi bien chez les Fourmis que chez les Hommes ».

La bibliographie sur le polyéthisme est très importante. Des revues sur la question paraissent régulièrement, parmi les plus récentes on peut citer Wallis (1965), Sudd (1967), Wilson (1963 et 1971). Le polyéthisme est basé sur la *variabilité des comportements* selon les individus d'une colonie, et aussi sur la *plasticité* comportementale de l'individu lui-même. La plasticité faisant l'objet d'un chapitre particulier ne sera pas traitée ici. La variabilité interindividuelle existe même dans les groupes où la division du travail est peu marquée comme chez les Guêpes (Roland, 1969, *Paravespula*).

I. Données bibliographiques sur la variabilité individuelle

Blum (1977) a présenté récemment une revue importante de cette question. La variabilité interindividuelle est fondamentale dans l'organisation sociale, elle est liée à l'âge (chap. V), à la caste ou à la taille (voir plus loin), mais toutes ces conditions étant égales l'hétérogénéité existe toujours. Certains auteurs n'ont pas hésité à parler d'idiosyncrasie⁽²⁾ pour les insectes sociaux (Brian M. V. et A. D., 1952).

(²) Tempérament personnel, disposition particulière qui fait que chaque individu réagit de façon personnelle à l'action des agents extérieurs. (Petit Robert).

1. Observations diverses

La variabilité du comportement des pourvoyeuses a fait l'objet de très nombreuses descriptions car c'est évidemment la plus facile à observer. On a déjà signalé le travail de Lubbock (1881) sur les Fourmis et les Guêpes. Wallis (1962) a suivi individuellement des pourvoyeuses de *Formica fusca*, Beuling et Janzen (1969) ont observé quatre ouvrières de *Pseudomyrmex* pendant 3 mois, Brian M. D. et A. D. (1952) six butineuses de Bourdon pendant 12 jours, etc. Dans tous les cas il y a de grandes différences individuelles. Ceci est valable pour d'autres types de comportements, par exemple la construction : chez les Termites *Reticulitermes* seuls quelques ouvriers actifs creusent le sable (Goldberg, 1973). Parmi les constructeurs, malgré la simplicité de la fonction, des petites différences individuelles apparaissent dans la vitesse, la persévération et l'émotivité (Dobrzański et Dobrzańska, 1975 chez *Tetramorium caespitum*). Chez les *Eciton*, certaines Fourmis transmettent plus que d'autres la nourriture qu'elles viennent de recevoir d'une pourvoyeuse (Schneirla, 1945). L'activité trophallactique des pourvoyeuses est très variable : certaines Fourmis au jabot bien rempli peuvent refuser une sollicitation (Schneider, 1972). Il en est de même chez les Abeilles où les différentes donneuses peuvent régurgiter 5 à 90 % de la quantité disponible dans leur jabot (Douault et coll., 1973). Plateaux (1971) a constaté que, toutes conditions d'élevage et d'âge étant égales, certaines ouvrières de *Leptothorax* sont de bonnes éleveuses de larves et d'autres non. Les ouvrières de *Formica polyctena* isolées en présence d'un cocon ne sont pas toutes transporteuses (Jaisson, 1975). La production de phéromones varie selon les individus, cela est maintenant bien connu pour les *phéromones d'alarme* aussi bien chez les Fourmis (Tricot et coll., 1972) que chez l'Abeille (Boch et Shearer, 1972; Crewe, 1976).

Les capacités d'apprentissage varient beaucoup d'un individu à l'autre. Certaines Fourmis sont capables de retourner à leur nid par un labyrinthe, d'autres n'y arrivent pas (Heyde, 1920; Schneirla, 1933). La variabilité interindividuelle se retrouve dans d'autres situations, par exemple pour apprendre à se laisser tomber d'une tige (Heyde, 1920) ou dans la réactivité olfactive des individus à l'égard de leurs congénères (Verron, 1973).

De toutes ces observations effectuées le plus souvent sur des individus choisis au hasard dans la population, il ressort l'existence d'ouvrières hyperactives.

2. Les ouvrières hyperactives

Buckingham (1911) et Chen (1937) chez *Camponotus*, Combes (1935, 1937) chez *Formica* ont observé l'existence d'ouvrières hyperactives (« Élite de travailleuses » de Combes). Lors d'un déménagement de la colonie, la plupart des transports est assurée par un petit nombre d'ouvrières (Meudec, 1973 a, 1974 chez *Tapinoma*, Möglich et Hölldobler, 1974, 1975 chez *Formica* et *Camponotus*). Avec un test d'activité locomotrice, Verron (1976 a) a montré que seulement 13,8 % des individus de *Lasius* ont une activité forte et stable pendant 3 semaines. Le pourcentage d'hyperactifs varie selon les espèces (Verron 1976 b, c, d). Enfin Verron a démontré plus récemment que ce phénomène se retrouve dans le comportement de transport de matériaux (1977).

3. Le niveau de réactivité individuelle

Il est probable que les réactions différentes des individus soient liées à des niveaux variables de réactivité individuelle aux stimulations de l'environnement physique et social. On commence à en avoir la preuve avec deux exemples : la réactivité aux phéromones et l'interattraction.

Blum (1977) a cité quelques expériences montrant que les Fourmis ont des niveaux de réactivité différentes.

— les petites ouvrières de *Crematogaster* ont un niveau de réactivité si faible que pratiquement n'importe quel stimulus déclenche un comportement d'alarme (Leuthold et Schlunegger, 1973). Chez *Eciton* ce sont les ouvrières major qui sont très sensibles et quittent facilement un raid pour une source de perturbation (Toppoff et coll., 1973);

— chez *Conomyrma*, la réponse des pourvoyeuses à la phéromone d'alarme se présente sous trois formes très différentes : attraction, fuite ou creusement (Blum et Warter, 1966);

— Moser et coll. (1968) ont maîtrisé les variables âge et taille. En effet chez *Atta texana*, à taille et âge égaux, les ouvrières réagissent selon trois niveaux à la phéromone d'alarme : détection, attraction et enfin alarme.

Il en est de même pour les phéromones de piste. Chez *Myrmica* les pourvoyeuses sont les plus promptes à réagir aux sécrétions de piste et à sortir du nid (Cammaerts-Tricot, 1974, idem avec Verhaghe).

La réactivité des Fourmis aux stimuli chimiques est donc très variable. La perception des congénères est un aspect fondamental de l'organisation sociale qui se traduit par le phénomène d'interattraction où l'on retrouve

les mêmes différences de réactivité. Verron a étudié en détail ce phénomène chez les différents stades du Terme *Calotermes flavicollis* (1963), puis chez la Fourmi *Lasius niger* (1973). Ce phénomène existe déjà dans les niveaux élémentaires de l'organisation sociale comme le gréganisme. Dans une population de *Brachinus*, Wautier (1971) a trouvé 16 % d'individus très grégaires, 12 % de très peu grégaires; tous les autres ont un comportement variable pouvant évoluer très rapidement.

4. Analyse causale de la variabilité interindividuelle

Si l'on met à part les facteurs d'âge et de caste, il reste une série de facteurs complexes encore à peine soupçonnés. Blum (1977) en a reconnu au moins trois : les facteurs contextuels, la relation avec la production de phéromones, et peut être des facteurs génétiques. Il faut y ajouter l'état de nutrition de la colonie, les facteurs du milieu.

(a) Variations contextuelles

La réactivité des individus varie en fonction de la situation dans laquelle ils sont placés comme on l'a vu page 134 à propos des signaux vibratoires. L'exemple le plus classique est celui de la substance royale de la reine d'Abeille : dans la ruche c'est la phéromone royale avec ses effets complexes; à l'extérieur c'est un attractif sexuel envers les mâles (revue de Hölldobler, 1977, p. 421). Les réactions aux phéromones d'alarme sont très variables selon la situation ou le type d'activité. A proximité du nid elles déclenchent un comportement agressif, loin du nid elles provoquent la fuite (Maschwitz, 1964). La sensibilité aux phéromones d'alarme est plus forte chez les pourvoyeuses gavées de *Crematogaster* (Leuthold et Schlunegger, 1973) ou chez les pourvoyeuses portant un fragment de feuille chez *Atta* (Moser et coll. 1968) donc chez les individus chargés revenant vers le nid. Il en va de même pour l'émission de phéromones qui peut correspondre dans certains cas à des modifications physiologiques importantes et rapides : l'intestin postérieur d'un animal affamé est inefficace pour créer une trace artificielle (Blum et Portocarrero, 1964 chez *Eciton*).

Si les animaux réagissent différemment selon leur type d'activité à un instant donné, il peut y avoir aussi des problèmes de compétition de stimulations. Ainsi les jeunes ouvrières de Fourmis légionnaires ne suivent pas les raids mais sont cependant capables de suivre une piste artificielle si on les sort du nid (Toppoff et coll., 1972). Les auteurs pensent que les ouvrières sont très sensibles aux stimuli chimiques et tactiles du couvain, ce qui inhibe leur réaction à la phéromone de piste. La Fourmi aura une

réaction complètement différente selon le contexte social. Les animaux isolés sont insensibles aux phéromones d'alarme alors que replacés dans leur colonie ils répondent normalement (*Acanthomyops*, Wilson, 1971, p. 298). Francfort avait observé en 1945 que des groupes de quatre à six *Lasius emarginatus* (dont deux à trois nourrices) sont incapables de s'organiser et de soigner le couvain, la consommation de nourriture est doublée. L'odeur de la colonie diffusée à travers un tamis suffit à rétablir la coordination sociale. Il faut au moins 20 ouvrières pour avoir une organisation sociale en l'absence d'odeur de la colonie.

(b) *Sensibilité et production de phéromones*

Duffield et Blum (*in* Blum, 1977) ont montré que chez *Camponotus floridanus* il existe une corrélation très nette entre la taille, la production de phéromones d'alarme par la glande mandibulaire et l'agressivité. Cela signifie que les individus les plus sensibles sont en même temps ceux qui produisent le plus de phéromone. Il est probable qu'il s'agisse d'un mécanisme général, valable aussi pour les espèces à polymorphisme peu marqué. On le retrouve en effet chez *Myrmica* : la production de phéromones de piste et la réaction à cette substance croît avec l'âge, les jeunes ouvrières produisent peu de substance et restent dans le nid, les vieilles qui en produisent le plus sont les plus promptes à sortir du nid (Cammaerts-Tricot et Verhaeghe, 1974; Cammaerts-Tricot, 1974). On rejoint ici à la fois le polyéthisme de taille (*Camponotus*) et d'âge (*Myrmica*).

(c) *Variation en fonction de l'état de nutrition de la colonie*

L'alimentation est importante et une carence peut avoir des répercussions sur l'état physiologique des ouvrières, donc sur le polyéthisme. Otto (1958) a montré qu'il fallait absolument une alimentation carnée pour avoir chez *F. polyctena* une maturation normale des ovaires. L'activité de pourvoyeuse de *Formica fusca* varie selon le niveau de privation alimentaire : dans un nid non nourri depuis 5 jours, les pourvoyeuses sont inactives 30 % de leur temps, 7 % pour 5 à 9 jours et cela tombe à 2 % pour 10 jours (Wallis, 1962 b)). La faim a le même effet chez *Formica polyctena* où elle entraîne l'accroissement du nombre d'ouvrières à l'entrée du nid (Otto, 1958). Cela est probablement dû en partie à la stimulation des pourvoyeuses par les larves affamées (*voir* page 123).

La quantité de nourriture apportée au nid par les pourvoyeuses dépend des besoins de la colonie. Cela a été montré par Wallis (1964) chez *Formica fusca* avec une colonie scindée en deux parties : une moitié nourrie, l'autre

non. Une pourvoyeuse de la partie affamée est dirigée à son retour vers la moitié nourrie à satiété, elle distribue moins longtemps, reste plus de temps dans le nid, retourne sur la source de nourriture pour un temps plus faible que les témoins revenant à la partie affamée. L'activité des pourvoyeuses s'adapte aux besoins de la colonie et elle cesse dès que tous les individus sédentaires sont nourris. Il existe un *pool d'ouvrières inemployées*, qui sont disponibles pour la récolte en fonction des besoins. On ne sait pas trop si on retrouve ces ouvrières inactives dans la nature, ou si elles seraient occupées à des activités rendues impossibles en nid artificiel comme la construction, mais par comparaison avec les ruches naturelles (Lindauer, 1961), on peut penser qu'il s'agit d'un phénomène général (Sudd, 1967 p. 161).

(d) *Environnement physique : adaptation à la pression de l'environnement*

Qualité de la source de nourriture

Chez *Acanthomyops* chaque pourvoyeuse trace une piste qui est fonction de la qualité de la nourriture, en variant la fréquence des marques et en contrôlant la quantité de phéromone émise par l'anus à chaque marque. Ce mécanisme règle le nombre d'ouvrières sortant du nid (Hangartner, 1970).

Dans le désert, les Fourmis moissonneuses s'adaptent aux conditions qui peuvent varier énormément d'une saison à l'autre, quand les graines sont nombreuses elles forment des colonnes de récolte, si les graines sont rares elles récoltent isolément (Rissing et Wheeler, 1976). Davidson (1977 a,b, 1978) a confirmé le phénomène et montré que cela correspond à une optimisation de l'efficacité à court terme dans la récolte chez les Fourmis granivores des déserts; par ailleurs la spécialisation dans le choix des tailles des graines s'accroît avec la distance.

Pression de prédation

On a montré que le mode de vie des colonies était sensible à la pression de prédation exercée par l'environnement sur les pourvoyeuses.

Harkness (1975) a observé une colonie de *Cataglyphis bicolor* (qui forme des petites colonies de 100 à 200 ouvrières) qui était attaquée par une Araignée. Celle-ci tuait chaque nuit une ou deux gardiennes. Rapidement l'activité de construction nocturne a cessé et les ouvrières ont fermé l'entrée du nid. Combes avait déjà observé en 1932 avec un nid de 150 ouvrières de *Formica pratensis* une inversion du rythme d'activité à la suite de prélèvements répétés : elle a prélevé 64 ouvrières au rythme d'une par demi-heure, ensuite les ouvrières sont replacées dans le nid et l'expérience est renouvelée

une seconde fois. Pendant la journée les Fourmis restaient groupées au fond du nid et ne sortaient plus que la nuit. Gentry a étudié méthodiquement ce problème récemment (1974) chez des Fourmis moissonneuses (*Pogonomyrmex*). Un prélèvement journalier de 50 pourvoyeuses entraîne en 3 semaines une disparition complète de l'activité au-dessus du sol. L'année suivante il y a récupération mais les colonies sont plus petites. On peut envisager deux hypothèses pour expliquer cette disparition de l'activité :

— les possibilités de régulation de la colonie sont limitées, quand toutes les pourvoyeuses sont sorties il n'y a plus de pourvoyeuses potentielles. C'est possible mais cela se produit même si on réintroduit les Fourmis dans la colonie (Combes);

— c'est une tactique de défense contre les prédateurs et Combes pense aux Pic-verts.

L'influence de la pression du milieu sur la structure sociale est une notion importante de la sociobiologie (Wilson, 1975, p. 518). L'exemple le plus classique est celui des Babouins : en savane ils forment des troupes avec un ordre de marche très précis, en forêt ils avancent en ordre dispersé sans hiérarchie marquée (Nagel, 1973).

(e) Corrélats génétiques

La fécondation par plusieurs mâles est la règle générale chez les Fourmis et les Abeilles. Pour Taber (1955) les différents spermés ne se mélangeraient pas, on obtiendrait ainsi des générations d'Abeilles de composition génétique différente; si l'on suppose que les seuils de réponse aux stimuli ont une base génétique on aura donc des comportements différents. Pour Blum *op. cit.* il faut passer au stade de l'analyse génétique, celle-ci est possible chez les Abeilles où l'insémination artificielle est maintenant couramment pratiquée et où l'on connaît des comportements déterminés par un mécanisme génétique simple (Abeilles hygiénistes : Rothenbuhler, 1967). Hung (*in* Jones et coll., 1978) a réussi la prouesse de faire des inséminations artificielles chez *Solenopsis*.

Au niveau de l'espèce, le déterminisme génétique fixe les limites de la variabilité des comportements et on a de beaux exemples avec les Fourmis esclavagistes. Il existe divers niveaux de déterminisme :

— un déterminisme strict chez *Polyergus* : les ouvrières ne participent pas à l'activité de la colonie en dehors des raids (Huber, 1810) et n'influencent même pas l'activité de leurs esclaves (Sakagami et Hayashida, 1962). Elles sont complètement incapables de survivre isolément;

— chez *Leptothorax duloticus* les ouvrières ne s'occupent pas non plus de l'approvisionnement ni du couvain en présence des esclaves (*L. curvispinosus*). Si les hôtes sont seules, elles s'occupent des larves mais sont incapables d'aider les nouveau-nées à sortir de leur exuvie, elles se mettent à rapporter du miel et à construire de manière maladroite, mais ne savent pas chasser et rapporter des proies au nid. On a donc des comportements qui sont accomplis de manière maladroite, et d'autres qui ont complètement disparu, le tout est insuffisant pour assurer la survie de la colonie en l'absence d'esclaves (Wilson, 1975 b);

— enfin *Formica sanguinea* est une espèce esclavagiste peu dépendante de ses esclaves. De nombreux nids vivent sans esclaves, et dans les colonies mixtes les raids sont peu nombreux (Forel, 1874). Toutefois l'efficacité des hôtes est plus faible que celle des esclaves, même dans les colonies homospécifiques de *F. sanguinea*, à la fois dans le nombre d'ouvrières hyperactives et dans leur rendement (Sakagami et Hayashida, 1962). Cette espèce présente aussi la particularité de ne pas être sensible à l'imprégnation précoce à l'odeur des cocons (Jaisson 1975 b).

Des croisements ont été réalisés entre espèces différentes de *Leptothorax* par Plateaux (1976), et Bushinger (1978 a) vient de trouver chez *Harpagoxenus sublaevis* un marqueur génétique qui empêche le développement des larves femelles en reines ailées. Il a étudié la transmission mendélienne de ce caractère par toute une série de croisements. L'analyse génétique n'est donc pas impossible à l'avenir, d'autant que l'on dispose actuellement d'une nouvelle technique de choix : l'électrophorèse sur gel. Elle permet d'étudier le polymorphisme génétique à l'intérieur d'une espèce à travers le polymorphisme biochimique (Lucotte, 1977, Ayala, 1977). Chez les Fourmis cette technique a été utilisée pour un travail de systématique sur le groupe *Formica rufa*, où il semble que la variabilité entre espèces soit faible (d'où le titre de l'article : *Heretical notes...*) (Pamilo et coll., 1977).

Metcalf et Whitt (1977 a, b) ont utilisé cette technique sur une Guêpe (*Polistes metricus*) dans une perspective de génétique évolutive et apportent une mine de renseignements sur la biologie de cette espèce. Les auteurs sont en accord total avec la théorie d'Hamilton de la sélection par la parenté. Ils ont montré en particulier que la reine est fécondée par de nombreux mâles, mais qu'elle utilise le sperme de manière très sélective : 90 % vient d'un seul mâle.

Il ressort de cette revue bibliographique une certaine gêne : on connaît beaucoup de choses très parcellaires, mais les auteurs n'ont jamais présenté de réflexion synthétique. C'est Blum qui semble le mieux entrevoir le problème du polyéthisme et qui ébauche une véritable analyse causale. Il nous est apparu rapidement que le manque de perspectives de tous ces travaux était lié à un problème technique : il faut traiter simultanément un grand nombre de données qui prennent en compte la *totalité de la variabilité interindividuelle*. C'est pour cette raison que nous avons utilisé l'analyse factorielle.

II. Analyse factorielle

A. NOTIONS SUR L'ANALYSE DES DONNÉES

L'analyse des données a pour but de fournir des représentations synthétiques de vastes ensembles de valeurs numériques très riches d'informations qui ne peuvent être exploités en raison de leur taille (Lebart et Fenelon, 1971; Diday et Lebart, 1977; Bourroche et Saporta, 1978). Les débuts de l'analyse des données remontent au début du siècle avec les travaux des psychologues de l'école psychométrique (Spearman). Ils avaient pour but de mesurer l'intelligence à l'aide d'une batterie de tests, et à partir des nombreuses données recueillies, d'isoler un « facteur général » unique. Par la suite cette idée a été abandonnée pour un modèle à plusieurs facteurs. Le principe fondamental de l'analyse factorielle est qu'il existe un *petit nombre de caractères numériques appelés facteurs communs, non directement observables, qui rendent compte des dépendances entre les paramètres mesurés*. C'est donc un modèle *à priori* car on postule l'existence de facteurs communs, et on cherche à vérifier le modèle à partir de données expérimentales. Les techniques modernes visent à extraire l'information *sans hypothèse à priori* mais la démarche est la même : faire apparaître des caractères cachés significatifs. Ces techniques sont utilisées par des spécialistes très divers, en particulier des psychologues (voir par exemple Blehar et coll., 1977) et des éthologistes (revue de Aspey et Blankenship, 1978). Pour le comportement des Insectes sociaux on peut signaler une étude sur la division du travail chez *Lasioglossum* (Brothers et Michener, 1974) et plus récemment une recherche sur l'orientation de *F. polyctena* (Henquell et Abdi, 1978).

Parmi les divers types d'analyse factorielle, l'*analyse des correspondances* (Benzécri, 1973) a été choisie car elle ne repose absolument sur aucune hypothèse concernant les variables et donne exactement le même poids

à toutes les variables et à toutes les observations. Elle ne traduit que les différences ou similitudes de profils sans que la taille de l'échantillon intervienne. Elle permet la description des tableaux de dépendance (tables de contingence) et fournit des images simplifiées et plus ou moins déformées de la réalité multidimensionnelle inobservable, en figurant par des proximités les associations existant entre les lignes et les colonnes d'un tableau, contenant ici les différents paramètres mesurés pour chaque individu. La méthode, basée sur la recherche des valeurs et vecteurs propres de la matrice de corrélation, permet de définir des « axes d'inertie ». Le premier axe ou facteur est représenté par la droite qui ajuste le mieux le nuage de points. Le second permet d'engendrer, avec le premier, le meilleur sous-espace à deux dimensions selon les mêmes critères, et ainsi de suite. Il est possible de chercher autant d'axes que de paramètres mesurés mais l'information apportée par les derniers axes est négligeable.

Ce travail peut être effectué à la fois sur la matrice de corrélations des paramètres et sur celle des individus. La représentation *simultanée* des résultats de l'analyse pour les paramètres et les individus permet une interprétation en termes de similitude de profil quand les premiers axes correspondent à des paramètres faciles à interpréter. Dans le cas présent on pourra alors parler de comportements dominants.

L'interprétation des axes est facilitée par deux séries de coefficients pour chacun des individus et des paramètres mis en correspondance : 1°, les contributions absolues qui indiquent la part prise par un élément donné dans la constitution d'un facteur, 2°, les contributions relatives ou corrélations « paramètre-facteur » qui expriment la part prise par un facteur dans l'explication de la dispersion des valeurs d'un paramètre, donc les caractéristiques de ce facteur.

La différenciation des individus peut se faire aussi par l'*analyse discriminante* avec la recherche d'indices de ressemblance. Il existe plusieurs méthodes qui sont décrites par exemple dans Schleidt (1976) ou Diday et Lebart (1977) et Riechert (1978) mais, selon ces auteurs, les représentations fournies par les premiers axes de l'analyse factorielle sont très cohérentes avec les résultats de la classification automatique. Aussi a-t-on choisi de faire les regroupements d'individus directement à l'aide des corrélations individus-facteurs pour les trois ou quatre premiers axes (parfois cinq). Les regroupements figurés sur la projection des axes 1 et 2 peuvent alors paraître arbitraires au lecteur, mais il était impossible de donner ici toutes les figures de projections et les tableaux de corrélations.

Toutes les données ont été traitées à l'ordinateur par J. C. Mardon, à partir des programmes de Benzécri (1973).

B. LES PARAMÈTRES UTILISÉS

1. Les paramètres de situation

Des auteurs comme Weir (1958 *a, b*), et plus récemment Brian (1974) se sont intéressés à la situation des ouvrières de *Myrmica* dans le nid. Weir a calculé le pourcentage de temps passé sur le couvain, à proximité, ou loin du couvain. Brian a classé les individus en fonction du rapport entre le temps passé sur le couvain et le temps passé à côté du couvain. Dans un nid en tube comme ceux qui sont utilisés ici il est relativement facile de noter la position des animaux en fonction des deux pôles attractifs : l'ensemble reine-couvain d'une part; la nourriture à l'extrémité du tube d'autre part.

La situation des Fourmis dans le nid est relevée régulièrement toutes les 5 à 10 mn pendant la durée du test, indépendamment de l'activité :

— pour les Fourmis situées dans la moitié antérieure du nid (avant-nid), et en particulier sur la nourriture. Ce relevé est très vite fait car les pourvoyeuses sont en général peu nombreuses. On obtient trois chiffres : RMI (Relevés sur le MIel), RPR (Relevés sur la PROie) et RAN (Relevés dans l'Avant-Nid). Le chiffre RAN inclue à la fois RMI et RPR, mais il peut être supérieur à la somme RMI + RPR car la Fourmi peut stationner dans l'avant-nid sans se nourrir.

— pour les Fourmis situées sur le couvain ou à proximité immédiate (RCV Relevés sur le CouVain). Le critère adopté est le contact que la Fourmi établit avec le couvain au moins par les antennes ou les pattes (Brian, 1966, p. 174). Les Fourmis étant parfois entassées sur le couvain le relevé n'est pas toujours facile à faire, dans ce cas on procède par élimination en notant les individus placés à la périphérie du couvain. En général la reine est avec le couvain, dans les rares cas où elle était séparée momentanément du couvain, c'est la position des ouvrières par rapport au couvain qui a été notée.

Les deux types de situations ne sont pas du tout exclusives : certaines pourvoyeuses peuvent distribuer leur nourriture aux nourrices sur le couvain, d'autres peuvent régurgiter leur nourriture directement aux larves sans les soigner. Dans tous les cas les chiffres sont réduits en taux parce que le nombre de relevés n'est pas toujours exactement le même selon les

expériences. Ce pourcentage ne représente pas le temps absolu passé dans l'avant-nid ou sur le couvain, mais une valeur relative. Cette valeur est d'autant plus proche de la réalité que le nombre de relevés est plus grand. On a calculé un indice de *situation ks* pour chaque Fourmi, c'est le rapport entre le pourcentage de relevés sur le couvain et le pourcentage de relevés dans l'avant-nid. Le rapport *ks* correspond à la formule suivante, après avoir ajouté 0,5 à chaque pourcentage pour éviter les scores nuls qui donnent 0 ou l'infini (Lenoir, 1977 *b*).

$$k_s = \frac{cv + 0,5}{an + 0,5} \quad \begin{array}{l} cv = \text{pourcentage de relevés sur le couvain;} \\ an = \text{pourcentage de relevés dans l'avant-nid.} \end{array}$$

L'indice *ks* varie :

— de 201 pour les Fourmis qui stationnent en permanence sur le couvain ($cv = 100\%$) sans jamais sortir ($an = 0$);

— à 0,005 pour celles qui restent toujours dans le milieu extérieur ($an = 100\%$ et $cv = 0$). Ce résultat n'a été observé qu'avec des Fourmis moribondes qui vont mourir en dehors du nid.

La répartition des Fourmis d'une colonie selon l'indice *ks* est sensiblement normale en logarithme à base 2. On a distingué les Fourmis très attirées par l'avant-nid ($ks < 0,25$), celles qui sont très attirées par le couvain ($ks > 32$) et des intermédiaires. Cet indice n'a été utilisé qu'accessoirement à partir du moment où l'on a effectué des analyses factorielles !

2. Les paramètres d'activité

(a) Trophallaxies :

Il n'est pas suffisant de compter les échanges trophallactiques car certains sont très longs et d'autres durent à peine quelques secondes. On a donc mesuré de manière précise la durée des trophallaxies. Tous les autres comportements ont été simplement comptés. On a par ailleurs noté le sens de la trophallaxie : donneuse et receveuse. Cela permet de définir pour chaque Fourmi des nombres (N) et des durées (T) d'activité trophallactique. La durée T est exprimée en secondes arrondies à la dizaine supérieure :

— NDF et TDF : activité de Donneuse aux Fourmis;

— NDR et TDR : activité de Donneuse à la Reine;

- NDL et TDL : activité de Donneuse aux Larves;
- NRF et TRF : activité de Receveuse des Fourmis (y compris la reine).

Dans certains cas on a distingué petites larves et grosses larves; NDL et TDL se décomposent alors en NDP, TDP (Donneuse aux Petites larves) et NDG, TDG (Donneuse aux Grosses larves).

(b) Autres activités

Ce sont d'abord des comportements liés à l'exploration du milieu extérieur :

— REC (RECrutement) : après la découverte de la source de nourriture quelques Fourmis peuvent recruter des congénères à l'aide d'une parade de recrutement. On note le nombre de retours au nid avec recrutement et non pas le nombre de Fourmis recrutées;

— TPR (Transport des PROies) : la Fourmi ramène dans le nid un fragment de proie qu'elle a dépecée;

— TNA et TNP (Transport vers le nid antérieur ou Postérieur au test d'approvisionnement). Ce comportement utilisé pour caractériser les pourvoyeuses fera l'objet d'un paragraphe particulier.

On a ensuite les soins au couvain qui sont de type varié, ils concernent les Œufs OE, les Petites Larves PL, les Grosses Larves GL; ou les larves sans distinction de taille LT (Total Larves) et les COcons CO :

— transports : il s'agit plutôt de manipulations, déplacements du couvain à l'intérieur du nid, sur une courte distance (1 à 2 cm au plus). On aura donc TOE (Transports des Œufs), TLT (Transport des Larves Toutes tailles) ou TPL (Transport Petites Larves) et TGL (Transport Grosses Larves), TCO (Transport COcons).

— léchages : LOE, LPL, LGL, LTL. Les léchages des cocons sont tout-à-fait exceptionnels et ont été éliminés :

— les larves peuvent être nourries directement avec des fragments de proie ou des œufs et même des larves que les ouvrières déposent sur leur bouche (DML : Donne à Manger aux Larves);

— les ouvrières sont parfois CANnibales : elles mangent des œufs ou des larves lésées (CAN);

— les ouvrières manipulent aussi à l'intérieur du nid des fragments de proie (TFR : FRagment), des cadavres de larves ou œufs et même d'ouvrières mortes (TCA : Transport CADavre). On n'a pas distingué ici les cadavres de couvain des cadavres d'ouvrières;

— enfin elles peuvent tirer des fils de coton de l'abreuvoir (COT : COTon) pour les déposer dans le tube ou sur les larves qui se préparent à la nymphose.

Tous les symboles utilisés sont récapitulés dans le tableau 5.

TABEAU 5 : TABLEAU RECAPITULATIF DES SIGNES CONVENTIONNELS

CAN - CANnibalisme	RMI - Relevés Miel
COT - prélèvement de fils de COTon sur le tampon de l'abreuvoir	RPR - Relevés PROie
DML - Donne à Manger aux Larves des fragments solides	TCA - Transport CADavre (dans le nid)
LGL - Léchage Grosse Larve	TCO - Transport COcons (dans le nid)
LOE - Léchage Œufs	TDF - Temps Dons aux Fourmis
LPL - Léchage Petite Larve	TDG - Temps Dons aux Grosses larves
LTL - Léchage Total Larves (toutes larves)	TDL - Temps Dons aux Larves (toutes larves)
NDF - Nombre de Dons aux Fourmis	TDP - Temps Dons aux Petites larves
NDG - Nombre de Dons aux Grosses larves	TDR - Temps Dons à la Reine
NDL - Nombre de Dons aux Larves (toutes larves)	TFR - Transport FRagments (dans le nid)
NDP - Nombre de Dons aux Petites larves	TEL - Transport Grosses Larves (dans le nid)
NDR - Nombre de Dons à la Reine	TLT - Transport Larves Total (toutes larves)
NRF - Nombre de Réceptions des Fourmis	TNA - Transport couvain vers le Nid Avant test alimentaire
RAN - Relevés Avant-Nid	TNP - Transport couvain vers le Nid Postérieur au test alimentaire
RCV - Relevé Couvain	TOE - Transport Œufs (dans le nid)
REC - RECrutement	TPL - Transport Petites Larves
	TPR - Transport PROies (depuis avant-nid)
	TRF - Temps Réceptions des Fourmis

Nous avons effectué les analyses des correspondances, au début du moins, en trois étapes :

- une analyse avec les fréquences (nombre de relevés, nombre d'actes);
- une analyse avec les durées (temps de dons, de réceptions);
- enfin une analyse globale pour l'ensemble des données.

Il est apparu rapidement :

— l'analyse des fréquences donne parfois des facteurs dont l'interprétation est délicate et les individus peuvent se trouver tous groupés à proximité du centre de gravité dans les colonies peu actives;

— l'analyse des durées permet à elle seule, le plus souvent le regroupement des individus;

— on a cependant utilisé l'analyse globale qui autorise une analyse plus fine car certains comportements peuvent intervenir dans les premiers facteurs (par exemple les transports de couvain vers le nid). Cela permet

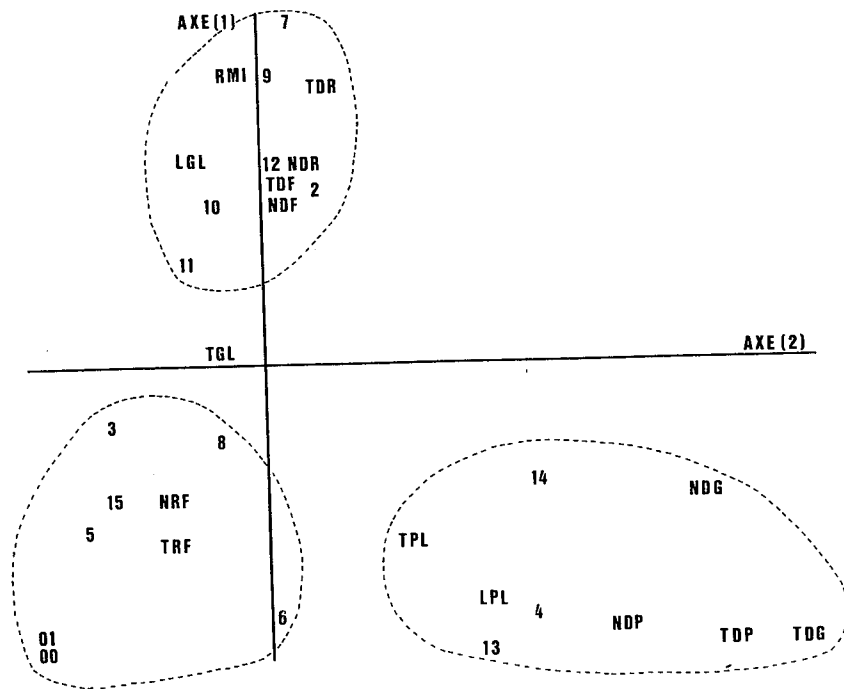


Fig. 12. — Projection des paramètres et individus de la colonie 31 sur les deux premiers axes déterminés par l'analyse des correspondances. Pour les symboles voir le tableau 5.

aussi de connaître les comportements qui caractérisent chaque regroupement d'individus. Dans la plupart des cas les durées et fréquences sont très liées (par exemple TDF-NDF, TRF-NRF, (fig. 12) ce qui est normal, mais parfois elles sont éloignées (TDP-NDP, TDG-NDG, (fig. 12) : cela correspond au fait que certaines Fourmis nourrices donnent aux larves 2 à 3 fois pendant une centaine de secondes et que d'autres donnent 0,5 à 1,5 fois avec des durées de 20 à 30 s. La durée est donc un paramètre qui a un bon pouvoir discriminatif alors que les nombres ne sont pas toujours suffisants.

C. ÉTUDE DE QUELQUES EXEMPLES

1. Colonie 31 (Lenoir et Mardon, 1978)

Il s'agit d'une fondation obtenue à partir de femelles récoltées en juillet 1975, qui comprenait fin septembre 2 reines, 14 ouvrières, 85 petites larves, 6 grosses larves et une cinquantaine d'œufs. Après un jeûne de 4 jours, on a effectué 3 observations de 90 mn à 4 jours d'intervalle. La nourriture est retirée entre les tests.

Le traitement des données recueillies au cours des tests aboutit à la détermination d'un certain nombre de « facteurs » (tableau 6).

TABLEAU 6 : STATISTIQUES SUR LES VALEURS PROPRES DE LA COLONIE 31

NUM : numéro des valeurs propres.

Les facteurs correspondent à la valeur propre $n - 1$: le 1^{er} facteur est la valeur propre 2 (= 0,33059) et représente 50,083 % de la variance totale.

La 1^{ère} valeur propre est 0,9999, elle ne doit pas être prise en compte dans l'analyse.

STATISTIQUES SUR LES VALEURS PROPRES - COLONIE 31				
NUM	VALEUR PROPRE	POURCENTAGE	CUMUL	VARIATION
2	0,33059750	50,083	50,083	101,410
3	0,16725520	25,338	75,421	24,745
4	0,10655870	16,143	91,564	9,195
5	0,04400248	6,566	98,231	9,477
6	0,00606478	0,919	99,149	5,747
7	0,00240633	0,365	99,514	0,564
8	0,00135286	0,205	99,719	0,160
9	0,00075524	0,114	99,833	0,091
10	0,00058450	0,089	99,922	0,026
11	0,00039030	0,059	99,981	0,029
12	0,00005768	0,009	99,990	0,050
13	0,00004269	0,006	99,996	0,002
14	0,00002584	0,004	100,000	0,003
15	0,00000194	0,000	100,000	0,004
16	0,00000001	0,000	100,000	0,000

PREMIERE VALEUR PROPRE : 0,99999810

On peut connaître la composition comportementale de chaque facteur en analysant le tableau 7. Cette composition est donnée par la désignation (par des signes conventionnels) des comportements impliqués, désignation suivie d'un coefficient appelé contribution (CTR), indiquant que le comportement est d'autant plus important et caractéristique que le coefficient qui l'affecte est proche de 1. Les corrélations (COR) permettent de connaître les comportements qui leur sont associés.

TABLEAU 7
Caractéristiques de la colonie 31

Paramètres	Facteur 1 (50,9 %)		Facteur 2 (25,3 %)		Facteur 3 (16,1 %)	
	COR	CTR	COR	CTR	COR	CTR
RMI-Relevés miel.....	628	0	4	0	8	0
TPL-Transports petites larves.....	- 66	1	34	1	38	1
TGL-Transports grandes larves.....	0	0	4	0	7	0
LPL-Léchages petites larves.....	- 189	1	97	1	0	0
LGL-Léchages grandes larves.....	104	0	15	0	11	0
NDR-Nombre dons à la reine.....	283	1	5	0	455	6
TDR-Temps dons à la reine.....	410	165	19	16	569	712
NDP-Nombre dons aux petites larves	- 327	4	555	13	2	0
TDP-Temps dons aux petites larves..	- 273	131	695	658	0	0
NDG-Nombre dons aux grosses larves.	- 27	0	275	3	13	0
TDG-Temps dons aux grosses larves..	- 76	13	260	89	20	11
NDF-Nombre dons aux Fourmis....	606	7	2	0	78	3
TDF-Temps dons aux Fourmis.....	813	363	2	2	184	255
NRF-Nombre réceptions des Fourmis.	- 339	4	- 164	4	9	0
TRF-Temps réception des Fourmis...	- 735	309	- 258	214	7	9

COR. corrélation; CTR. contribution. Tous les chiffres sont multipliés par 1 000.

Tableau des individus (tableau 8).

Les individus sont numérotés de 00 à *n*. La reine porte toujours le n° 00. Quand il y a deux reines, comme c'est le cas pour la colonie 31, la deuxième porte le n° 01. Les contributions et corrélations de chaque individu pour les trois premiers facteurs sont portés sur le tableau 8. On a ainsi tous les individus caractérisés par un facteur, autrement dit par un (ou des) comportement (s) dominant (s).

Les figures 12 et 13 représentent les projections simultanées des comportements et des individus sur les trois premiers axes correspondant aux trois premiers facteurs. Le regroupement des individus est toujours effectué à la main en tenant compte des corrélations car les projections sont une image déformée de la réalité. C'est pour cette raison que l'on pourra dans certains cas séparer 2 Fourmis apparemment très proches sur le graphique. Certains individus ou comportements ont une mauvaise représentation (Qualité QLT), le plus souvent parce qu'ils se sont manifestés rarement, on a ainsi éliminé de l'analyse tous ceux dont la représentation est inférieure à 500.

TABLEAU 8 : CORRELATIONS COR ET CONTRIBUTIONS CTR DES INDIVIDUS

DE LA COLONIE 31 AUX 3 PREMIERS FACTEURS

(Chiffres multipliés par 1 000)

00 à 15 : n° des individus (00 et 01 : Reines)

QLT : qualité de la représentation

1=F : 1er facteur, 2=F : 2ème facteur etc...

Les chiffres situés au dessous du n° des facteurs correspondent aux coordonnées des projections des individus sur les axes.

n°	QLT	1=F	COR	CTR	2=F	COR	CTR	3=F	COR	CTR
00	997	-826	574	17	-690	400	23	142	17	2
01	1001	-829	575	168	-691	400	231	142	17	15
02	999	505	909	127	126	57	16	58	12	5
03	989	-176	121	4	-420	690	40	-203	161	15
04	999	-684	353	105	702	371	218	-175	23	21
05	990	-451	399	23	-534	561	63	-56	6	1
06	977	-685	625	22	-7	0	0	390	202	22
07	823	993	437	2	67	2	0	-815	295	5
08	987	-211	346	10	-159	196	11	71	38	3
09	999	798	918	198	8	0	0	-233	79	53
10	996	441	476	67	-110	30	8	-438	473	207
11	952	267	416	7	-214	270	9	-76	34	2
12	1000	557	257	72	38	1	1	943	736	640
13	1000	-835	557	134	563	271	120	0	0	0
14	998	-342	149	21	728	672	188	31	1	1
15	997	-351	366	23	-443	584	72	-118	42	8
			1000			1000			1000	

B. RÉSULTATS

Le facteur 1 représente à lui seul 50 % de l'information, il est donc fondamental. On voit sur le tableau 7 qu'il est formé essentiellement de deux paramètres : TDF et TRF qui représentent le Temps d'activité de Donneuse aux Fourmis et le Temps d'activité de Receveuse des Fourmis. TDF et TRF sont en corrélation inverse avec le facteur 1 qui est composé en outre, pour une part plus faible, du Temps d'activité de Donneuse aux Petites larves (TDP) et à la Reine (TDR). Ce facteur 1 permet de séparer les *Fourmis donneuses* des *Fourmis receveuses*. La durée de prise de nourriture sur le miel (RMI Relevés sur le Miel) est en corrélation positive avec le facteur 1, donc caractéristique de l'activité de donneuse, il s'agit des *Fourmis pourvoyeuses* de la société (fig. 12).

Le facteur 2 (25,3 % de l'information) est composé de TDP et TRF en corrélation inverse. Aucune des Fourmis caractérisées comme pourvoyeuses par le facteur 1 ne présente des performances en corrélation

avec le facteur 2. Cela permet de séparer les receveuses *sensu stricto* de celles qui sont des nourrices très actives (fig. 12). Ces Fourmis alimentent d'abord les petites larves (corrélation de 0,7 avec TDP) mais un peu aussi les grosses larves (TDG cor. = 0,26).

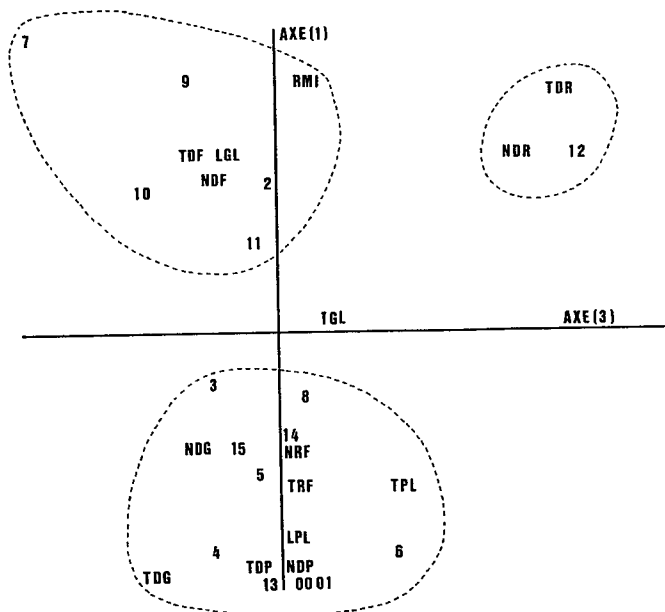


Fig. 13. — Projection des paramètres et individus de la colonie 31 sur les axes 1 et 3.

Le facteur 3 (16,1 %) est composé surtout de TDR. C'est le paramètre de dons à la reine qui, intervenant le plus, permet de séparer parmi les Fourmis pourvoyeuses celles qui sont plutôt spécialisées dans l'alimentation de la reine. Cela concerne uniquement la Fourmi n° 12 (fig. 13). Le facteur 4 (6,7 %) composé surtout de TDG, caractérise les nourrices des grosses larves. Il s'agit des Fourmis n° 04, 13 et 14 déjà classées comme nourrices de petites larves. Les facteurs suivants représentant moins de 1 % sont négligeables.

Les 15 paramètres enregistrés peuvent donc se ramener à quelques facteurs, les deux premiers regroupant 75 % de l'information sont les plus importants. Le premier est un rapport opposant les dons aux Fourmis aux réceptions, et représente l'activité trophallactique entre adultes; le second représente l'activité trophallactique envers les larves. On reconnaît dans la colonie étudiée trois groupes de Fourmis :

— les pourvoyeuses (Fourmis n°s 02, 07, 09, 10, 11, 12) caractérisées par TDF, NDF et RMI. Les dons à la reine (NDR et TDR, et le léchage des grosses larves (LGL) sont assurés surtout par ces Fourmis pourvoyeuses;

— les receveuses : ce sont les deux reines (n° 00 et 01), et cinq ouvrières (n°s 03, 05, 06, 08, 15) caractérisées par TRF et NRF;

— les nourrices : (n°s 04, 13 et 14) caractérisées par TDP, TDG, NDP et NDG. Les léchages et transports des petites larves (LPL et TPL) sont assurés surtout par les nourrices. Le transport des grosses larves (TGL) est à part, assuré aussi bien par des receveuses que des pourvoyeuses.

Rappelons que le groupement des Fourmis ne se fait pas « à l'œil » sur les graphiques 12-13 mais à l'aide des corrélations individus-facteurs. Par la suite on ne donnera que la projection des axes 1 et 2 qui permet de visualiser le plus facilement les groupements, plus rarement des axes 1 et 3.

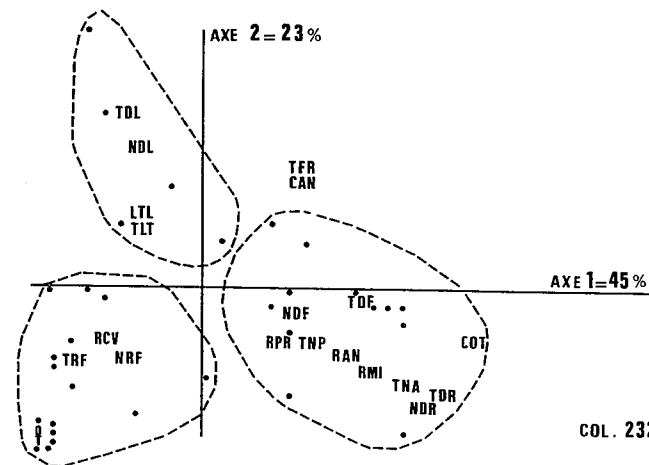


Fig. 14. — Projection des paramètres et individus de la colonie 232 sur les axes 1 et 2.

2. Exemple de la colonie 232 (fig. 14, tableau 18 p. 193).

Il s'agit d'une fondation obtenue à partir d'une reine récoltée en juillet 1976. Au mois de septembre elle est composée de 32 ouvrières et d'une centaine de larves. On a réalisé trois tests successifs à 3 jours d'intervalle.

L'analyse des correspondances permet de discerner les facteurs suivants :

Facteur 1 : il représente 44,5 % de l'information, il est composé essentiellement de TDF + TRF. Les corrélations nous indiquent que ces deux éléments sont inversés et séparent les Fourmis donneuses (TDF)

des Fourmis receveuses (TRF). Parmi les receveuses on trouve la reine. Le paramètre TDF est regroupé avec NDF, RAN, RMI, RPR, COT, TDR et NDR (facteur 4), TNA et TNP (facteur 3). Tout ceci permet de caractériser les *pourvoyeuses*. RPR ayant une mauvaise représentation (Qualité QLT = 318) a été éliminé. TFR et CAN, dont la place est difficilement analysable sur le graphique 14, sont dans le même cas.

Facteur 2 (23 % de l'information) il est composé de TDL + TRF avec des corrélations opposées. Comme dans la colonie 31 il permet de séparer les receveuses qui sont en même temps de bonnes nourrices de larves, de celles qui sont receveuses *sensu stricto*. Aucune des *pourvoyeuses*, caractérisées par le facteur 1, n'est corrélée avec ce facteur 2. La durée des réceptions TRF est associée à NRF et RCV, la durée des dons aux larves TDL est associée à TLT et LTL. Les nourrices de larves sont en même temps soigneuses. Les receveuses sont aussi simultanément attirées par le couvain sur lequel elles stationnent souvent (RCV).

Facteur 3 (14,5 % de l'information, 84 % au total pour les trois premiers facteurs). Il est composé de TNA et TNP qui apparaissent comme à peu près équivalents. Cela permet d'isoler des Fourmis dont l'activité principale est le transport vers le nid. C'est le cas de la Fourmi n° 27 qui ne fait rien d'autre que de stationner souvent à l'extérieur du nid, et se trouvera donc avec les *pourvoyeuses*. C'est le cas aussi de la n° 05, qui par ailleurs est seulement receveuse, et sera plus proche de ce groupe. Il n'y a pas de groupe de Fourmis spécialisées dans les transports vers le nid, la plupart d'entre elles sont d'abord *pourvoyeuses* (TNA et TNP corrélés avec le facteur 1).

Facteur 4 (9,3 % de l'information). Ce facteur composé de TDR permet de caractériser des Fourmis qui sont donneuses envers la reine. La reine, dans cette colonie, étant très peu active, le comportement de dons à la reine intervient seulement en quatrième facteur. Il caractérise les 2 Fourmis qui nourrissent la reine : les Fourmis n° 12 et 28; elles sont par ailleurs de bonnes *pourvoyeuses*. Cela confirme l'association de TDR et NDR avec le facteur 1.

Facteur 5 (2,3 %). Ce facteur composé de COT n'est caractéristique de la Fourmi n° 18, mais avec une corrélation faible (0,173). Cette Fourmi est avant tout bonne *pourvoyeuse*.

Facteur 6 : (1,9 %). Ce facteur est composé de RCV. Il caractérise des Fourmis qui stationnent en permanence sur le couvain. Il s'agit de la n° 22 qui est totalement inactive, de la n° 32 qui l'est presque (receveuse 10 s.

sur toute la durée des observations). La reine est aussi corrélée à ce facteur (mais faiblement : 0,334) car elle est aussi *receveuse*.

Au total on arrive avec six facteurs, à regrouper 95,4 % de l'information originale, ce qui est énorme. En fait les facteurs 1 et 2 suffisent pour caractériser les individus et les associer aux divers comportements. Cela signifie que l'on peut réduire les 19 paramètres à deux facteurs regroupant 67,5 % de l'information. Ces deux facteurs fondamentaux sont les mêmes pour la colonie 31 :

- l'activité de donneuse aux Fourmis opposée à celle de receveuse (facteur 1), donc l'activité trophallactique entre adultes;
- l'activité de donneuse aux larves (facteur 2).

Comme pour la colonie 31 on peut reconnaître, trois groupes de Fourmis :

- des *pourvoyeuses*;
- des nourrices;
- des receveuses *sensu stricto*.

3) Colonie 26 (tableau 9).

La reine a été récoltée en juillet 1974. Au début de l'expérience (5 juillet 1976) la colonie comportait 82 ouvrières et beaucoup de couvain. Cinq observations de 90 mn, espacées de 24 h, ont été effectuées. On a pu suivre à peu près tous les individus actifs qui étaient peu nombreux car la colonie n'était pas affamée : 24 h de jeûne au maximum.

Le facteur 1 représente ici seulement 28 % de l'information, on trouve ensuite trois facteurs représentant 10 à 20 %. Il faut aller jusqu'au cinquième facteur pour totaliser 86 % de l'information. Cela traduit nettement la difficulté que l'on rencontre pour caractériser des individus dans une situation où l'activité est faible. Le facteur 1 représente TDF-TDL/TRF, donc l'activité de donneuse en général (adultes et larves) opposée à celle de receveuse. Le facteur 2 (TDL/TDF-TNA) différencie parmi les donneuses, les nourrices de larves (TDL), des *pourvoyeuses* (TDF et TNA). Le facteur 3 reprend à peu près exactement le facteur 2. 3 Fourmis sont caractérisées presque uniquement par TNA, il s'agit de *pourvoyeuses* peu actives dans l'approvisionnement mais capables d'effectuer les transports de couvain vers le nid.

On a donc trois groupes de Fourmis avec les facteurs 1 à 3 : des receveuses (dont la reine), des nourrices de larves et des *pourvoyeuses*. Il reste un groupe de 30 Fourmis dont les performances ne sont en corrélation avec aucun de ces facteurs.

Le facteur 4 fait ressortir des Fourmis qui soignent le couvain sans être de bonnes nourrices (léchage LTL et transport TLT), il s'agit de 13 Fourmis non caractérisées auparavant. Ce quatrième groupe est donc un ensemble d'individus occupés essentiellement aux soins des larves.

TABLEAU 9 : CARACTERISTIQUES DE LA COLONIE 26

(COR : corrélations, CTR : contributions)

	1 28 %		2 18,8 %		3 18 %		4 13,6 %		5 7,3 %	
	COR	CTR	COR	CTR	COR	CTR	COR	CTR	COR	CTR
TLT							804	641		
LTL							417	166		
TNA			-412	400	584	590				
TDR									962	908
TDL	159	97	499	452	-280	264				
TDF	743	374	-128	96	126	98				
TRF	-943	501								

Le facteur 5 introduit les dons à la reine (TDR) pour 3 Fourmis. Seule l'une d'entre elles est pourvoyeuse, les deux autres sont receveuses.

Si l'on élimine 1 individu qui est totalement, inactif, il reste 81 ouvrières qui se répartissent en cinq groupes comme on peut le voir sur la figure 15 :

- 21 pourvoyeuses (26 %);
- 6 nourrices (7,4 %);
- 13 soigneuses (16 %);
- 24 receveuses (29,6 %);
- 17 peu actives non caractérisées (21 %).

La structure sociale dans une fondation de taille relativement importante est donc sensiblement plus complexe que dans les fondations de petite taille mais on retrouve la même organisation fondamentale avec deux types de Fourmis spécialisées : les pourvoyeuses qui s'occupent de l'approvisionnement et des tâches liées au milieu extérieur comme la récupération du couvain « égaré », et les Fourmis du nid qui s'occupent du couvain (nourrices ou simplement soigneuses). Les autres Fourmis sont receveuses ou peu actives. *L'approvisionnement de la reine semble se réaliser ici plutôt par les receveuses du nid qui servent alors d'intermédiaire.*

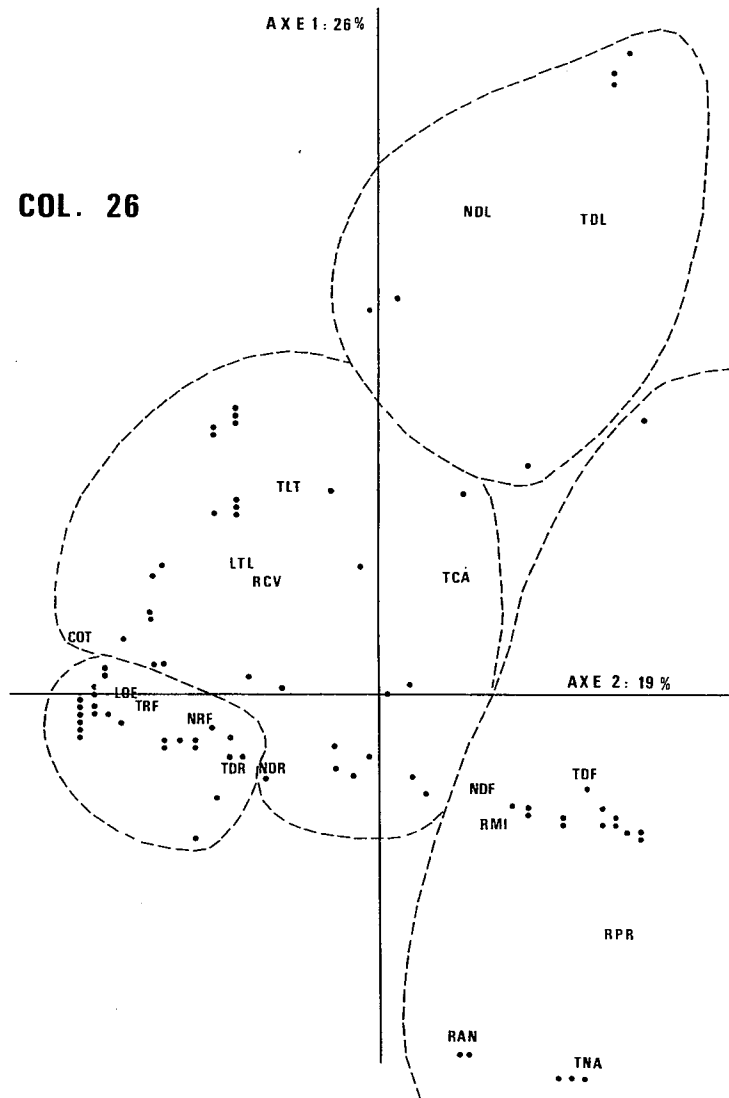


Fig. 15. — Projection des paramètres et individus de la colonie 26 sur les axes 1 et 2.

Cette expérience montre aussi la difficulté de caractériser des individus en dehors de situations de test (jeûne, transport de couvain) : les deux premiers facteurs groupent seulement 26 % de l'information, alors que dans les colonies à jeûne depuis 3 à 4 jours on arrive à 70 ou 80 %.

D. DISCUSSION

Dans presque toutes les colonies étudiées, on a retrouvé fondamentalement les paramètres TDF/TRF en facteur 1 et TDL en facteur 2. Il semble qu'il y ait ici deux catégories d'ouvrières : les pourvoyeuses et les Fourmis du service intérieur.

Les pourvoyeuses sont caractérisées par les paramètres suivants :

- toujours TDF-NDF (Temps et Nombre de Dons aux Fourmis c'est le plus important sur le plan quantitatif car *L. niger* est une espèce qui se nourrit essentiellement de miellat;
- ensuite les relevés de situation dans l'avant-nid : RMI (Relevés sur le Miel), RPR (Relevés sur la Proie) et RAN (Relevés dans l'Avant-Nid);
- le recrutement, REC, quand il existe, est très spécifique, et limité à 1 ou 2 Fourmis au maximum pour les colonies de faible effectif;
- le transport des proies (TPR) vers le nid;
- enfin les transports de couvain vers le nid qui sont une activité spécifique des pourvoyeuses (TNA-TNP) (voir paragraphe suivant).

Les Fourmis du service intérieur sont plus hétérogènes. Dans certains cas on trouve deux groupes : nourrices et receveuses. Dans d'autres cas les receveuses sont en même temps soigneuses du couvain, on a alors considéré qu'il s'agissait de nourrices. Enfin on a parfois un seul groupe avec des nourrices-receveuses.

Les nourrices sont caractérisées par :

- NDL-TDL (Nombre et Temps de Dons aux Larves);
- les transports de couvain à l'intérieur du nid TLT, TOE et TCO (Transports Larves, Œufs et Cocons) et de cadavres (TCA);
- les léchages de couvain : LTL, LOE (Léchages Total Larves, Léchages Œufs);
- les transports de fragments de proie dans le nid (TFR) pour nourrir les larves (DML);
- les relevés sur le couvain (RCV).

Dans certains cas on a distingué les petites larves des grosses larves. On s'aperçoit alors que les pourvoyeuses peuvent s'occuper des grosses larves comme dans la colonie 31, et même les nourrir directement. Elles peuvent aussi leur donner des fragments de proies (TFR et DML). Dans la plupart des colonies on n'a pas distingué les larves car ce phénomène

est surtout marqué dans les petites colonies de première saison et à la sortie d'hibernation. Dans les autres colonies, la différence entre pourvoyeuses et nourrices est mieux marquée (voir chap. IV).

Cette différence entre petites et grosses larves se retrouve chez *M. rubra* où les grosses larves sont nourries et léchées à la sortie d'hibernation par toutes les ouvrières (Brian, 1974).

L'activité de travail sur le coton de l'abreuvoir (COT) semble hétérogène, dans certains cas elle est pratiquée par les pourvoyeuses (par exemple dans la colonie 232) et pourrait représenter un substitut d'activité de construction, dans d'autres cas elle est pratiquée par des nourrices (pour la nymphose des larves).

Enfin le nourrissage de la reine (TDR et NDR : Temps et Nombre de Dons à la Reine) est en général effectué par les pourvoyeuses directement, mais parfois par les receveuses qui servent alors d'intermédiaires entre les pourvoyeuses et la reine (exemple de la colonie 26).

Le flux de nourriture dans la colonie est donc le suivant : les pourvoyeuses vont s'approvisionner à l'extérieur et nourrissent la reine, les nourrices, parfois les grosses larves. Les nourrices vont s'occuper des larves de toutes tailles, souvent aussi de la reine; elles ne régurgitent presque jamais aux pourvoyeuses. Brian et Abbott (1977) ont d'ailleurs montré que les nourrices ne donnent aux pourvoyeuses que du sirop sucré.

Comparaison avec d'autres espèces

Pour les espèces monomorphes, le polyéthisme est surtout fonction de l'âge et on se reportera au chapitre V pour l'analyse bibliographique.

Les études sur la division du travail chez les Fourmis sont nombreuses mais la trophallaxie a été très peu étudiée dans cette perspective. C'est ainsi que Wilson (1976 b) a éliminé la trophallaxie dans son étude sur le polyéthisme de *Pheidole dentata*, car ce comportement est pratiqué par toutes les ouvrières minor. En réalité si on note le sens du flux alimentaire, on trouve des différences très importantes entre individus, et l'analyse des correspondances permet de déterminer les facteurs comportementaux qui expliquent ces variations. Brothers et Michener (1974) ont étudié des petits groupes d'une Abeille primitive (*Lasioglossum zephyrum*). Avec une double analyse en composantes principales et discriminante, ils distinguent la reine des ouvrières, celles-ci forment un continuum depuis les gardiennes jusqu'aux pourvoyeuses. La division du travail chez cette espèce, qui ne pratique pas la trophallaxie, est donc peu marquée.

Dans le cas de nos Fourmis on a été amené à mettre au point un test simple qui permet de reconnaître rapidement les pourvoyeuses (voir paragraphe III).

III. Approvisionnement alimentaire et récupération du couvain

Des observations fortuites ont montré l'existence d'interférences entre le comportement alimentaire et le ramassage du couvain trouvé hors du nid. En effet lorsqu'on renforce des colonies un peu faibles en leur donnant des larves, ou des cocons; on constate qu'il suffit de déposer ce couvain dans le milieu extérieur, pour voir les exploratrices le transporter rapidement dans le nid. Ce phénomène est connu depuis longtemps.

Lubbock (1883, I, p. 134) se divertissait déjà à donner des cocons à des pourvoyeuses de *Formica fusca* devant son hôtel ! Il a observé une Fourmi capable de transporter à elle seule 187 larves dans son nid en une journée. C'est un comportement dont la motivation est stable puisque cette même ouvrière isolée dans une boîte pendant 6 jours, replacée à 1 m de la fourmilière en présence de larves, recommence immédiatement les transports : (p. 26-27) Par ailleurs ces mêmes ouvrières transportent aussi rapidement les œufs de Pucerons placés à l'extérieur (p. 61).

Carthy (1951), Vowles (1952), Wilson (1962 b) et Watkins (1964) ont signalé que du couvain de diverses espèces placé à l'extérieur du nid est ramené rapidement.

Divers auteurs ont utilisé ce comportement pour tester la reconnaissance du couvain et les signaux émis par celui-ci :

- Glancey et coll., 1970, puis Walsh et Tshinkel, 1974, Bigley et Vinson, 1975 avec *Solenopsis invicta*;
- Brian, 1975 avec *Myrmica rubra*;
- Jaisson, 1972 à 1975 avec *F. polyctena*, puis Le Moli et Passetti 1977 avec *F. rufa*;
- Robinson et Cherret 1974 avec *Atta cephalotes*,

Le transport du couvain lors du déménagement de la colonie est un comportement qui présente les mêmes schèmes moteurs mais une situation différente. L'émigration des colonies a été observée par les anciens auteurs et étudiée par Wilson (1962 b) chez *Solenopsis invicta*, Fletcher 1971 avec deux espèces de *Leptogenys*, Abraham et Pasteels, 1977 chez *Myrmica rubra*. Elle se produit d'une manière systématique chez les Fourmis Dorylines

(Schneirla, 1971). Meudec a étudié le transport du couvain dans des petits groupes de *Tapinoma erraticum* (1973 et suiv.)

Cet ensemble de faits nous a amené à mettre au point un test de transport du couvain vers le nid car il permet de caractériser rapidement les pourvoyeuses (Lenoir, 1977 a)

A. MISE AU POINT DU TEST DE TRANSPORT DE COUVAIN VERS LE NID

1. Colonies utilisées

Le test a été mis au point du 15 au 30 septembre 1976 sur 69 ouvrières dont les éclosions se sont échelonnées à partir du 15 août. Les plus vieilles ouvrières ont donc au maximum 1 mois au début de l'expérience. Elles appartiennent à deux colonies :

— colonie 874 : comportant une reine âgée d'un peu plus de 1 an et 37 ouvrières appartenant à deux types. Une dizaine de grandes ouvrières proviennent de cocons récoltés dans la nature, et les autres sont de petites ouvrières issues de la fondatrice;

— colonie 232 : c'est une fondation de l'année (femelle essaimante récoltée début juillet) dans laquelle les 32 ouvrières sont toutes de petite taille. Cette colonie a servi d'exemple pour expliquer l'utilisation de l'analyse des correspondances au paragraphe précédent.

Par la suite le test a été utilisé avec de nombreuses colonies, dont certaines comportaient plusieurs centaines d'ouvrières.

2. Description du test

Le tube d'élevage redressé avec précautions à 50-60° par rapport à l'horizontale, le nid vers le haut, subit une rotation manuelle très lente. Les larves glissent alors vers l'extrémité du tube où elles viennent s'accumuler contre le coton qui en bouche l'orifice. En général seules les larves et les cocons tombent; les œufs (et parfois des petites larves) restent collés contre la paroi de verre.

Le nid est placé rapidement sous une loupe binoculaire, le cache noir restant en place. Les Fourmis viennent alors récupérer leur couvain : larves et éventuellement cocons. Les transports commencent immédiatement, il n'y a jamais de temps de latence. Les critères relevés sont les suivants :

- nombre de Fourmis transporteuses, identifiées par leur numéro;
- ordre de sortie de chaque Fourmi transporteuse;

— nombre de transports par individu, exprimé en pourcentage par rapport au nombre total de transports (ce critère relatif est nécessaire car d'une expérience à l'autre le nombre de transports varie), Le critère temps a été abandonné car il dépend du nombre de Fourmis transporteuses; la durée d'un trajet aller retour étant à peu près constante. Si le nombre total de transports est inférieur à 50 l'expérience est renouvelée aussitôt une seconde fois de manière à observer au moins une centaine de transports par test. On a réalisé cinq fois le test à 2 ou 3 jours d'intervalle pour chaque colonie, associé à trois périodes d'approvisionnement. Le but était de rechercher d'éventuelles corrélations entre le comportement de transporteuse de couvain vers le nid et les comportements alimentaires.

Lorsqu'une situation de panique est accidentellement créée (par exemple en cas de choc sur le tube) l'expérience est annulée. Si la reine tombe avec le couvain dans l'avant-nid, elle n'est pas ramenée en priorité : la femelle est léchée par les pourvoyeuses qui la touchent avec leurs antennes mais ramènent en général des larves avant de commencer à tirer la femelle qui part alors toute seule.

Quant la colonie est à jeûn depuis plusieurs jours, si l'on dispose simultanément à l'entrée du nid de la nourriture et des larves, c'est la nourriture qui est préférée mais il existe des exceptions. On a observé par exemple une Fourmi qui a effectué un transport puis est revenue se nourrir 5 mn avant de reprendre les transports. La même expérience effectuée avec du couvain et des cadavres de Fourmis tuées depuis quelques minutes montre que les cadavres sont délaissés et le couvain transporté. Les cadavres sont introduits dans le nid au bout de 1 h seulement (pour être rejetés quelques jours après, Ataya, 1977).

B. RÉSULTATS

1. Recrutement

Le nombre de Fourmis transporteuses augmente très rapidement, il existe donc une certaine forme de *recrutement*. L'ouvrière dépose sa larve à la limite de la zone sombre et repart immédiatement. C'est un comportement différent de celui que l'on peut observer dans le cas d'un recrutement alimentaire où la Fourmi pourvoyeuse sollicite activement ses congénères avec des mouvements antennaires. Souvent une ouvrière restée près de la reine vient prendre la larve et l'installe au milieu du couvain. Le nombre de transporteuses se stabilise progressivement pour atteindre un niveau

variable selon les tests. Le niveau fluctue dans des limites qui sont différentes selon les colonies :

— 5 à 9 transporteuses pour la colonie 874 (soit 13,5 à 24,3 % des individus) (*fig. 16*);

— 10 à 16 pour la colonie 232 (soit 31 à 50 %) (*fig. 17*).

Le nombre d'individus ayant transporté au moins une fois au cours des cinq essais est de :

— 10 pour la colonie 874 soit 27 %;

— 24 pour la colonie 232 soit 75 %.

Il existe donc un nombre de transporteuses potentielles très variable selon les colonies.

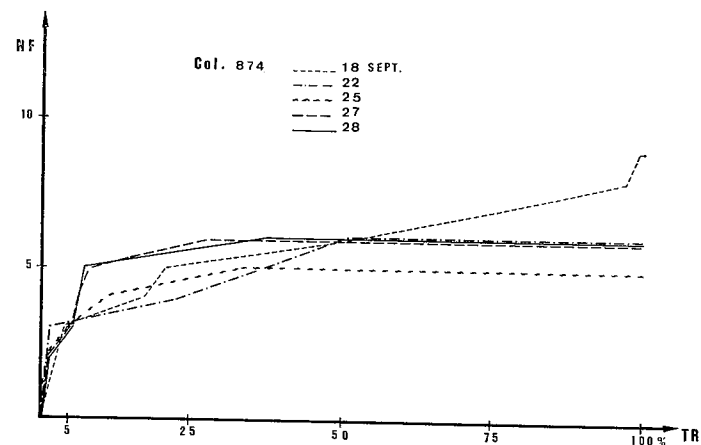


Fig. 16. — Le recrutement dans le transport de couvain vers le nid pour la colonie 874 NF; nombre de Fourmis transporteuses; TR; pourcentage cumulé de transports.

Carthy (1951) a montré que le couvain de *Lasius* est ramené au nid avec dépôt d'une trace et utilisation de repères visuels. Ces derniers sont peut-être même plus importants que les traces. Wilson (1962 *b*) confirme l'existence d'une trace chez *Solenopsis* et la courbe de recrutement est parallèle à celle que l'on observe pour une source de nourriture. Dans cette espèce le recrutement chimique est à lui seul efficace alors que chez *Lasius niger* la parade a un rôle important dans le recrutement vers une source de nourriture (chap. II). Il n'y a pas de différence fondamentale entre les deux types de recrutement, la parade augmente simplement l'efficacité de la trace. Dans le cas du transport de couvain vers le nid

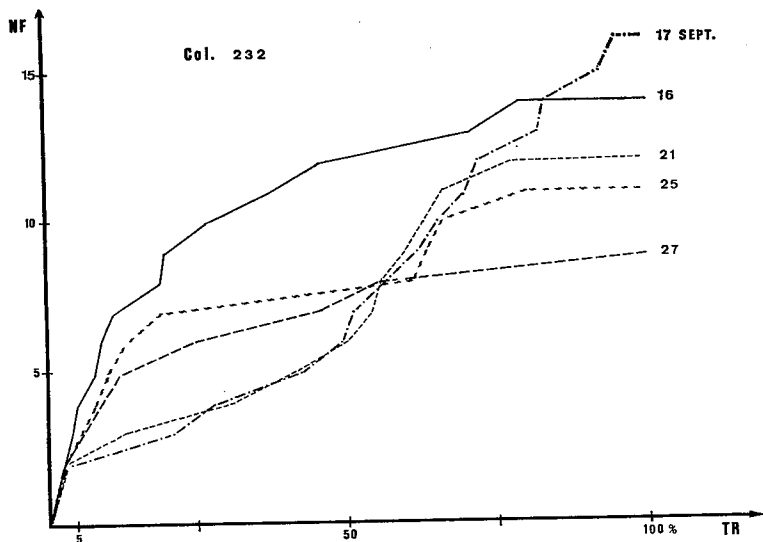


Fig. 17. — Le recrutement dans le transport de couvain vers le nid pour la colonie 232. NF; nombre de Fourmis transporteuses; TR; pourcentage cumulé de transports.

les transporteuses déposent leur trace ce qui permet un recrutement, mais n'effectuent pas de parade.

2. Stabilité du comportement

Pour estimer la stabilité du comportement de transport on a recherché le pourcentage d'individus qui sont deux fois de suite transporteurs, sachant que les tests ont été renouvelés cinq fois à 3 ou 4 jours d'intervalle :

TABLEAU 10 : POURCENTAGE D'INDIVIDUS TRANSPORTEURS 2 FOIS DE SUITE

N° du test	Colonie 874	Colonie 232
1 → 2	50 %	52,6 %
2 → 3	83,3 %	33,3 %
3 → 4	83,3 %	46,7 %
4 → 5	100 %	61,5 %

— pour la colonie 874 il passe de 50 % entre les essais 1 et 2, à 100 % pour les essais 4 et 5. On assiste donc à une spécialisation en fonction de la répétition des essais, au détriment du nombre total de transporteuses qui diminue légèrement, il passe de 9 à 6;

— il varie entre 33 et 60 % pour la colonie 232. Le comportement est fluctuant : d'un jour à l'autre des ouvrières différentes sont transporteuses.

Ce phénomène est parfaitement retrouvé avec une matrice asymétrique entre le rang de sortie au jour j_1 et le rang au jour j_2 : pour la colonie 874 il y a dans 64 % des cas 1 rang d'écart maximal (ordre de sortie stable) et dans 18 % des cas seulement pour 232.

Les animaux très actifs (plus de 10 % de transports) et transporteurs stables (au moins quatre fois sur cinq essais) sont peu nombreux par rapport à la population totale : cinq pour la colonie 874 et trois pour la colonie 232 (soit respectivement 13,5 et 9,4 %). Ces résultats sont très proches de ceux obtenus par Verron (1976 a) avec la même espèce : 14 % des ouvrières seulement manifestent une forte activité locomotrice qui demeure stable durant 3 semaines.

3. Ordre de sortie et nombre de transports (fig. 18)

On a trouvé une corrélation négative entre les performances des animaux pour l'ensemble des cinq essais et la médiane de leurs rangs de sortie : pour la colonie 232 elle est de $-0,755$ ($P < .01$), et de $-0,925$ ($P < .01$) pour la colonie 874. Cela signifie que les Fourmis qui sortent les premières effectuent le plus grand nombre de transports, que ces animaux sont très actifs et le *restent* jusqu'à la fin de la tâche. C'est particulièrement vrai pour la colonie 874 où six ouvrières effectuent à elles seules 95 % des transports (moins de 4 % pour les quatre autres) : les pentes des droites de régression des deux colonies n'ont pas la même variance ($F = 4,888$, $P < .01$). Cela confirme que la spécialisation est beaucoup plus importante dans la colonie 874.

4. Relation avec le comportement de pourvoyeuse

Les tests de transport de couvain ont été effectués à la suite d'observations du comportement alimentaire. Sur le tableau 11 on a porté, pour chaque colonie, et pour chaque test, le pourcentage de Fourmis qui sont à la fois transporteuses et pourvoyeuses, ou l'un des deux seulement par rapport au nombre total de Fourmis ayant présenté au moins l'un des comportements

Au 1^{er} essai 58 à 60 % des Fourmis sont simultanément transporteuses et pourvoyeuses. Si l'on fait la somme des trois tests, sachant qu'une Fourmi peut-être uniquement transporteuse 1 jour et uniquement pourvoyeuse lors d'un autre test, on arrive à 84 % pour la colonie 232 et 73 % pour la colonie 874, soit au total 80 % des individus ayant présenté l'un ou l'autre type d'activité. Les Fourmis qui sont uniquement transporteuses

sont très peu actives : 0,8 % des transports au maximum, il en est de même pour celles qui sont uniquement pourvoyeuses (0,4 % de l'activité d'approvisionnement, mesurée par la durée totale des échanges alimentaires). On arrive donc à caractériser en trois tests de courte durée 80 % des pourvoyeuses potentielles d'une colonie.

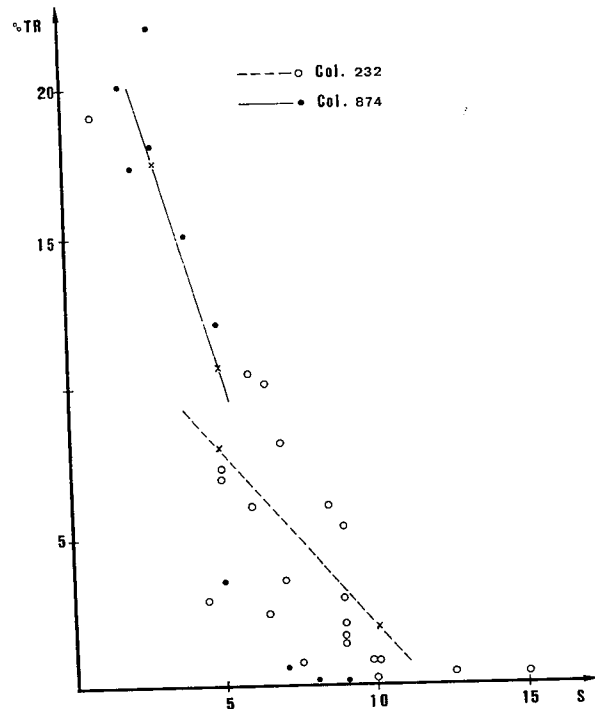


Fig. 18. — Corrélation entre le niveau d'activité de transport et la médiane des rangs de sortie pour deux colonies. % TR; pourcentage de transports par rapport au total des transports. S, médiane des rangs de sortie pour chaque Fourmi.
 colonie 232 : $y = 13,713 - 1,712 x$, $r = 0,755$, $P < .01$.
 colonie 874 : $y = 27,925 - 3,458 x$, $r = 0,948$, $P < .01$

CORRÉLATION ENTRE LES TYPES D'ACTIVITÉ

Nous avons recherché des corrélations possibles entre l'activité de transporteuse de couvain (nombre de transports) et l'activité de pourvoyeuse mesurée selon deux critères (en coordonnées logarithmiques à base 2) :

— le temps passé dans l'avant-nid, estimé par le pourcentage de relevés de la Fourmi dans l'avant-nid;

— la durée des régurgitations autrement dit l'activité de donneuse.

Pour le nombre de transports et le temps passé dans l'avant-nid, la corrélation est faible mais significative ($r = 0,4310$, $P < .05$). Il en est de même pour la corrélation avec l'activité de régurgitation ($r = 0,4651$, $P < .05$). La corrélation est beaucoup plus forte entre l'activité de régurgitation et le temps passé dans l'avant-nid ($r = 0,5882$, $P < .01$). Cela signifie que les pourvoyeuses les plus efficaces dans l'approvisionnement (qui régurgitent beaucoup) séjournent le plus dans l'avant-nid et sont en même temps les *meilleures transporteuses de couvain*. Ces individus effectuent la quasi-totalité de la tâche d'approvisionnement (plus de 98 %).

TABLEAU 11 : POURCENTAGE DE FOURMIS TRANSPORTEUSES ET POURVOYEUSES, OU L'UN DES 2, PAR RAPPORT AU NOMBRE TOTAL DE FOURMIS PRESENTANT AU MOINS L'UN DE CES COMPORTEMENTS

Colonie	Date	transporteuses pourvoyeuses	uniquement transporteuses	uniquement pourvoyeuses	Nombre total de Fourmis
232	17 sept	11 58 %	5 26 %	3 16 %	19
	21 sept	7 41 %	5 29,5 %	5 29,5 %	17
	27 sept	8 53,4 %	2 13,3 %	5 33,3 %	15
	Somme des 3 essais	16 84 %	3(1) 16 %	0 0 %	19
874	18 sept	6 60 %	3 30 %	1 10 %	10
	22 sept	5 62,5 %	1 12,5 %	2 25 %	8
	27 sept	6 75 %	0	2 25 %	8
	Somme des 3 essais	8 73 %	2(2) 18 %	1(3) 9 %	11

(1) Ces 3 Fourmis effectuent 8 transports sur 479 soit 1,7 % du total des transports.

(2) 0,5 % des transports pour ces 2 Fourmis.

(3) Fourmi qui sort dans l'avant nid mais est très faible pourvoyeuse

L'analyse des correspondances a confirmé la relation avec le comportement de pourvoyeuse : les Transports de couvain vers le Nid, qu'ils se produisent Avant (TNA) ou après (Postérieur : TNP) la période d'approvisionnement, sont *toujours* associés aux paramètres qui caractérisent les pourvoyeuses et en particulier TDF et NDF (Temps et Nombre de Dons aux Fourmis).

C. EXPÉRIENCES DE CHOIX

Description du protocole expérimental

Il était intéressant de voir si les transporteuses ramenaient préférentiellement tel ou tel élément de couvain. Pour cela il était difficile d'utiliser le test décrit plus haut car la quantité de couvain est variable selon les colonies. Le dispositif suivant a été choisi : 20 éléments de couvain sont disposés par paires dans un tube de verre de 7 à 10 cm de longueur qui est mis en continuité avec le nid. Il est possible d'avoir un véritable choix, la Fourmi qui arrive trouve en face d'elle deux éléments de couvain différents, par exemple une grosse larve et une petite larve, ou une petite larve et un œuf. L'ordre des transports est noté de 0 à 20.

On a utilisé de nombreuses colonies en plus de 874 et 232. Le tableau 12 montre un exemple de résultat obtenu avec un test de choix.

TABLEAU 12 : EXEMPLE DE TEST DE CHOIX

(Colonie n° 232, 15 sept 76, choix grosses larves (1a) - petites larves 1)

Grosses larves	x	x	x	x	x	x	x					x	x					x		
Petites larves								x	x	x		x	x	x				x	x	x
Ordre des transports	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20

Somme des rangs des petites larves : $\Sigma 1 = 141$
 " " " " grosses larves : $\Sigma 1a = 69$

Si les 10 premiers transports correspondaient à une seule catégorie de couvain le score (minimal) serait de 55 pour un total de 210.

RÉSULTATS

1. Choix entre couvain de la colonie et d'une colonie étrangère de la même espèce :

Les ouvrières savent distinguer leur couvain de celui d'une autre espèce (voir par exemple Brian, 1975 p. 750 : *M. rubra* et *M. scabrinodis*). On a voulu voir si elles sont capables de reconnaître du couvain de même espèce mais de la colonie différente. Les expériences de choix ont été réalisées d'abord en été, puis en automne.

(a) Pendant l'été (juillet-août)

1^{re} expérience : 10 larves de la colonie d'origine + 10 larves d'une autre colonie (larves de taille moyenne). Le test a été effectué cinq fois.

Les sommes des rangs de transport des larves de la colonie d'origine sont les suivants :

$$107 - 102 - 101 - 104 - 91 \quad \bar{x} = 101 \pm 6,041.$$

Chacune des colonies est testée une seule fois pour éviter la familiarisation avec des larves de colonie étrangère. Jamais ce choix n'est significativement orienté vers l'un ou l'autre type de larve. Le stimulus larve serait donc un stimulus très fort non spécifique de la colonie.

N'ayant pas un échantillon suffisant pour appliquer le test de Wilcoxon on a choisi de faire un tableau de contingence sur les transports dans la 1^{re} moitié (jusqu'au 10^e inclus) et après le 10^e (voir tableau récapitulatif, tableau 13).

TABLEAU 13 : RECAPITULATIF DES TESTS DE CHOIX ENTRE DU COUVAIN PROVENANT DE LA COLONIE D'ORIGINE OU D'UNE COLONIE ETRANGERE

	10 tests successifs				1 seul test par colonie			
	Larves		Cocons		Fin de saison		Juillet-août	
	1 à 10	11 à 20	1 à 10	11 à 20	1 à 10	11 à 20	1 à 10	11 à 20
Provenant d'une colonie étrangère	42	58	40	60	85	25	26	24
Provenant de la colonie d'origine	58	42	60	40	25	85	24	26
	$\chi^2 = 4,5^{**}$		$\chi^2 = 7,22^{**}$		$\chi^2 = 63,29^{**}$		$\chi^2 = 0,04$ non significatif	

** P < .01

Dans chaque case on a porté le nombre d'éléments de couvain enlevés au cours des 10 premiers ou des 10 derniers transports.

Il est évident qu'il n'y a pas de choix entre les deux types de larves, comme cela est confirmé par χ^2 qui est très faible ($\chi^2 = 0,04$).

2^e expérience : avec l'une des colonies on répète 10 fois l'expérience (sur 10 jours consécutifs) en laissant à chaque fois les 10 larves étrangères. Les sommes des rangs de transport des larves de la colonie d'origine sont les suivants :

$$91 - 85 - 79 - 83 - 82 - 78 - 101 - 87 - 78 - 72$$

$$\bar{x} = 83,6 \pm 8,113, \quad T = 0.$$

Le T de Wilcoxon est ici de 0 car tous les scores de la colonie d'origine sont inférieurs à ceux de la colonie étrangère. La différence est donc significative ($P < .01$).

Si l'on compare le nombre de larves de la colonie d'origine et de la colonie étrangère transportées durant les 10 premiers et les 10 derniers transports on obtient un χ^2 de 4,500 ($P < .05$). Cela confirme la préférence pour les larves de la colonie d'origine (tableau 13).

3^e expérience : il s'agit d'un test de choix entre 10 cocons de la même colonie et 10 cocons d'une colonie étrangère. L'expérience est répétée 10 fois sur 10 jours consécutifs avec la même colonie. Les somme des rangs de transport de cocons de la colonie d'origine sont les suivants :

72 — 111 — 92 — 92 — 85 — 86 — 74 — 97 — 91 — 87

$$\bar{x} = 88,7 \pm 11,116.$$

Bien que les résultats soient moins nets que dans l'expérience précédente le T de Wilcoxon est de 1 ($P < .01$). Dans un seul cas le score obtenu par les cocons étrangers est supérieur à celui des cocons de la colonie d'origine. Le χ^2 calculé avec les 10 premiers et 10 derniers transports est de 7,22 ($P < .01$) (tableau 13). Ce phénomène se retrouve dans les travaux de Robinson et Cherret (1974) sur les *Atta* : les ouvrières ramènent plus vite leurs larves que des larves étrangères. Paradoxalement le résultat inverse est obtenu avec les nymphes : les nymphes étrangères sont ramenées plus vite ! Montagner (1963, p. 155) avait montré que des larves de Guêpes d'une colonie étrangère sont moins nourries que celles de la même colonie, mais ce serait à vérifier avec des larves en concurrence dans le même nid.

(b) *En fin de saison (octobre)*

11 expériences ont été conduites avec des colonies différentes selon le même principe : choix entre 10 larves de la colonie d'origine et 10 larves de la colonie étrangère. Les sommes des rangs de transport des larves de la colonie d'origine sont les suivants :

106 — 63 — 65 — 74 — 80 — 82 — 55 — 94 — 74 — 83 — 56

$$\bar{x} = 75,636 \pm 15,692.$$

La préférence pour les larves de la colonie d'origine est significative ($T = 1$, $P < .01$) et se manifeste dès le 1^{er} essai. Le χ^2 est très fort : 63,29 ($P < .01$).

TABLEAU 14 : NOMBRE D'ELEMENTS DE COUVAIN ENLEVES AU COURS

DES 10 PREMIERS OU DES 10 DERNIERS TRANSPORTS

		Ordre transports		
		1 à 10	11 à 20	
Choix grandes larves la - petites larves l	la	74	26	$\chi^2=44, 18^{**}$
Σ rangs la = 93 - 69 - 84 - 57 - 54 - 121 - 79 - 65 - 57 - 58	l	26	74	
$\bar{x} = 73,7 \pm 21,1715$ T = 2**				
Choix petites larves - oeufs (l - w)	l	82	18	$\chi^2=79, 38^{**}$
Σ rangs l = 56-51-54-59-55-91-76-89-56-70-69	w	18	82	
$\bar{x} = 66,909 \pm 13,4495$ T = 2**				
Choix grandes larves - cocons (la - Co)	Co	55	45	$\chi^2=1,62$
Σ rangs Co = 114-70-114-86-83-117-106-115-91-111	la	45	55	
$\bar{x} = 100,7 \pm 16,7468$ T = 34				

** $P < .01$

CONCLUSIONS

Dans un test de choix avec 10 cocons ou 10 larves provenant de la colonie d'origine et 10 cocons ou 10 larves provenant d'une colonie étrangère, les 10 premiers éléments ramenés au nid sont choisis au hasard lors du 1^{er} test en pleine saison, mais le couvain de la colonie d'origine est préféré lors des tests suivants. Cette préférence se manifeste dès le 1^{er} test en fin de saison. Cela signifie que le couvain d'été est très attractif pour les pourvoyeuses, quel que soit sa colonie d'origine, mais les ouvrières apprennent à reconnaître du couvain étranger au bout de quelques jours. En fin de saison le couvain est beaucoup moins attractif et les ouvrières sont capables de reconnaître immédiatement leurs propres larves.

2. *Choix entre éléments différents de couvain (d'une colonie étrangère).*

On a proposé un choix entre grosses larves (La) et petites larves (l), entre grosses larves et cocons (Co) et entre petites larves et œufs (w). Les expériences ont été répétées 10 fois (choix La-l et La-Co) ou 11 fois (choix l-w). On a analysé les résultats de la même manière que précédemment : d'une part la somme des rangs de transport de l'un des éléments du choix (test T de Wilcoxon) et d'autre part test χ^2 sur les 10 premiers et 10 derniers transports.

Il ressort du tableau 14 que les grandes larves et les cocons sont très nettement préférés aux petites larves, et aux œufs. Ces derniers sont

parfois abandonnés. Souvent les transporteuses saisissent un œuf et le reposent pour prendre une petite larve, elles explorent tout le tube pour chercher les dernières larves avant de prendre les œufs. Quand il y a simultanément des petites larves et des grosses larves, on observe aussi souvent un changement de charge en faveur des grosses larves. Par contre avec des grosses larves et des cocons le ramassage s'effectue au hasard et commence par le couvain le plus proche. L'orientation vers les grosses larves ou les cocons semble plus facile, les petites larves et les œufs sont pris seulement lorsqu'ils sont touchés avec les antennes. Le stimulus grosse larve ou cocon est très fort, cela rappelle les Fourmis esclavagistes qui transportent indifféremment grosses larves ou cocons de l'espèce esclave (voir par exemple Wilson, 1975 b, p. 108, *Lept. duloticus*). Brian (1975) avec *M. rubra* obtient un résultat différent (mais il s'agit de nymphes nues) : les larves du 3^e stade sont préférées aux nymphes. Chez les Fourmis légionnaires les résultats sont variables selon les espèces : pour Schneirla (1971, p. 142) il y a chute brutale de l'attractivité après filage du cocon chez *Eciton*. Pour Watkins et Cole (1966) les nymphes nues de *Neivamyrmex* sont plus attractives que les larves juste avant la pupaison. Tous ces résultats contradictoires proviennent peut être des tests utilisés. De même il est vraisemblable que les ouvrières ne différencient pas les petites larves des œufs car elles laissent les larves de 1^{er} stade sur le tas d'œufs tant qu'elles n'ont pas mué (Le Masne, 1953; Weir 1959; O'Neal et Markin, 1973; Walsh et Tshinkel, 1974). Toutefois selon des observations anciennes contradictoires de Fielde (*in* Raigner, 1952, p. 71), la petite larve serait nourrie dès qu'elle sort de l'œuf chez *Aphaenogaster*.

D. DISCUSSION

1. Le comportement de transport du couvain

Le comportement de transport du couvain est un schème moteur qui se manifeste d'une manière assez stéréotypée mais qui correspond à des finalités différentes. Pour Meudec (1973 b) quand la colonie est en danger, les ouvrières transportent le couvain pour le mettre en sécurité, il s'agit d'un transport de couvain en situation de stress. Dans le test décrit ici le transport du couvain représente une recherche de couvain égaré, de la même manière que la rate ramène les petits qui se trouvent hors du nid.

Dans le 1^{er} cas tous les individus sont en face d'une urgence et réagissent indépendamment de leur activité normale (Meudec et Lenoir, en préparation); alors que dans le second cas il s'agit d'une *activité spécifique des*

Fourmis du milieu extérieur. Hinde a souligné dans son ouvrage de 1966 l'intérêt que présente la description d'un comportement en fonction de ses propres conséquences, selon l'environnement « Cette description est souvent indispensable pour une compréhension totale du comportement » (p. 14, éd. 1975). C'est tout à fait le cas ici, le transport du couvain n'a pas du tout la même signification selon les conditions dans lesquelles il est exécuté (voir discussion plus détaillée dans Meudec, 1979).

2. Polyéthisme et transport du couvain vers le nid

Wilson (1976 b) a réalisé chez *Pheidole dentata* une expérience voisine mais qu'il qualifie de *stress imposé* à la colonie : le couvain est déversé dans le milieu extérieur et il compte le nombre d'ouvrières minor et major qui ramènent les larves. Les transports sont effectués à 96 % par des minor, sans précision quant à l'âge et l'activité de ces ouvrières.

Walsh et Tshinkel (1974) ont mis au point un test en deux étapes : tout d'abord ils déposent du couvain à proximité de l'entrée du nid, celui-ci est ramené par les pourvoyeuses (ce qui est en accord avec nos résultats). Ensuite ils alarment la colonie entière à l'aide d'un courant d'air pour voir si les larves ou nymphes sont déposées dans la chambre du couvain. Ils n'ont pas étudié la division du travail dans leurs expériences. Par contre ils constatent que les nymphes sont ramenées comme des proies en situation de privation alimentaire protéique. Il existe donc une interaction entre *motivation alimentaire* et *motivation de transport des larves vers le nid*.

Le test de transport du couvain vers le nid permet de reconnaître les pourvoyeuses de la colonie, sans avoir à effectuer des observations très longues et dépendantes de la motivation alimentaire. Les transporteuses les plus actives sont celles qui sortent les premières, qui séjournent le plus longtemps dans l'avant-nid, et qui sont les meilleures pourvoyeuses pour l'alimentation.

Weir (1958 b, p. 323) a fait une observation qui va dans le même sens. Il place des ouvrières de *Myrmica* au centre d'un cercle où se trouvent des larves collées avec de la paraffine. Il a constaté, 1^o que les larves sont d'autant plus attractives qu'elles sont de grande taille (avec trois catégories : grandes, moyennes ou petites), 2^o que les ouvrières qui passent le plus de temps sur le couvain dans le nid (nourrices) sont les moins sensibles à la présence de larves, alors que les pourvoyeuses les détectent rapidement. Weir est d'ailleurs surpris par ce résultat, qui est tout-à-fait conforme à nos conclusions.

RELATION AVEC LA STRUCTURE DE LA COLONIE

Rappelons qu'on a choisi deux colonies de structure très différente, l'une (232) composée uniquement de petites ouvrières de fondatrice, l'autre d'ouvrières de taille variable (874) provenant de fondatrice et de cocons de grande taille récoltés dans la nature. Or la répartition des tâches pour le transport du couvain s'est effectuée de manière très différente dans ces deux colonies :

— colonie 874 : des ouvrières de grande taille très spécialisées ont effectué la majorité des transports, 27 % de la population a participé aux tests;

— colonie 232 : les ouvrières ont un comportement beaucoup plus fluctuant, et les individus au moins une fois transporteurs représentent 75 % de la population.

On peut émettre l'hypothèse suivante, qui sera discutée plus loin : *les grosses ouvrières se spécialisent plus rapidement que les petites ouvrières dans les tâches liées au milieu extérieur. S'agit-il de particularités individuelles acquises pendant le développement larvaire?* La taille des ouvrières est en effet liée à la quantité d'aliments reçus pendant le développement larvaire. Une grande ouvrière, au jabot plus extensible, pourrait devenir une meilleure pourvoyeuse et c'est intéressant au plan de l'approvisionnement de la colonie.

3. Reproductibilité du test

La situation expérimentale n'étant pas standardisée, il fallait vérifier la validité du test. En effet il ne faut pas créer de panique dans la colonie, et il faut éviter de faire tomber la reine. On a constaté que des larves prélevées dans un nid perturbé et présentées à une colonie étrangère provoquent des réactions d'alarme (alors qu'en situation normale elles sont ramenées immédiatement). Lubbock (1883) a observé que des cocons de *F. fusca* ou *L. niger* placés dans une colonie étrangère puis remis dans leur colonie d'origine sont attaqués. Cette observation est surprenante et on pourrait l'expliquer tout simplement si le prélèvement a perturbé la colonie. Dans ce cas les larves sont transportées après un temps beaucoup plus long vers le milieu extérieur, abandonnées, reprises, abandonnées à mi-parcours, et progressivement adoptées. Il est possible que des larves ayant séjourné dans une colonie perturbée soient imprégnées de substances d'alarme. Il faut donc manipuler le nid avec beaucoup de précaution.

Malgré cela les résultats paraissent suffisamment cohérents pour conclure à la validité du test. La concordance entre pourvoyeuses et transporteuses est même de 100 % à la sortie d'hibernation. C'est le cas de la colonie 87 composée de 11 ouvrières hibernantes : sur six tests, trois ouvrières ne sont jamais transporteuses, ce sont les nourrices strictes (fig. 26), toutes les autres sont au moins une fois transporteuse. Dans des colonies d'effectif plus important l'efficacité du test est moins bonne : elle est de l'ordre de 70 à 75 % dans deux colonies comportant 60 à 80 ouvrières, avec trois ou quatre essais.

4. Motivation du transport vers le nid

On a vu qu'elle était très puissante et qu'en toute situation les pourvoyeuses ramènent le couvain, même si la colonie est complètement inactive par ailleurs. Si l'on excepte les colonies très affamées où les ouvrières commencent par se nourrir, le couvain est préféré à tout autre stimulus : grain de sable, cadavre, proie, liquide sucré. Le stimulus couvain est très fort, puisque même les larves ou cocons de colonies étrangères sont ramenés et adoptés.

La motivation se maintient encore à l'entrée en hibernation (page 215) Dans ce cas l'activité de la colonie est très réduite, on observe seulement quelques rares pourvoyeuses très peu actives mais le transport vers le nid se maintient avec plusieurs transporteuses. La valeur prédictive du test est donc faible ici, elle est inférieure à 20 % mais cela est dû à la baisse d'activité générale du nid, qui précède l'entrée en hibernation. Le comportement de transport réapparaît immédiatement lors de la reprise d'activité printanière : dans deux colonies sorties du réfrigérateur le 31 juin 1976 les larves ont été ramenées dès le 1^{er} essai effectué 24 h après la sortie d'hibernation.

Le transport disparaît en partie chez les Fourmis élevées en l'absence de couvain (chap. V).

La motivation est par ailleurs liée à la distance comme l'ont montré Robinson et Cherret (1974) sur *Atta cephalotes* : à 1 m la plupart du couvain est transporté, mais à 8 m il est abandonné et même rejeté activement. Les raisons de cette modification de comportement sont probablement liées à l'interaction avec la motivation alimentaire.

5. Le problème de l'odeur de la colonie

L'absence de reconnaissance entre colonies est exceptionnelle chez les Insectes sociaux. C'est le cas des Halictides où les ouvrières sont interchangeables (Plateaux-Quenu, 1962 : *Evylaeus marginatus*; Michener, 1966 : *Dialictus versatus*). Ce phénomène se retrouve chez quelques espèces de Termites et de Fourmis où il n'existe pas d'agressivité intraspécifique : *Bellicositermes natalensis* (Grassé, 1959, p. 53) *Pogonomyrmex rugosus* (Whitford et coll., 1966), *Myrmica americana* (Ayre, 1971), *Monomorium pharaonis* (Sudd, 1957), *Ponera* (Le Masne, 1952). Chez *Iridomyrmex humilis* les ouvrières vont sans cesse d'un nid à l'autre (Markin, 1968) et les colonies peuvent fusionner sans problèmes (Dechêne, 1970, p. 181). Chez les *Formica* du groupe *rufa* on connaît d'immenses colonies polycaliques avec des échanges permanents d'ouvrières entre les nids mais la colonie est agressive envers les colonies voisines : par exemple Cherix et Gris (1977) signalent une colonie de *F. lugubris* composée de 1 200 nids répartis sur 70 ha. Chez *F. exsecta* on peut considérer qu'il y a un seul territoire pour l'ensemble des colonies polycaliques, (Pisarski, 1972).

Wilson (1971, p. 272) distingue trois types de société selon que les étrangers sont reconnus, acceptés ou rejetés :

- les étrangers sont acceptés immédiatement, mais sont moins bien nourris tant qu'ils n'ont pas acquis l'odeur de la colonie. Lange (1960) l'a montré chez *Formica polyctena*. C'est probablement ce qui doit se passer pour certaines des espèces citées plus haut;

- les étrangers sont examinés longuement sans attaque, et l'acceptation est progressive;

- les étrangers sont inspectés, attaqués et tués ou rejetés du nid.

La nature chimique de l'odeur est totalement inconnue sauf dans le cas des Termites *Calotermes* où il s'agit d'hexène-3 01-1 (Verron, 1963). Il semble même que, pour l'instant, on ne puisse mettre en cause aucune glande exocrine dans sa sécrétion. La nourriture et les matériaux du nid semblent influencer partiellement cette odeur. Chez les Termites Xylophages la substance odorante étant un produit de dégradation du bois Verron *op. cit.* a montré que les animaux privés de nourriture ou nourris avec de la cellulose pure perdent toute action attractive sur leurs semblables, Michener (1974, p. 222-223) a montré les influences externes sur l'odeur des Abeilles et Bourdons, Lange (1960) chez *F. polyctena*.

Des différences génétiques existeraient aussi, au moins chez *Lasioglossum* (Bell, 1974; Barrow et coll., 1975; Kukuk et coll., 1977). Hölldobler et Wilson émettent l'hypothèse que la reine est responsable de l'odeur de la colonie, il suffirait d'un mécanisme génétique simple (deux à trois allèles avec une dizaine de locus). Kukuk et coll. pensent que la reconnaissance pourrait être basée sur un apprentissage larvaire (peut-être une forme d'empreinte?). Jaisson (1972 à 1975) a montré que les adultes de *F. polyctena* étaient sensibles à un mécanisme d'imprégnation de l'odeur de l'espèce dans les jours qui suivent l'éclosion imaginale. Le Moli et Passetti (1977) ont retrouvé le même résultat chez *F. rufa*. Nos résultats prouvent que la reconnaissance existe aussi au niveau intraspécifique : les ouvrières sont capables de distinguer leur propre couvain du couvain étranger de la même espèce, surtout en automne quand les larves sont moins attractives. Il y a contradiction apparente entre l'adoption très facile du couvain et des jeunes ouvrières et l'agression entre membres de colonies étrangères. Hölldobler (1973 a, 1977) pense que l'odeur de la colonie est marquée par les phéromones attractives du couvain qui ne sont pas spécifiques de la colonie. Nos résultats expérimentaux vont tout à fait dans le même sens : la reconnaissance intercolonies est plus ou moins facile selon l'état du couvain. On se propose de donner des larves, marquées avec un colorant vital, à une colonie dont les larves ne sont pas colorées (et inversement) pour étudier la mortalité et la croissance des deux lots de larves traitées par les mêmes Fourmis. Il est possible en effet que la reconnaissance s'accompagne d'une discrimination entre les larves, en cas de disette, les larves étrangères sont peut-être sacrifiées les premières et les larves de la colonie d'origine nourries préférentiellement. Si l'odeur de la colonie est liée à la reine on devrait observer un mélange rapide des deux lots de larves et l'adoption complète des larves étrangères. Il n'est pas impossible aussi que certaines Fourmis soient capables de discriminer les odeurs étrangères et d'autres non : on a observé souvent que certaines ouvrières choisissent le couvain de leur colonie, alors que d'autres prennent les larves au hasard, mais cela serait aussi à vérifier.

CONCLUSIONS

Le couvain est très attractif pour les ouvrières, et lorsqu'elles rencontrent des larves ou des cocons hors du nid, elles les ramènent immédiatement à l'intérieur.

Le transport de couvain vers le nid permet de reconnaître rapidement au moins 80 % des pourvoyeuses de la colonie qui réalisent 98 % des

transports. La motivation du transport au nid est très stable, elle se maintient même à l'entrée en hibernation. Les transporteuses les plus actives sont en même temps les pourvoyeuses les plus efficaces et qui séjournent le plus longtemps dans l'avant-nid. Les ouvrières préfèrent les grosses larves et cocons aux petites larves, et celles-ci sont préférées aux œufs qui sont même parfois négligés. Le couvain étranger (homospécifique) est transporté aussi très rapidement et adopté, mais en situation de compétition le couvain de la colonie d'origine est transporté prioritairement, surtout en fin de saison lorsque les larves sont moins attractives.

Nous avons maintenant à notre disposition les moyens d'étudier le polyéthisme et ses origines : les observations continues et les tests de récupération du couvain permettent d'accumuler les données, l'analyse des correspondances permet de les traiter. Le premier problème que l'on s'est posé était de savoir si le comportement des individus reste stable d'un jour à un autre. Ensuite on a cherché une relation éventuelle entre la taille des Fourmis et le polyéthisme. Ces divers aspects font l'objet de paragraphe IV.

IV. Quelques aspects de la variabilité

A. ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ TEMPORELLE

(a) *Activité des individus*

Toutes nos observations ont montré que l'activité individuelle est *très variable d'un jour à l'autre*. C'est ce que l'on peut constater sur la figure 19 où les pourvoyeuses passent par des périodes où elles n'effectuent aucun approvisionnement de la colonie. Il est remarquable de constater une *désynchronisation* de l'activité des pourvoyeuses les plus actives : elles semblent se relayer d'un jour à l'autre. Les résultats de la figure 19 ont été établis pour une colonie de *Tapinoma* mais on retrouve le même phénomène chez *Lasius*. L'activité des pourvoyeuses est très probablement liée à un rythme métabolique de type digestif, lui-même fonction de l'état nutritionnel de la colonie.

Chez les Fourmis on a toujours pensé, à la suite d'observations par de nombreux auteurs, de groupes d'individus engagés dans une même activité, que le comportement de pourvoyeuse était très stable. (Par exemple fidélité à une même piste chez *F. polyctena*) mais les études véritablement individuelles sont plutôt anecdotiques : Eidman a observé chez *Lasius niger* (in Raignier, 1952, p. 123) une gardienne de Pucerons pendant 8 jours

consécutifs au même poste (voir autres exemples paragraphe variabilité individuelle au début de ce chapitre). Chez les Bourdons, l'activité des pourvoyeuses est régulière jusqu'à leur disparition, mais elles peuvent présenter parfois un arrêt d'activité d'une journée où elles restent dans le nid (Brian A. D., 1952). Chez *Halictus ligatus*, Litte (1977) observe une variabilité très importante de l'activité selon les jours.

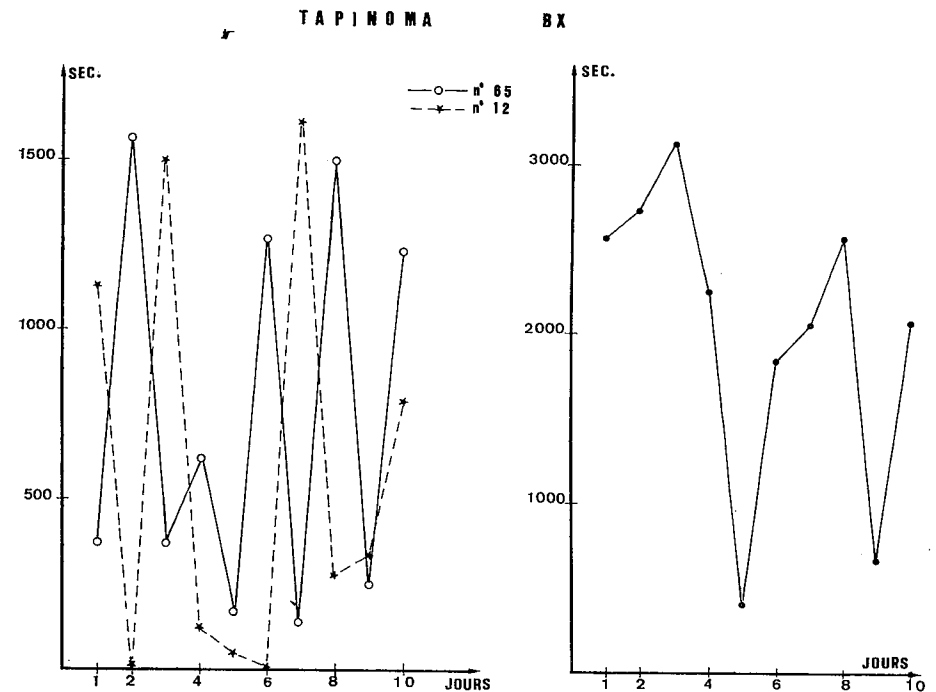


Fig. 19. — Évolution de l'activité trophallactique (en secondes) en fonction du temps (en jours) pour une colonie de *Tapinoma* (à droite) et deux ouvrières n° 65 et n° 12 (à gauche).

Le comportement de pourvoyeuse est donc, d'une manière générale chez les Insectes sociaux un comportement *stable*, mais qui se produit à des niveaux très variables avec alternance de phases d'activité et de repos.

La variabilité temporelle existe pour tous les comportements. Meudec (1973 c) a observé des fluctuations incessantes du niveau d'activité des ouvrières lors de déménagements chez *Tapinoma*. Verron (1974) a montré qu'il en était de même chez *Lasius niger* pour l'activité locomotrice.

Chez les Abeilles, Lindauer (1952, 1961) a suivi une ouvrière pendant les 24 premiers jours de sa vie. Indépendamment de l'évolution des activités en fonction de l'âge (elle devient butineuse à 20 jours), cette Abeille passe beaucoup de temps dans des activités exploratoires à l'intérieur de la ruche (patrolling) ou au repos (loafing). L'activité exploratoire aurait, selon Lindauer, une grande importance : l'animal intégrerait alors toutes les informations sur les conditions de la ruche (couvain, constructions, réserves de nourriture). Les activités d'une ouvrière apparaissent comme la réponse à l'état de la ruche.

(b) Activité de la colonie

Dobrzański et Dobrzańska (1975) ont observé chez *Myrmica* et *Tetramorium* que, certains jours, les colonies sont complètement inactives.

Nous avons toujours retrouvé ce phénomène : voir par exemple la figure 19. Dans ce cas l'activité globale tombe brutalement et tous les individus deviennent pratiquement inactifs.

C'est pour cette raison que nous avons toujours fait plusieurs tests (au moins trois sauf cas particulier) pour chaque groupe de Fourmis.

B. POLYÉTHISME ET TAILLE DES OUVRIÈRES

1. Cas des colonies 874 et 232

Ces colonies ont été prises en exemple pour l'étude du transport de couvain vers le nid. Elles sont représentées sur les figures 14 et 24. On voit que les groupes pourvoyeuses-nourrices sont très bien séparés pour la colonie 874, ce qui n'est pas le cas pour la colonie 232. Nous avons montré que la première se distinguait nettement de la seconde par la spécialisation de ses pourvoyeuses. On avait émis l'hypothèse que la taille pouvait intervenir parmi les facteurs dans cette spécialisation (Lenoir, 1977 a), en effet dans la colonie 232 on avait uniquement des petites ouvrières, alors que dans la colonie 874 on trouvait des ouvrières de grande taille. On a essayé de vérifier cette hypothèse avec la colonie 26 où la taille des ouvrières a été mesurée.

2. Colonie 26

Dans cette colonie la largeur de la tête de 78 ouvrières a été mesurée à l'avant des yeux. L'histogramme (fig. 20) montre nettement deux pics à 13-14 (0,65-0,70 mm) et 19-20 unités de micromètre (0,95-1 mm). On a séparé en fonction de ces deux pics les petites ouvrières (taille < 17

des grandes ouvrières (taille > 17). L'existence du 2^e pic provient du fait que l'on a rajouté aux cocons de la fondation (1^{er} pic) des cocons prélevés dans la nature.

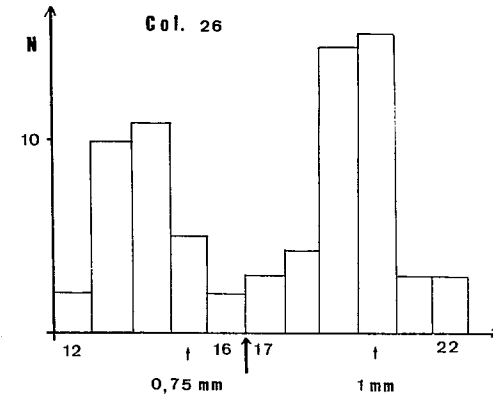


Fig. 20. — Histogramme de la largeur de la tête des ouvrières de la colonie 26. N, nombre d'individus; T, taille en unités micrométriques.

On a cherché s'il existe des corrélations entre la taille et le comportement.

(a) Corrélation entre la taille et l'indice de situation k_s (voir page 147 pour la définition de k_s).

On a noté pour chaque Fourmi de la colonie la relation entre taille et indice de situation sur le tableau 15.

TABLEAU 15 : REPARTITION DES OUVRIÈRES DE LA COLONIE 26

EN FONCTION DE LA TAILLE ET DE L'INDICE DE SITUATION k_s

	$k_s > 32$		$k_s < 32$		
petite taille	26	81 %	6	19 %	32 100 %
grande taille	11	24 %	35	76 %	46 100 %
	37		41		78

$$\chi^2_{\text{Yates}} = 22,636 \quad P < .001$$

Il ressort de ce tableau que 80 % des Fourmis de petite taille sont très attirées par le couvain ($ks > 32$), alors que 75 % des Fourmis de grande taille sont au contraire intermédiaires ou très peu attirées par le couvain ($ks < 32$). Cette différence est très significative. On peut la présenter en regardant par exemple les Fourmis très attirées par le couvain : on trouve 26 individus (70 %) de petite taille contre 11 (30 %) de grande taille. Avec les données brutes on obtient une corrélation négative très significative ($y = 26,22 - 1,014 x$, $r = -0,668$, $P < .01$).

(b) Relation avec le comportement de pourvoyeuse

Le tableau 16 montre la relation entre la taille et le comportement de pourvoyeuse.

TABLEAU 16 : REPARTITION DES OUVRIERES DE LA COLONIE 26
EN FONCTION DE LA TAILLE ET DE LEUR COMPORTEMENT EVENTUEL DE POURVOYEUSE

	Pourvoyeuses		non pourvoyeuses		
Petite taille	2	10 %	30	51,7 %	32
Grande taille	18	90 %	28	48,3 %	46
	20	100 %	58	100 %	78

$$\chi^2 \text{ Yates} = 9,046 \quad P < .01$$

On voit que 90 % des pourvoyeuses sont des Fourmis de grande taille. Ce résultat est très significatif. La réciproque n'est pas vraie : près de la moitié des Fourmis de grande taille ne sont pas pourvoyeuses. Si l'on élimine le facteur âge (les ouvrières sont d'âge divers pour chaque taille), il semble que la taille des ouvrières soit un facteur important dans le polyéthisme : les ouvrières de grande taille deviennent plus vite pourvoyeuses que les petites ouvrières. Il s'agit d'un facteur épigénétique car les ouvrières de grande taille sont issues de larves ayant été mieux alimentées.

3. Bibliographie

Il est bien connu que chez les Insectes sociaux comportant des castes d'ouvrières différenciées, il existe un polyéthisme de caste (revue de Wilson, 1971). Par contre le problème est plus complexe pour les espèces montrant un polymorphisme unimodal.

(a) Dans les espèces où il n'y a pas de reine véritable, c'est la femelle la plus grande qui est dominante. On peut citer par exemple :

— chez *Polistes gallicus* la femelle dominante n'est pas forcément la première arrivée mais plutôt celle qui a la plus grande taille. Les autres occupent des positions intermédiaires dépendant de leur taille (Turillazzi et Pardi, 1977). Les auteurs pensent à des facteurs larvaires trophiques;

— chez plusieurs espèces d'*Halictus*, c'est généralement la femelle la plus grande qui devient pondeuse principale et gardienne, les autres sont pourvoyeuses (Plateaux-Quenu, 1972 p. 134; Litte, 1977).

(b) Taille et spécialisation

On a vu précédemment que les grandes ouvrières du milieu extérieur sont souvent spécialisées dans une tâche précise. L'activité et l'efficacité sont aussi liées à la taille : chez *F. polycytena* et *F. sanguinea* on trouve un gradient d'activité en fonction de la taille (Otto, 1958; Dobrzańska, 1959).

Chez *Paravespula*, Archer a trouvé une corrélation entre la taille des individus et la quantité de terre ou de liquide rapportée au nid (1977). L'efficacité des animaux est donc liée à leurs capacités de transport (taille des mandibules ou du jabot). Elle peut être aussi fonction des organes des sens.

Bernstein S. et R. A. (1969) ont montré que les ouvrières de *F. rufa* les plus grandes apprennent plus vite un labyrinthe pour retourner au nid. L'efficacité de l'approvisionnement est corrélée avec la largeur de la tête, la surface des récepteurs sensoriels (antennes, yeux, ocelles) et à la taille des calyx des corps pédonculés, mais pas à d'autres caractères comme la longueur des tibias. Wehner (1969) a trouvé des différences dans l'orientation visuelle des grandes ou des petites ouvrières de *Cataglyphis*. Jaisson (1970) a montré chez *Atta* que l'équipement sensoriel de l'antenne était lié à la taille.

D'une manière générale les petites ouvrières semblent être plus souvent nourrices et les grandes pourvoyeuses (*M. rubra* : Brian, 1974, *F. yessensis*; Higashi, 1974).

Cette corrélation entre la taille et le type d'activité est très marquée chez les espèces à fort polymorphisme comme les *Camponotus* où les nourrices sont uniquement des petites ouvrières et les récolteuses de miellat beaucoup plus grandes (Kiil, 1934). Pour les espèces à polymorphisme faible comme *Formica* ou *Solenopsis*, le facteur taille intervient faiblement dans la variation comportementale totale, d'ailleurs le polyéthisme est peu marqué pour la seconde espèce (Wilson, 1971, p. 160).

(c) Taille et éthogénèse

A. D. Brian (1952) a montré que les petites ouvrières de *Bombus agrorum* sont pourvoyeuses à 15 jours, les grandes à 5 jours. Quelques petites ouvrières ne quittent jamais le nid. Il y a des exceptions : des petits Bourdons sortent tôt, et des grands plus tard.

Kerr et Hebling ont montré en 1964 que les grandes Abeilles sont pourvoyeuses une semaine avant les autres, la moyenne étant à peu près de 3 semaines.

Ainsi la sortie dans le milieu extérieur se réalise plus rapidement pour les ouvrières de grande taille. Cela était connu chez les Abeilles, les Bourdons et on peut dire que ce phénomène se retrouve aussi chez les Fourmis. Il avait déjà été signalé par Brian (1974) qui avait montré que les ouvrières de petite taille changent moins vite de comportement que les grandes. Les premières correspondent probablement à du couvain développé rapidement, les secondes à du couvain développé plus lentement (couvain de sexué finalement orienté pour donner une ouvrière : « failed queen »).

Higashi (1974) a émis l'hypothèse, sans en être absolument sûr, que chez *F. yessensis*, les grandes ouvrières seraient plutôt de mauvaises nourrices et se spécialiseraient dans les activités de construction à l'extérieur du nid et ensuite dans la chasse. Les petites ouvrières seraient de meilleures nourrices, certaines participant ensuite aux constructions à l'intérieur du nid avant de devenir éleveuses de Pucerons, d'autres passant directement à l'élevage des Pucerons. Ce schéma est apparemment contradictoire avec nos résultats car la spécialisation des petites ouvrières est plus rapide pour Higashi. Il s'agit peut-être de différences spécifiques, les *Formica* faisant exception à la règle.

C. POLYÉTHISME ET ANATOMIE

Dans la colonie 26, 47 ouvrières ont été disséquées. Elles ont été séparées simplement en deux groupes : service extérieur (pourvoyeuses) et service intérieur (plutôt nourrices ou receveuses mais aussi pourvoyeuses inactives). On a observé les caractères suivants :

— *jabot* : il est soit de petite taille à l'apex du gastre, bien rond, et blanc opaque, soit au contraire dilaté avec une paroi translucide et formant des replis;

— *ovaires* : on observe au maximum deux ovarioles, contenant un ou plusieurs ovocytes dont certains sont parfois prêts pour la ponte. Les ovaires sont au contraire complètement atrophiés chez certaines ouvrières;

— *glande à acide formique* : elle est située dorsalement dans le gastre. La glande elle-même est aplatie, le réservoir a une taille très variable, il peut devenir énorme et occuper presque la totalité du gastre.

TABLEAU 17 : CARACTERISTIQUES ANATOMIQUES
DES OUVRIERES DE LA COLONIE 26

	Milieu intérieur	Milieu extérieur	
Jabot - rond	13	0	$\chi^2 = 13,322$ $P < .001$
- dilaté	12	22	
Ovaires - développés	11	1	$\chi^2 = 7,618$ $P < .01$
- atrophiés	14	21	
Réservoir - atrophié	6	0	$\chi^2 = 16,459$ $P < .001$
à acide - petit	12	2	
formique - très dével.	7	20	
	25	22	47

Les chiffres représentent la répartition des 47 ouvrières pour chaque critère étudié.

1° Résultats

La répartition des Fourmis pour les trois caractères anatomiques est portée sur le tableau 17. Toute les différences sont significatives au moins à $P < .01$. Les résultats marquent une certaine hétérogénéité des Fourmis du milieu intérieur, et une grande homogénéité des Fourmis pourvoyeuses. Les pourvoyeuses sont très fortement caractérisées :

- elles ont toutes le jabot très dilaté;
- leurs ovaires sont atrophiés;
- enfin le réservoir d'acide formique est très développé.

On a observé seulement deux exceptions : une Fourmi avait des ovaires développés, et le réservoir d'acide peu développé; une autre Fourmi avait toutes les caractéristiques des pourvoyeuses mais avec un réservoir d'acide peu développé. Parmi les Fourmis du milieu intérieur, on trouve à peu près la moitié d'individus ayant des caractéristiques de pourvoyeuses,

l'autre moitié correspond à des individus à jabot rond, à ovaire développé, à réservoir d'acide peu développé. Des dissections pratiquées sur des Fourmis d'âge connu ont montré qu'il s'agissait essentiellement d'animaux jeunes de type *nourrice*.

On a donc dans une colonie de Fourmis, schématiquement deux types d'individus extrêmes, nourrices et pourvoyeuses ayant des caractéristiques anatomiques très différentes.

2° Discussion

(a) jabot

Les possibilités de stockage du jabot augmentent donc avec la spécialisation dans le milieu extérieur, cela correspond évidemment aux capacités de l'animal d'ingurgiter et transporter la nourriture liquide. Le jabot des pourvoyeuses est extrêmement dilatable et quand elles rentrent au nid gavées, elles ont un gastre très distendu. Les nourrices ont un jabot rond peu dilatable; elles sont de bonnes receveuses mais ne stockent pas la nourriture, elles sont par ailleurs de mauvaises donneuses car elles ont peu de réserves dans leur jabot. Cela confirme que la régurgitation des nourrices aux larves ne provient pas du tube digestif. Divers auteurs ont montré qu'il s'agit essentiellement du contenu des glandes salivaires et en particulier des glandes pharyngiennes (voir page 106).

(b) Glandes à venin (voir fig. 21 A)

La taille du réservoir de la glande à venin augmente avec la spécialisation dans le milieu extérieur. Dobrzańska (1959) avait déjà signalé qu'il existe chez *F. sanguinea* un gradient de tendance agressive qui est en corrélation étroite avec la localisation de l'animal dans le nid, donc avec l'âge. Les individus les plus agressifs sont ceux qui restent en permanence à l'extérieur. Cela voudrait dire que les individus les plus agressifs sont ceux qui fabriquent le plus d'acide formique.

(c) Ovaires (voir fig. 21 B)

L'évolution de l'état ovarien confirme des résultats déjà connus. Otto (1958) puis Kneitz (1964) et Schmidt (1969) ont montré que chez *Formica polyctena* les ouvrières du milieu extérieur ont des ovaires atrophiés. Les pourvoyeuses à ovaires atrophiés échangent plus souvent des liquides sucrés (besoins en énergie) et les nourrices à ovaires fonctionnels reçoivent plutôt l'hémolymphe des proies (besoins en protéines pour les larves et

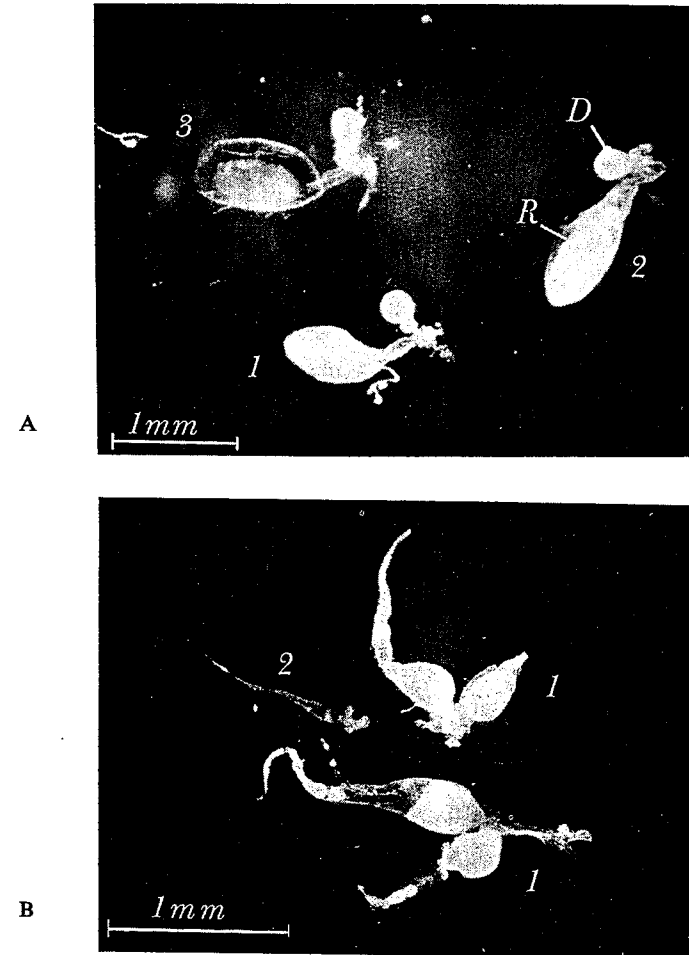


Fig. 21. — A : Glandes à venin d'ouvrières. D, glande de Dufour; R, réservoir de la glande à venin; 1, réservoir de taille réduite (jeune ouvrière); 2, réservoir de taille moyenne; 3, réservoir très développé (pourvoyeuse). B : Ovaires d'ouvrières. 1, ovaires à deux ovarioles fonctionnels (jeunes ouvrières); 2, ovaire atrophié, 1 seule ovariole visible sur la photo (pourvoyeuse).

les reines) (Lange, 1960). Chez *F. sanguinea* et *Camponotus sericeus* les pourvoyeuses sont aussi des Fourmis à ovaires atrophiés (Möglich et Hölldobler, 1974). Chez *Camponotus pennsylvanicus* on trouve dans le nid 76 % de Fourmis à ovaires développés, alors que toutes les pourvoyeuses ont des ovaires résorbés (Traniello, 1977). Meudec (1979) trouve un résultat différent : chez *Tapinoma* la vitesse de maturation des ovaires

des ouvrières orphelines est la même pour les ouvrières du milieu extérieur et du milieu intérieur (sans connaître cependant l'état ovarien au moment de l'orphelinage.)

Conclusions du chapitre III

Le polyéthisme est basé sur la variabilité interindividuelle des comportements; il a été étudié par de nombreux auteurs chez diverses espèces de Fourmis. Cependant les analyses que l'on peut trouver dans la bibliographie recensée au début du chapitre, n'aboutissent pas à des représentations synthétiques de la structure sociale. C'est pour cette raison que nous avons utilisé l'analyse des correspondances. Cette technique moderne, qui fait appel à l'ordinateur, permet de traiter, en dehors des statistiques classiques même non paramétriques, un grand nombre de données. Elle permet d'*isoler de nouvelles variables artificielles, appelées facteurs*, qui combinent les paramètres étudiés et résumant le mieux possible ces paramètres (qui sont dans notre cas les comportements observés). Ces facteurs utilisent une grande partie de l'information disponible. L'analyse permet aussi de *visualiser* les paramètres et les individus étudiés en les projetant le long des axes représentant les principaux facteurs, on obtient ainsi des nuages de points figurant un aspect de la colonie. L'intérêt de cette technique est d'avoir immédiatement *une image de la colonie* en fonction des facteurs dégagés par l'analyse. Il est alors possible de regrouper les individus en catégories et de décrire la structure de la colonie étudiée. On peut donc très facilement comparer les colonies entre elles et à l'intérieur d'une colonie comparer des individus ayant subi divers traitements.

C'est ainsi que dans les colonies utilisées à titre d'exemple on a retrouvé les données classiques de la littérature : il existe, pour les comportements étudiés seulement deux grandes catégories de Fourmis : les pourvoyeuses et les Fourmis du service intérieur. On a montré que toutes les Fourmis du service intérieur sont receveuses. Certaines d'entre elles ne participent pas à la redistribution de la nourriture envers les larves ou la reine. Enfin on a montré qu'il peut exister des individus pratiquement inactifs dont le *nombre augmente avec la taille du groupe*.

Les pourvoyeuses se reconnaissent facilement lors d'un test de transport de couvain vers le nid que l'on a mis au point. La motivation de ce comportement est très forte et peu dépendante de la motivation alimentaire. On observe pour ce comportement un recrutement à l'aide d'une trace odorante.

On a montré aussi que les Fourmis sont capables de reconnaître le couvain provenant d'une colonie étrangère, donc l'existence probable d'une *odeur de la colonie*. Le couvain est très attractif en été, ce qui masque partiellement l'odeur de la colonie.

La taille est un facteur important dans le polyéthisme : on a montré que les grosses ouvrières sont préférentiellement des pourvoyeuses. On émet l'hypothèse que leur évolution comportementale est plus rapide que celle des petites ouvrières.

Enfin on a mis en évidence des caractéristiques anatomiques précises pour les pourvoyeuses : jabot dilaté capable d'emmagasiner de grandes quantités de liquide, réservoir de la glande à acide formique très développé, ovaires atrophiés.

Les colonies étudiées dans ce chapitre peuvent être considérées comme des exemples particulièrement représentatifs. On va tenter de voir s'il se dégage des caractéristiques générales de la structure sociale dans les fondations et tout d'abord en fonction de l'âge de la colonie (chap. IV). Ensuite on étudiera des colonies soumises à divers traitements expérimentaux. La comparaison avec les colonies témoins est très facile grâce à l'analyse des correspondances qui prend en compte la totalité des paramètres, ce qui n'est pas le cas des statistiques classiques. C'est ainsi que l'on a pu mettre en évidence les conséquences de l'expérience précoce sur le comportement d'approvisionnement et de nourrice (Chap. V).

D'une manière générale la taille, le développement ovarien et autres caractères anatomiques sont des indicateurs du comportement mais ne permettent pas une prédiction absolue. Breed et coll. (1978) arrivent à la même conclusion chez *Lasioglossum*; on notera enfin l'influence importante de la vie larvaire sur le comportement de l'adulte.

CHAPITRE IV

LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DANS LES FONDATIONS

I. Les fondations à la fin du premier été

Les reines fécondées sont récoltées lors de l'essaimage en juillet et mises en élevage par deux ou trois. Les colonies se développent sans aucune intervention. Rappelons que les premières ouvrières nées lors d'une fondation sont plus petites que celles qu'on trouve dans les colonies plus âgées. Dans les colonies étudiées en septembre et début octobre : les reines

excédentaires ont été le plus souvent éliminées (pour la mise en place de la monogynie, voir page 99) :

— colonie 31 : 2 ♀, 14 ouvrières;

— colonie 32 : 1 ♀, 23 ouvrières;

— colonie 33 : 1 ♀, 6 ouvrières. Cette colonie a perdu 6 ouvrières pourvoyeuses (sur un total de 18 ouvrières) 1 mois auparavant à la suite d'un accident de manipulation. La colonie n'a pas surmonté ce handicap puisque le nombre d'ouvrières a baissé fortement par la suite;

— colonie 232 : 1 ♀ et 32 ouvrières.

Une cinquième colonie a été renforcée par l'adjonction d'une dizaine de cocons prélevés dans la nature, donc d'ouvrières de grande taille. Il s'agit de la colonie 874 composée de 1 ♀ et 53 ouvrières. Les deux colonies 232 et 874 ont été utilisées pour la mise au point du test de transport du couvain (page 163), les colonies 31 et 232 ont servi d'exemple pour expliquer l'analyse factorielle (pages 151 et 155).

Les résultats sont portés sur le tableau 18 et les figures 22, 23, 24, 12 pour la colonie 31 et 14 pour la colonie 232.

Facteurs

Il ressort du tableau que le facteur 1 représente toujours fondamentalement la trophallaxie entre adultes avec le rapport entre l'activité de donneuse (TDF) et celle de receveuse (TRF). Cela permet de séparer les pourvoyeuses des receveuses. Dans trois colonies sur quatre la reine est alimentée par les pourvoyeuses, et le paramètre « Dons à la Reine » (TDR) est en corrélation avec le facteur 1 dans le même sens que TDF. Dans la colonie 232 la reine est très peu active mais on retrouve TDR regroupé avec TDF en facteur 4.

Le facteur 2 apparaît comme une caractéristique de nourrice : soit TDL, (Temps des Dons aux Larves), soit TDP ou TDG (pour petites ou grosses larves quand on a voulu les distinguer). Dans la colonie 33, une Fourmi est inactive sauf pour le transport des grosses larves (TGL) ce qui fait ressortir ce facteur. C'est un artefact dû au petit nombre de Fourmis. Les dons aux larves apparaissent en facteur 3, aussi cette colonie a-t-elle été représentée selon les axes 1 et 3.

Les facteurs 1 et 2 (1 et 3 pour 33) représentent 60 à 70 % de l'information, ce qui est très convenable.

Dans les colonies 31 et 32 les comportements LGL (léchage des grosses larves), TGL (transport des grosses larves), TDG (temps des dons aux

TABLEAU 18 : CARACTERISTIQUES DE 4 FONDATIONS A LA FIN DU PREMIER ETE

N° colonie	31		32		33		232		874	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Paramètres	50%	25%	44,4%	22,5%	43,9%	19,6%	44,5%	23%	59%	27%
TDF	813		890		992		953		965	
TRF	-735		-755	-242	-665	-329	-700	-295	-534	462
TDR	410		571		656					
TDP	-273		-186	809	-344	566				
TDG		695			-163	762				
TDL							-168	821	-415	-583
Structure										
Pourvoyeuses	6	42,6%	7	30,4%	2	33,3%	12	37,5%	12	34,3%
Inactives			1	4,3%						
Receveuses	5	35,7%	12	52,2%	2	33,3%	15	46,5%	17	48,6%
Nourrices	3	21,4%	3	13%	2	33,3%	5	15,5%	6	17,1%
Total	14 (2♀)		23		6		32		35	

grosses larves) et TCO (transports de cocons) sont regroupés avec les pourvoyeuses. Cela signifie que les soins et la nourriture des grosses larves sont effectués en priorité par des pourvoyeuses, mais sans être une caractéristique générale des pourvoyeuses. Les petites larves sont toujours soignées par des nourrices qui ne prennent pas part à l'approvisionnement du nid.

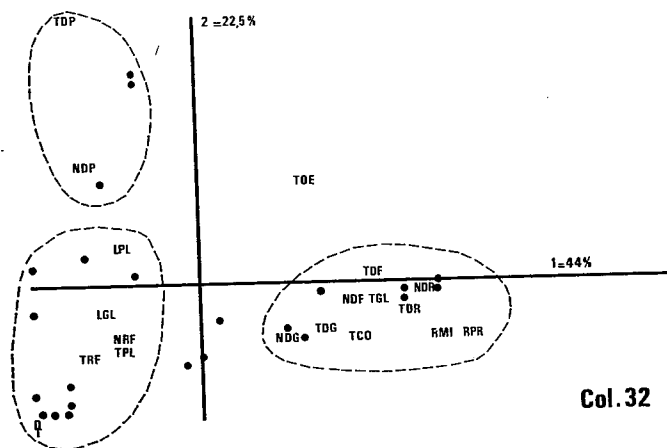


Fig. 22. — Projection des paramètres et individus de la colonie 32 sur les axes 1 et 2.

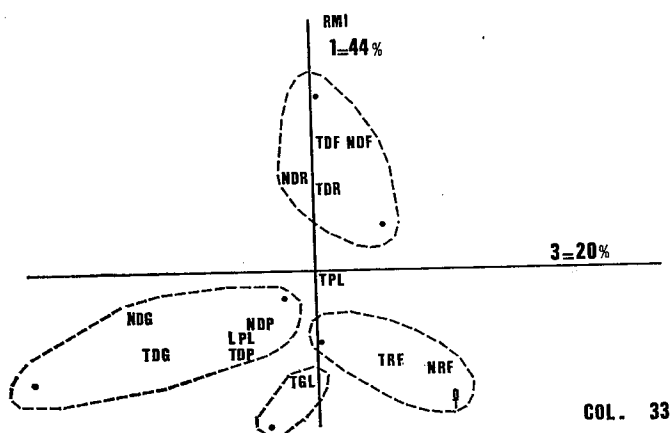


Fig. 23. — Projection des paramètres et individus de la colonie 33 sur les axes 1 et 3.

Structure des colonies (tableau 18)

Il ressort du tableau que :

- le nombre de pourvoyeuses est homogène : 30 à 45 %. Même dans la colonie 33 on a deux pourvoyeuses, la plus âgée est très active;
- 1 Fourmi est inclassable car elle est très peu active;
- le nombre de nourrices spécialisées est faible : 13 à 21 % (33 % si l'on ajoute la colonie 33);

— parmi les receveuses, on trouve des Fourmis simplement receveuses, mais aussi d'autres qui peuvent soigner le couvain, c'est le cas de 10 individus de la colonie 32 qui sont probablement des nourrices potentielles.

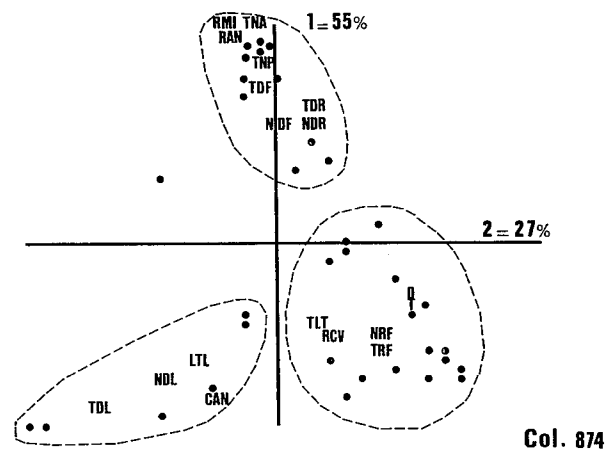


Fig. 24. — Projection des paramètres et individus de la colonie 874 sur les axes 1 et 2.

Même dans une colonie d'effectif très faible comme la colonie 33 on a une structure sociale équilibrée avec une répartition des tâches de même type que dans les autres colonies.

On peut comparer la structure des colonies 232 et 874 d'effectif semblable : elle est très différente. Pour la colonie 232 on a un continuum entre les Fourmis pourvoyeuses et les nourrices, alors que dans la colonie 874 les deux groupes sont très différenciés et séparés par un espace très large. L'introduction de grandes ouvrières dans la colonie 874 a donc entraîné une spécialisation plus poussée à l'intérieur de la colonie; ce sont les grandes ouvrières qui deviennent préférentiellement pourvoyeuses comme on l'a vu page 182.

LE FLUX TROPHALLACTIQUE VERS LES REINES

Il est extrêmement variable d'une colonie à l'autre et reflète en général le niveau d'activité trophallactique de la colonie; quand la colonie est très active, les reines sont de fortes receveuses. On obtient d'ailleurs une assez bonne corrélation (en logarithme à base 10) entre l'activité totale de la colonie et les trophallaxies vers la reine (fig. 25, $r = 0,563$, $P < .05$).

Il ne semble pas qu'il y ait de règle générale pour les relations entre femelles quand la fondation est au départ polygyne :

— dans certains cas l'une des reines est nourrie la première et peut s'interposer dans une trophallaxie où l'autre est receveuse. Cette relation n'est pas forcément stable et peut s'inverser complètement. Une reine peut repousser sa compagne fin août, alors que ce sera le contraire fin septembre;

— dans la plupart des cas les deux reines sont nourries successivement sans préférence apparente de la part des ouvrières et sans aucun signe d'animosité entre elles.

Ces observations n'ont pas été conduites à une échelle suffisante pour conclure d'une manière absolue, mais cela confirme les données bibliographiques (voir page 99). Il n'y a pas de phénomène apparent de dominance entre reines de *Lasius* dans une fondation polygyne.

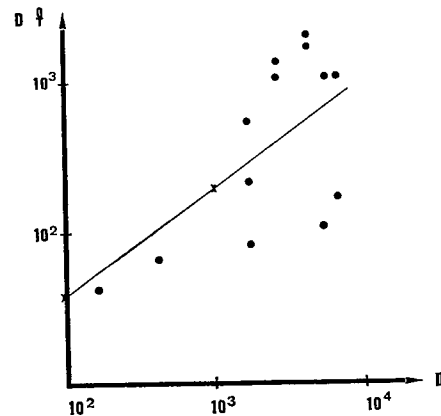


Fig. 25. — Corrélation entre l'activité trophallactique des reines $D♀$ et l'activité trophallactique totale de la colonie D . $r = 0,563$ $P < .05$.

II. Fondation au cours de la 2^e année

A. A LA SORTIE DE L'HIBERNATION AU LABORATOIRE

Les colonies sont conservées au réfrigérateur à 6-8°C à partir d'octobre pendant 5 mois minimum. A la sortie d'hibernation, elles comprennent, en plus de la (ou des) reine(s), uniquement des ouvrières nées la saison précédente, que l'on appellera ouvrières hibernantes, et les larves de tailles variées qui ont hiberné avec les ouvrières. Ces larves sont maigres, recroquevillées, souvent jaunes, peu turgescentes, elles se différencient au premier

coup d'œil des larves que l'on retrouve en pleine saison. Il n'y a ni œufs ni cocons. Au bout de quelques jours la reine se met à pondre. Toutes les colonies étaient sorties d'hibernation depuis 1 mois au début des expériences, sauf la colonie n° 100 qui a été testée au bout de 15 jours.

Les colonies étudiées

— colonie n° 100 : 1 reine et 10 ouvrières, soumises à trois tests se succédant à 1 semaine d'intervalle;

— cinq colonies avec un nombre d'ouvrières variable selon la colonie, des grosses larves dormantes et des petites larves venant d'éclore. Chaque colonie subit cinq tests se succédant à 3 jours d'intervalle. Il s'agit des colonies 481, 49, 53, 55 et 462;

— colonie 87 : 1 reine et 11 ouvrières, soumises à cinq tests sur 5 jours consécutifs.

Les colonies suivantes ont été « manipulées » de manière à modifier artificiellement leur composition en couvain. Elles sont composées d'une reine, d'une vingtaine d'ouvrières et de 20 larves. Chaque colonie est testée cinq fois à 2 jours d'intervalle;

— colonie 10 et 2 : petites larves venant d'éclore;

— colonie 3 et 17 : grosses larves dormantes.

1. Les colonies naturelles (avec tout le couvain)

Résultats (tableau 19, fig. 26 à 32). Pour simplifier la lecture des tableaux on portera dorénavant uniquement les paramètres quand ils sont suffisants pour l'interprétation.

Dans certaines colonies le facteur 3 apporte des renseignements intéressants, en particulier sur l'alimentation de la reine. Le pourcentage d'informations représenté par les deux premiers facteurs est de l'ordre de 70 % pour trois colonies et atteint 85-90 % pour les autres, ce qui est considérable. Dans les fondations de première année on arrivait seulement à 65-67 % (page 193). Cette différence s'explique probablement par la structure des colonies : dans les fondations, de nombreuses ouvrières sont peu spécialisées ce qui n'est pas le cas après la sortie d'hibernation.

Facteurs

Dans 4 colonies : 87, 55, 53 et 49, la reine apparaît différenciée et seule à être caractéristique de TRF en facteur 1 : elle est très affamée et elle est nourrie intensément par les ouvrières. C'est la seule receveuse très active de

TABLEAU 19 : CARACTERISTIQUES DES COLONIES A LA SORTIE D'HIBERNATION

Pour simplifier la lecture des tableaux on a porté uniquement les principaux paramètres entrant dans la composition des 1ers Facteurs.

n°	87	55	481	53
Facteur 1	♀ TRF/TDR+TDF	TDF / TRF ♀	TDG	♀TRF/TDF+TDR+TDS
Facteur 2	TDL/TDR+TDF	TDG / TRF	TRF / TDF	TDG / TDF
Facteur 3		TDR	TDR	
% Information	93 %	95 %	84 %	91,7 %
Structure				
Pourvoyeuses	6 75 %	7 53,3 %	9 52,9 %	1 80 %
Pour.-Nourrices	3	1		3
Nourrices	3 25 %	4 26,7 %	8 47,1 %	1 20 %
Receveuses		3 20 %		
Total	12	15	17	5

n°	100	49	462
Facteur 1	TDF / TDP	♀ TRF / TDR	TDP+TRF/TDG+TDF
Facteur 2	TRF / TDP	TDF / TDG	LGL+RCV+TGL+TRF
Facteur 3	TDR		TDF
% Information	98 %	94 %	89,5 %
Structure			
Pourvoyeuses	5 55,6%	2 80 %	
Pour.-Nourrices		2	4 66,7 %
Nourrices	4 44,4%	1 20 %	2 33 %
Receveuses			
Total	9	5	6

la colonie. Dans la colonie 55 on trouve trois autres receveuses caractérisées par le facteur 2 : ce sont les seules ouvrières peu spécialisées pour les sept colonies. Les nourrices se différencient des pourvoyeuses par l'opposition TDL (ou TDG)/TDF en facteur 2 le plus souvent mais on constate l'existence de Fourmis caractérisées à la fois par TDF et TDL (ou TDG) il s'agit de *pourvoyeuses-nourrices*. On avait observé dans les fondations de 1^{re} année que l'alimentation et les soins aux grosses larves pouvaient

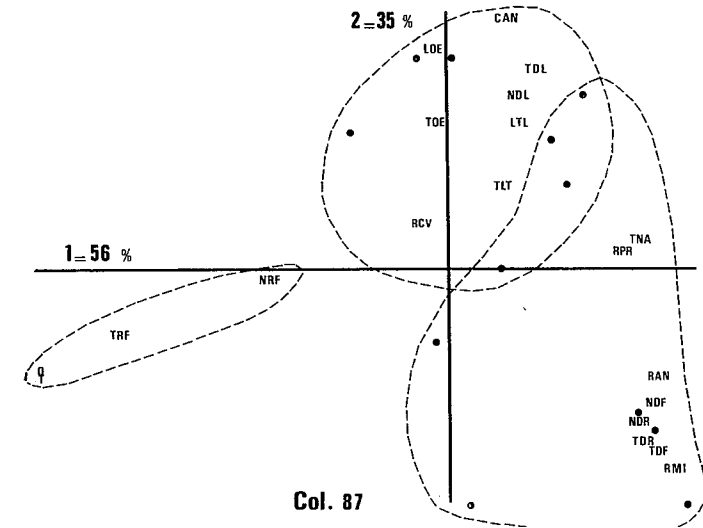


Fig. 26. — Projection des paramètres et individus de la colonie 87 sur les axes 1 et 2.

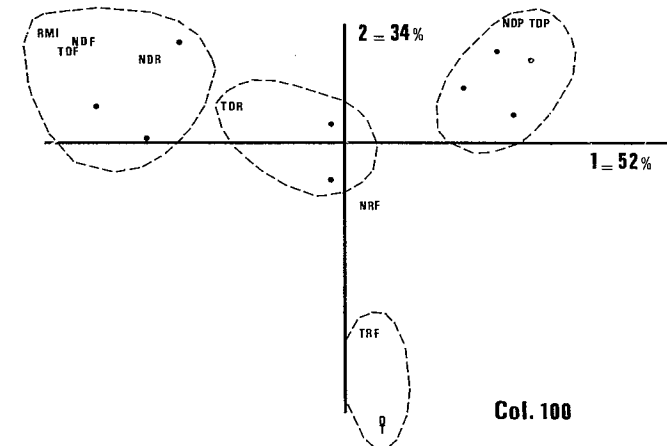


Fig. 27. — Projection des paramètres et individus de la colonie 100 sur les axes 1 et 2.

être effectués par des pourvoyeuses, cela s'amplifie à la sortie d'hibernation et devient même une caractéristique de certaines pourvoyeuses qui se spécialisent dans l'approvisionnement des grosses larves hibernantes. Les petites larves sont toujours soignées par les nourrices strictes.

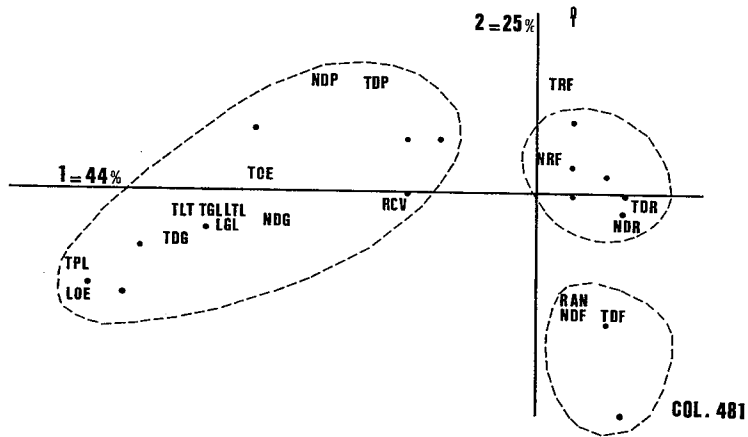


Fig. 28. — Projection des paramètres et individus sur la colonie 481 sur les axes 1 et 2.

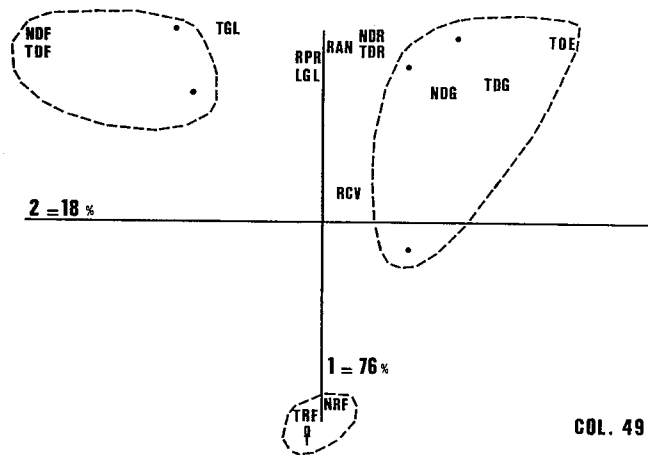


Fig. 29. — Projection des paramètres et individus de la colonie 49 sur les axes 1 et 2.

Si l'on tient compte de ce fait, on constate que les colonies comportent au minimum 50 % de pourvoyeuses et jusqu'à 80 % dans certaines colonies. Au total sur 69 ouvrières, on trouve 62,3 % de pourvoyeuses. Les nourrices strictes (ne prenant pas part à l'approvisionnement) représentent 20 à 45 % avec une moyenne de 33,3 %.

Il faut remarquer aussi le cas particulier de la colonie 462 qui a un approvisionnement très mauvais, il n'y a aucune pourvoyeuse spécialisée

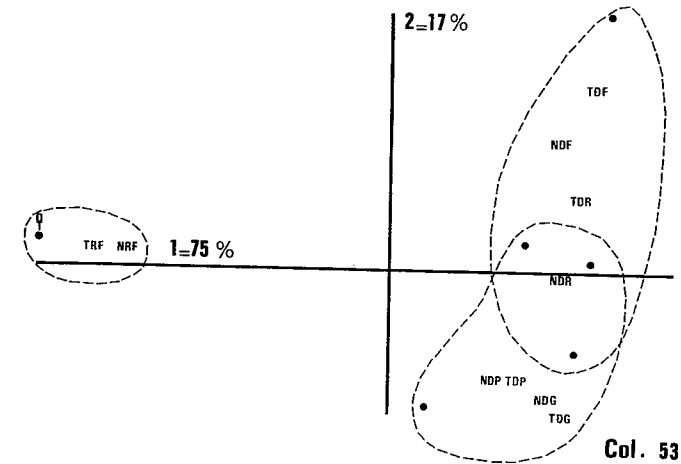


Fig. 30. — Projection des paramètres et individus de la colonie 53 sur les axes 1 et 2.

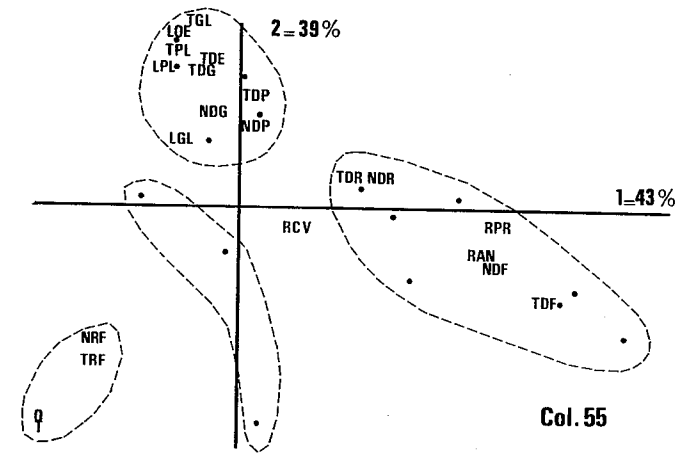


Fig. 31. — Projection des paramètres et individus de la colonie 55 sur les axes 1 et 2.

mais uniquement des pourvoyeuses nourrices. Dans cette colonie les ouvrières mangent les larves et leur mortalité est forte : en 15 jours il reste deux grosses larves sur 21 au départ. Toutes les ouvrières meurent rapidement, il s'agit donc d'une colonie condamnée. On peut le voir immédiatement à la lecture du tableau 21 car on ne retrouve pas les mêmes facteurs que dans les autres colonies.

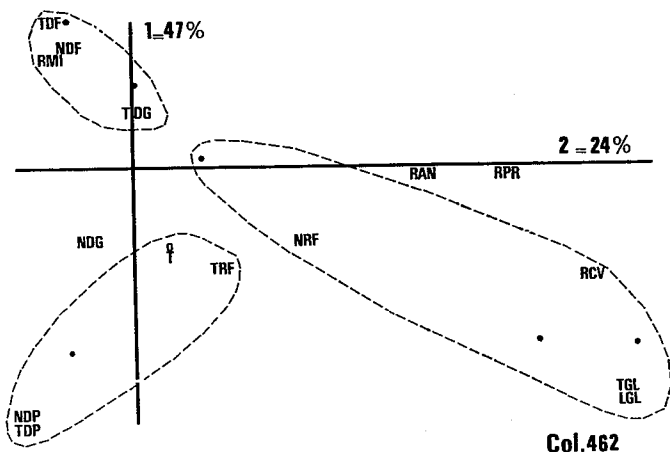


Fig. 32. — Projection des paramètres et individus de la colonie 462 sur les axes 1 et 2.

L'effectif de la colonie à la sortie d'hibernation n'est donc pas un facteur limitant puisque des colonies comportant cinq ouvrières peuvent produire des jeunes alors que d'autres de même taille mais mal structurées (comme 462) n'y arrivent pas.

2. Colonies avec un seul type de larves

On rappelle qu'il s'agit de colonies comportant une vingtaine d'ouvrières sortant d'hibernation et une vingtaine de larves.

Les résultats sont portés sur le tableau 20 et les figures 33 à 36.

On observe une différence importante entre les deux types de colonies.

— avec les petites larves, les deux premiers facteurs sont TDF/TRF puis TDP/TRF. Cela donne trois groupes de Fourmis bien différenciés : pourvoyeuses, nourrices et receveuses. Les deux colonies sont différentes : la colonie 10 est beaucoup plus active, avec 50 % de pourvoyeuses, qui s'alimentent beaucoup sur la proie (RPR) et en ramènent des fragments au nid (TPR). Les pourvoyeuses, aussi bien que les nourrices peuvent dans le nid manipuler ces fragments (TFR) et les donner en nourriture aux larves (DML);

— avec les grosses larves, c'est TDG qui intervient en facteur 1 et permet de reconnaître les nourrices de larves. Cela témoigne d'une *très forte attraction de grosses larves* : la régurgitation aux grosses larves devient

TABLEAU 20 : CARACTERISTIQUES DE COLONIES COMPORTANT UNIQUEMENT

DES GROSSES OU DES PETITES LARVES A LA SORTIE D'HIBERNATION

n°	Grosses larves		Petites larves	
	3	17	2	10
Facteur 1	TDF/TDG 45,3%	TRF/TDG 48%	TDF/TRF 56,1%	TDF/TRF 47,4%
Facteur 2	TRF-TDR/TDG 24,6%	TDF 40%	TDP/TRF 35,3%	TDP/TRF 29,9%
Facteur 3	RMI 14,2%	TDR 5%	TDR 4,5%	TDR 21,5%
% Informations	84,1%	93,5%	95%	98,5%
<u>Structure</u>				
Pourvoyeuses	7 29,2%	6	5 23,6%	10 50%
Pourv. nourrices		1 31,8%		
Nourrices	10 41,7%	8 36,4%	6 26,6%	6 30%
Receveuses	7 29,2%	7 31,6%	10 47,6%	4 20%
Total	24	22	21	20

l'activité prédominante de la colonie. Dans ces colonies artificielles on observe par ailleurs un apport important de nourriture solide qui peut être réalisé par les nourrices directement dans la colonie 17 (RPR-TPR), ou par des ouvrières receveuses dans la colonie 2. La notion de *pourvoyeuse* est donc à nuancer, cela ne concerne pas toujours l'ensemble du flux alimentaire puisque dans certains cas des Fourmis nourrices ou receveuses peuvent s'approvisionner directement en nourriture protéique. Cela se produit quand la stimulation larvaire est très forte. On a ici une démonstration supplémentaire de l'influence du couvain sur l'activité d'approvisionnement des ouvrières.

3. Soins au couvain

Le tableau 21 représente les durées d'activité de nourrissage des larves calculées selon deux critères : moyenne par larve pour chaque test ou moyenne par ouvrière nourrice sur l'ensemble des observations. On a été contraint de calculer les moyennes par larve pour chaque test car les larves ne sont pas marquées, ainsi on arrive à 10 données.

Dans les 4 colonies où ne se trouve qu'une catégorie de couvain, les grosses larves semblent un peu plus nourries dans l'ensemble des 10 tests (60 s par grosse larve contre 30 s pour les petites) mais avec une variabilité énorme qui ne diffère d'ailleurs pas entre les deux groupes ($F = 2,696$,

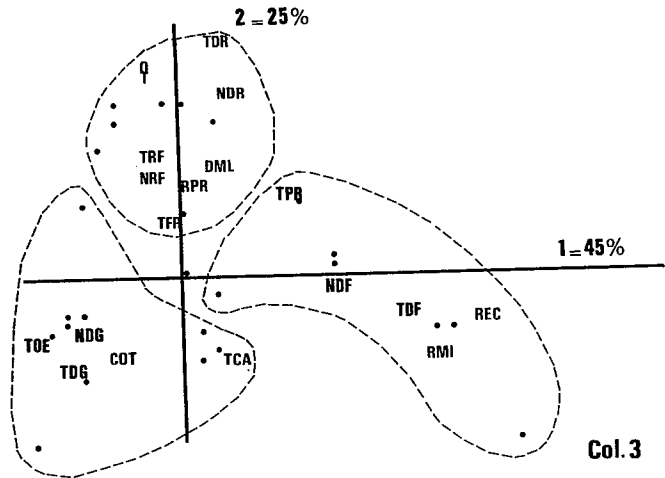


Fig. 33. — Projection des paramètres et individus de la colonie 3 sur les axes 1 et 2.

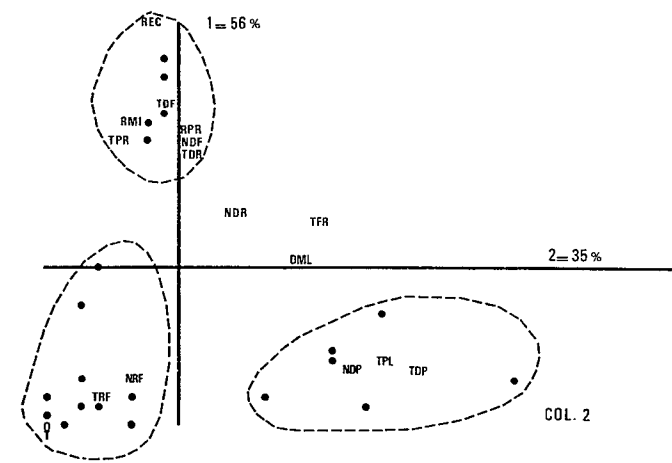


Fig. 35. — Projection des paramètres et individus de la colonie 2 sur les axes 1 et 2.

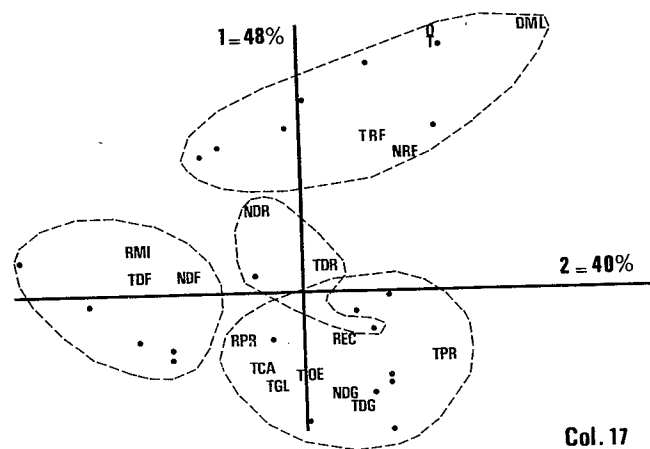


Fig. 34. — Projection des paramètres et individus de la colonie 17 sur les axes 1 et 2.

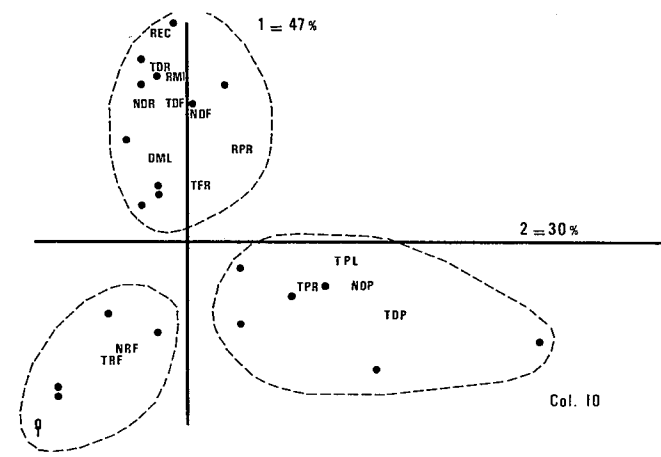


Fig. 36. — Projection des paramètres et individus de la colonie 10 sur les axes 1 et 2.

non signif.). En raison de cette grande variabilité la différence des moyennes n'est pas significative ($t = 1,38$)⁽³⁾. On retrouve ceci sur le graphique 37 : il existe des pics d'activité très intense envers les grosses larves, beaucoup moins pour les petites larves. Certaines larves sont d'ailleurs mieux nourries

⁽³⁾ Le test de Kolmogorov-Smirnov ne donne pas non plus de résultat significatif (KD = 2).

que les autres, toutes les ouvrières défilent sur deux ou trois grosses larves seulement. S'agit-il d'un *processus adaptatif*? : l'effort est concentré pour donner des adultes le plus rapidement possible. L'activité de chaque ouvrière envers les larves est un peu plus importante avec les grosses larves mais encore une fois avec une variabilité énorme : l'écart-type est plus grand que la moyenne, la variabilité se retrouve dans les deux groupes (F = 0,78 non signif. tableau 21).

TABLEAU 21 : DUREES D'ACTIVITE DE NOURRISSAGE DES LARVES
DANS LES COLONIES A LA SORTIE D'HIBERNATION

	1 (10 + 2) petites larves seules	L (3 + 17) grosses larves seules	1 + L ensembles (53+481+49+55+462)	
			1	L
par larve/1 test	35,90 sec ± 28,95 n = 10	60,25 sec ± 47,54 n = 10	13,18 sec ± 18,65 n = 20	57,73 sec ± 70,93 n = 20
	F=2,696 t=1,38		T=19,5 P < .01	
par ouvrière nourrice/5 tests	236,33 sec ± 265,36 n = 30	280,28 sec ± 300,48 n = 36	72,30 sec ± 155,86 n = 39	320,00 sec ± 415,19 n = 39
	F=0,78 t=0,631		z=-4,417 P < .001	

Dans les colonies où coexistent les deux catégories de larves on a le même phénomène, avec une différence plus accusée (due à la compétition entre L et 1) et cette fois significative : 13 à 57 s par larve ($T = 19,5$, $P < .01$ avec T de Wilcoxon) et 72 à 320 s par nourrice (Z de Wilcoxon = $-4,417$, $P < .001$).

Montagner (1963, p. 155) avait déjà signalé que les larves de *Paravespula* dans le guêpier sont d'autant plus nourries qu'elles sont de plus grande taille. Brian (1957, p. 333) observe la même chose chez *Myrmica*. Il a étudié

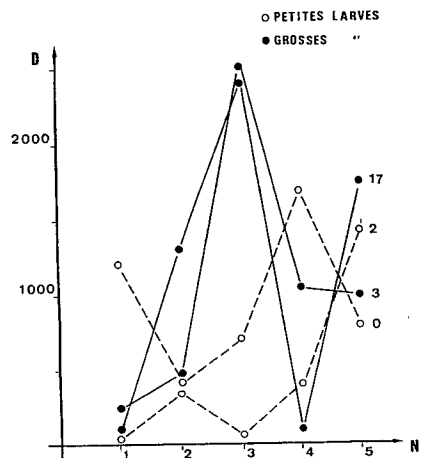


Fig. 37. — Activité de nourrissage des larves dans quatre colonies.
D, durée (secondes) N, numéro du test.

des nids composés de 10 larves de 1^{er} stade, quatre grosses larves de 3^e stade. En présence de quatre ouvrières les petites larves ne grossissent pas, il faut 10 ouvrières pour obtenir un gain de poids des petites larves. Cela signifie que l'attraction des grosses larves, proportionnelle à leur poids, entraîne une stimulation des ouvrières qui peuvent négliger alors les petites larves. Par la suite Markin (1970) a montré chez *Iridomyrmex* que l'aliment sucré n'est reçu que par 20 % des petites larves au bout de 48 h. Chez *Solenopsis* les grosses larves (3^e et 4^e stade) sont nourries avant les autres (O'Neal et Markin, 1973). On retrouve la même différence de traitement entre larves d'ouvrières et larves de sexués, au profit des secondes (Plateaux, 1971; Bonavita-Cougourdan et Passera, 1978).

B. INFLUENCE DE L'APPARITION DES JEUNES OUVRIÈRES

Les larves dormantes se développent rapidement et donnent les premières ouvrières qui viennent relayer les ouvrières hibernantes dans l'élevage des jeunes larves. Celles-ci vont à leur tour donner des ouvrières au bout de 1,5-2 mois. A cette époque les ouvrières hibernantes, dont la mortalité est très forte, auront pour la plupart disparu et on obtient des colonies composées uniquement d'ouvrières nées au cours de la saison.

1. Les colonies étudiées

(a) Avec des ouvrières hibernantes

— colonie 482 : petite colonie composée de trois ouvrières hibernantes, deux ouvrières de 1 mois et quatre jeunes de quelques jours, suivie sur cinq tests à 3 jours d'intervalle;

— colonie 14 : 12 ouvrières hibernantes et 14 jeunes de quelques jours (2 tests).

(b) Avec uniquement des ouvrières de l'année

Il s'agit de trois colonies dont l'âge des jeunes ouvrières est connu. On appellera « vieille » ouvrière un individu dont l'âge est inconnu mais supérieur à 1 mois au début des expériences :

— colonie 23 : 10 vieilles ouvrières et 13 jeunes suivies jusqu'à l'âge de 10 jours (5 tests);

— colonie 24 : 11 vieilles ouvrières et 13 jeunes suivies jusqu'à l'âge de 10 jours (6 tests);

— colonie 22 : 9 vieilles ouvrières âgées de 2 mois au moins et 10 ouvrières de 30 à 40 jours (5 tests).

Dans toutes ces colonies (sauf la colonie 482) les jeunes ouvrières sont toutes de même âge car elles ont été introduites ensemble dans la colonie le jour de leur naissance.

2. Caractéristiques des colonies (tableau 22, fig. 38 à 44)

On retrouve partout en facteur 1 le temps de dons aux Fourmis (TDF) opposé au temps de réception des Fourmis (TRF), associé parfois au temps de dons aux larves (TDL). Dans la colonie 482, l'activité de dons aux larves devient même primordiale et se trouve en plus forte corrélation que TDF avec le facteur 1.

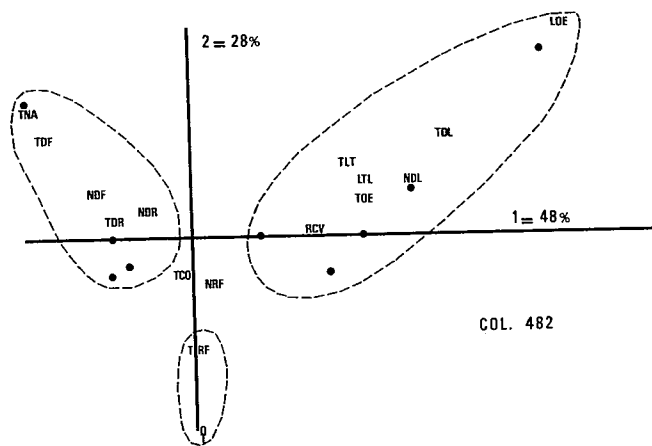


Fig. 38 — Projection des paramètres et individus de la colonie 482 sur les axes 1 et 2.

Dans la colonie 24 la reine est peu attractive, elle n'est pas nourrie par les ouvrières et se rend directement sur la nourriture. L'absence de cohésion dans le groupe entraîne une disparition de l'alimentation des larves, il s'agit d'une colonie dont la structure est tout à fait anormale (voir p. 119).

Dans la colonie 23, au cours des premiers tests, la reine a montré un comportement de donneuse envers les jeunes ouvrières nouveau-nées, ce qui explique sa place parmi les pourvoyeuses, mais ce comportement exceptionnel ne s'est pas reproduit par la suite. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'une régression comportementale. La reine, en effet, au début de la fondation, nourrit ses larves; elle est ensuite remplacée par les premières ouvrières. On peut penser que les capacités de régurgitation de la reine ne disparaissent pas complètement et qu'à l'occasion elle peut recouvrer une certaine activité de nourrice.

TABLEAU 22 : CARACTERISTIQUE DES COLONIES DE 1 AN

	Col. 482	Col. 14	Col. 24	Col. 24
			24.1	24.2
			1 à 4 jours	5 à 10 jours
Facteur 1	TDF/TDL	TRF/TDF-TDR	TDF/TRF	TDF/TRF
Facteur 2	TRF/TDF-TDL	TDL	TDL	larves non nourries
Facteur 3	TDR	TDR	Reine non nourrie	Reine non nourrie
Total	89 %	82,7 %	78,9 %	36,9 %
Structure				
Pourvoyeuses	4 44,5 %	8 30,8 %	6 25 %	7 31,8 %
Receveuses		11 42,3 %	13 54,2 %	13 59,2 %
Nourrices	5 55,5 %	5 19,2 %	5 20,8 %	
Inactives		2 7,7 %		2 9,1 %
TOTAL	9	26	24	22
	Col. 22		Col. 23	
			23.1	23.2
			1 à 4 jours	5 à 10 jours
Facteur 1	TDF/TRF-TDL		TDF/TRF-TDL	TDF/TRF
Facteur 2	TDR		TRF/TDL	TLT
Facteur 3	TDL/TRF			TDL
TOTAL	96,7 %		80,4 %	91,1 %
Structure				
Pourvoyeuses	9 47,6 %		9 39,1 %	5 21,7 %
Receveuses	7 36,8 %		6 26,1 %	11 47,8 %
Nourrices	3 15,8 %		8 34,8 %	5 21,7 %
Inactives				2 8,6 %
TOTAL	19		23	23

Le Masne (1951, p. 107) signale que les reines, d'une manière générale, régurgitent de temps en temps de la nourriture aux ouvrières. Ce comportement semble très développé chez *Iridomyrmex* où Markin (1970, p. 146) observe que la reine peut régurgiter aux ouvrières 52 % d'une solution

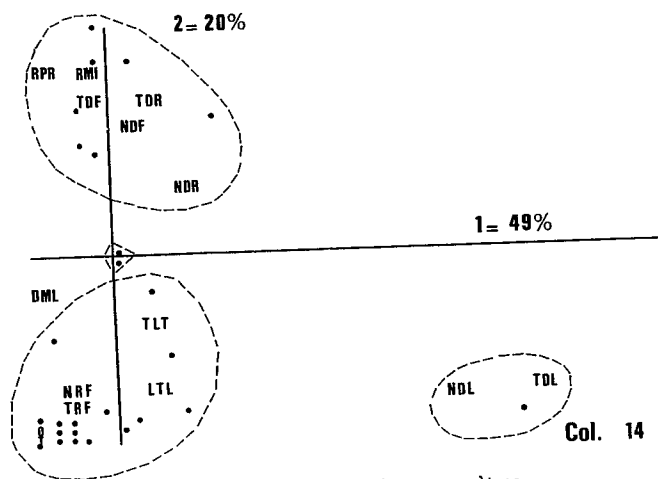


Fig. 39. — Projection des paramètres et individus de la colonie 14 sur les axes 1 et 2.

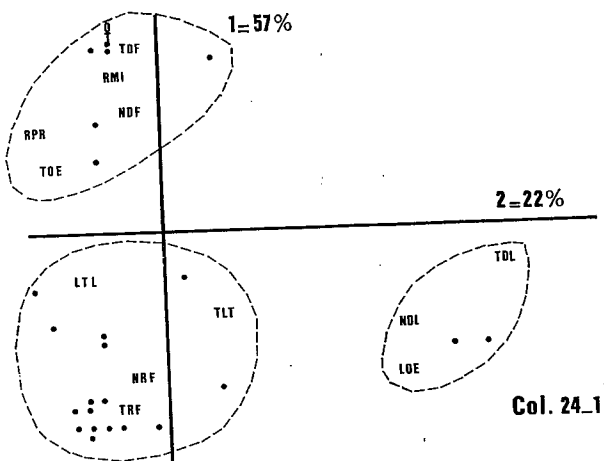
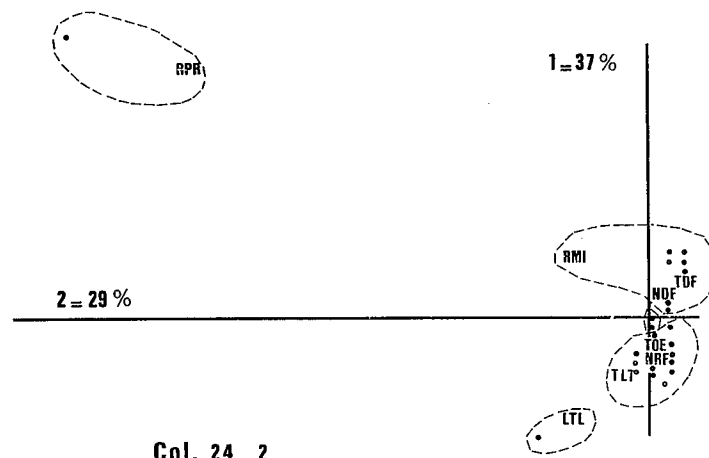


Fig. 40. — Projection des paramètres et individus de la colonie 24-1 sur les axes 1 et 2.

sucrée et 15% d'une solution d'hémolymphe. Dans cette espèce, la reine peut aussi sortir du nid et se nourrir directement quand la colonie est très affamée mais cela ne se produit jamais avec des carences alimentaires de moins de 5 jours (*ibid.*, p. 144). Dans nos situations expérimentales la privation alimentaire ne dépasse pas 3 jours. Pour Le Masne *ibid.*, chez les espèces où la différence de taille entre reine et ouvrière est peu impor-



Col. 24_2

Fig. 41. — Projection des paramètres et individus de la colonie 24-2 sur les axes 1 et 2.

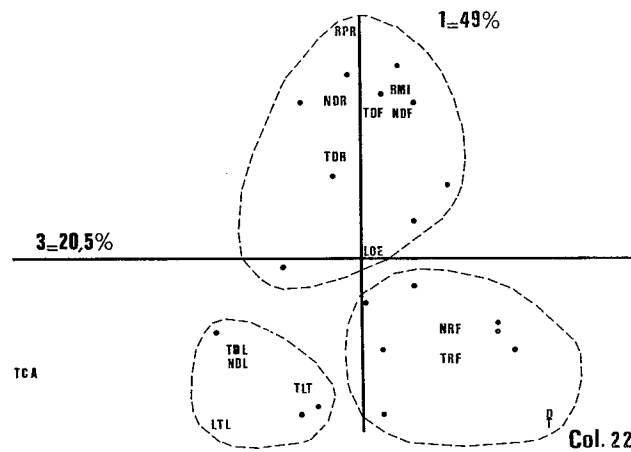


Fig. 42. — Projection des paramètres et individus de la colonie 22 sur les axes 1 et 2.

tante, les reines sont capables de s'approvisionner en partie directement. Ce n'est pas le cas des reines dont la taille dépasse considérablement celle des ouvrières, comme chez *L. niger*. Il semblerait donc que nos observations traduisent ici une *perturbation momentanée de la cohésion sociale*, elle est peut-être liée à l'introduction d'ouvrières nouveau-nées étrangères.

3. Évolution du comportement à l'apparition des jeunes ouvrières

On a regroupé les résultats de toutes les colonies sur le tableau 23. La différence n'est pas significative globalement mais indique tout de même une tendance qui pourrait être vérifiée avec un échantillon plus important. On peut donc penser que l'apparition des jeunes ouvrières n'entraîne pas de modification importante du comportement des Fourmis hibernantes mais accélère légèrement leur tendance à devenir pourvoyeuse.

TABLEAU 23 : COMPOSITION DES COLONIES FORMÉES D'OUVRIÈRES

HIBERNANTES AVEC OU SANS JEUNES

	P	i	R	N	Total
♀ hibernantes seules	72 46,1%		31 19,9%	53 34%	156
♀ hibernantes avec jeunes	31 58,9%	4	8 15,1%	10 18,9%	53
Total	103	4	39	63	209

χ^2 (sans tenir compte des inactives) = 4,652 $P < .10$

P : pourvoyeuses
i : inactives
R : receveuses
N : nourrices

4. Évolution individuelle

On a porté sur le tableau 24 les différents types d'évolution du comportement de 25 ouvrières hibernantes à l'apparition des jeunes ouvrières.

TABLEAU 24 : ÉVOLUTION DU COMPORTEMENT D'OUVRIÈRES

HIBERNANTES À L'APPARITION DE JEUNES OUVRIÈRES

		Avec des jeunes ouvrières			
		P	R	N	
Ouvrières hibernantes seules	P	12	1		13
	R	3	3	1	7
	N		3	2	5
					25

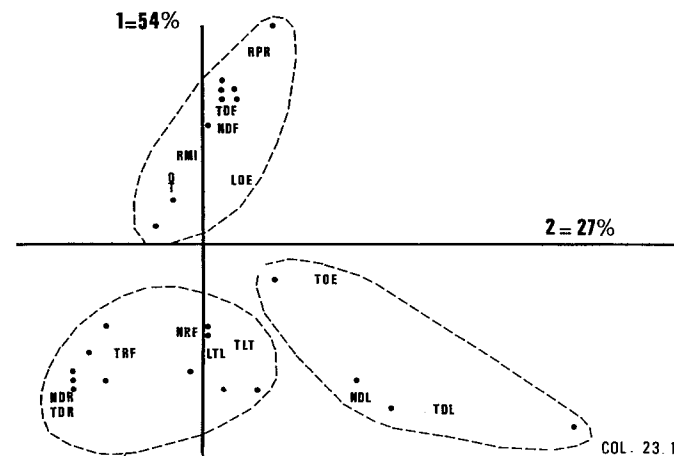


Fig. 43. — Projection des paramètres et individus de la colonie 23-1 sur les axes 1 et 2.

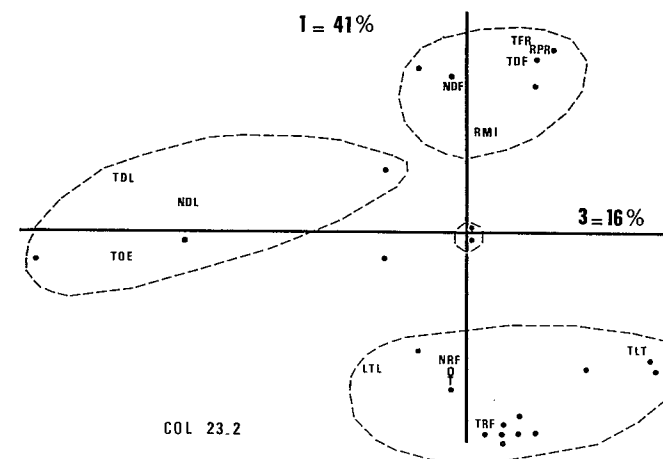


Fig. 44. — Projection des paramètres et individus de la colonie 23-2 sur les axes 1 et 3.

On a donc 17 Fourmis sur 25 qui conservent le même comportement, soit 68 %, quatre receveuses se spécialisent en pourvoyeuses ou nourrices, quatre Fourmis deviennent receveuses. Il n'y a pas de passage pourvoyeuse nourrice ou l'inverse. Quand on sait que le type receveuse n'est pas très caractérisé dans nos conditions expérimentales, on peut conclure à une *grande stabilité* du comportement qui confirme les faits énoncés plus haut :

- quelques receveuses deviennent pourvoyeuses (12 %);
- quelques nourrices deviennent receveuses (12 %).

Cette évolution concerne au maximum un quart des Fourmis.

5. Mortalité des ouvrières

Elle est très forte parmi les vieilles ouvrières hibernantes et dans les conditions d'élevage au laboratoire elle atteint pratiquement toujours 100 % dans les 2 mois qui suivent la sortie d'hibernation alors qu'elle est très faible pour les jeunes ouvrières. Les ouvrières hibernantes de *Tapinoma* semblent un peu plus résistantes mais la mortalité est tout de même considérable : 70 % en 6 semaines (8,5 % pour les jeunes en 3 à 4 semaines) (Lenoir, 1979). La fragilité des vieilles ouvrières a déjà été montrée chez les *Myrmica* par Weir (1958 b) : après 34 jours de jeûne le taux de survie des pourvoyeuses âgées est de 6 % contre 89,2 % pour les nourrices. Les ouvrières hibernantes de cette espèce meurent au cours de l'année (Brian, 1951). Les ouvrières de la partie distale des pistes de *Formica* sont plus vieilles et ont une mortalité plus forte que celles de la partie proximale (Rosengren, 1977). Chez l'Abeille il est bien connu que la mortalité des butineuses est plus importante (Sakagami et Fukuda, 1968). Ce phénomène est lié à deux causes qui s'ajoutent : l'activité dans le milieu extérieur est dangereuse (même dans les conditions de laboratoire : fuites, écrasement lors des manipulations...) et surtout la *sénescence*. Il est fort possible que la perturbation entraînée par le marquage ait un effet plus néfaste chez les individus âgés. Chen (1937) a montré par exemple que les leaders de *Camponotus* sont très sensibles à un empoisonnement à l'éther et au chloroforme.

C. LES FLUX DE NOURRITURE (en fonction de la durée totale des échanges).

La reine est nourrie de manière très variable depuis moins de 1 % jusqu'à 50 % du flux de nourriture, sauf dans certaines colonies où elle a au contraire un comportement de donneuse.

L'alimentation des larves représente dans la plupart des cas au moins 20 % du flux et peut atteindre 80 %. Dans les colonies comportant un seul type de larves, la variabilité est faible : 30 à 31 % pour les petites larves, 55-60 % pour les grosses larves, cela confirme par ailleurs que les *grosses larves sont plus attractives que les petites larves et sont nourries proportionnellement plus que tous les autres éléments de la colonie*.

Il apparaît aussi que la *variabilité entre colonies est énorme*. Il est absolument impossible de comparer des valeurs d'une colonie à l'autre. Cela provient des nombreuses sources de variabilité : nombre d'ouvrières,

âge, nombre de larves, état physiologique de la colonie, etc. L'analyse des données permet heureusement de faire ressortir les comportements fondamentaux en dehors des statistiques classiques.

D. L'ENTRÉE EN HIBERNATION

Les colonies deviennent progressivement inactives, dans nos conditions d'élevage à température constante, vers la mi-octobre. On a pu l'observer sur deux exemples :

— la colonie 11, fondation de l'année, comportant encore deux reines et 14 ouvrières. On a reconnu trois pourvoyeuses (soit 21,5 %). Toutes les autres Fourmis stationnant sur le couvain. C'est une colonie qui manifeste des signes d'entrée en hibernation;

— la colonie 48 A, fondation de 1 an, composée de 48 ouvrières parmi lesquelles on a reconnu seulement deux pourvoyeuses qui sortent du nid (4,2 %).

Si l'on compare ces données avec la moyenne des fondations de 1 an, il y a une différence très marquée (tableau 25).

TABEAU 25 : COMPARAISON DE LA STRUCTURE DES FONDATIONS EN

ACTIVITE ET D'UNE COLONIE ENTRANT EN HIBERNATION

	Pourvoyeuses	Nourrices Receveuses	
Total fondations actives d'un an	50 34,2 %	96 65,8 %	146
48A	2 4,2 %	46 95,8 %	48

χ^2 (Yates)
= 15,161
P < .001

Le χ^2 très significatif montre bien que la chute d'activité de la colonie est liée à la disparition du comportement de pourvoyeuse : 4 % au lieu de 34 %. Les nourrices continuent de s'occuper des larves mais celles-ci sont peu turgescentes.

L'entrée en hibernation se produit donc *spontanément* dans des conditions d'élevage constantes. La colonie présente un *cycle d'activité annuel* qui dure en moyenne 3 mois au laboratoire. A la fin de ce cycle la reine cesse de pondre, les ouvrières deviennent inactives pour la plupart, les larves maigrissent et se recroquevillent. Plateaux a étudié en détail ce cycle d'activité annuel chez *Leptothorax nylanderi* (1970).

Par ailleurs le transport vers le nid se réalise grâce aux pourvoyeuses encore actives.

III. Le nombre de pourvoyeuses en fonction de la taille de la colonie

On a vu que le pourcentage de pourvoyeuses est très variable selon la taille de la colonie. Aussi avons-nous décidé d'étudier les pourvoyeuses de colonies de plus grande taille.

TABLEAU 26 : NOMBRE DE POURVOYEUSES DANS 5 COLONIES D'EFFECTIF IMPORTANT

n° colonie		Effectif ouvrières	Pourvoyeuses		Biomasse mg
			Nb	%	
44A	août	138	25	18,8%	350
	sept.	130	14	10,8%	295
56	août	60	10	16,7%	178
	sept.	60	9	15%	170
59	août	52	7	13,5%	157
	sept.	55	8	14,5%	152
75	août	75	18	24%	273
	sept.	80	23	28,8%	231
22	août	54	22	40,7%	230
	sept.	40	11	27,5%	142
Total		744	148	19,9%	

On a choisi cinq colonies comprenant de 50 à 140 ouvrières et de nombreuses larves le plus souvent. On appellera ici pourvoyeuses les Fourmis qui viennent s'alimenter dans le milieu extérieur du nid représenté par une boîte ajoutée au tube d'élevage (au contraire des colonies précédentes où le milieu extérieur est simplement l'extrémité du tube). Pour cela toutes les Fourmis sont marquées individuellement lors de leur première sortie et observées pendant huit tests de 2 h en trois séries : 22, 24, 26, 28 et 30 août 1976 puis 9 et 10 septembre et enfin le 21 septembre. Entre temps on observe tous les jours la boîte extérieure pour marquer les nouvelles exploratrices éventuelles. Les résultats sont portés sur le tableau 26.

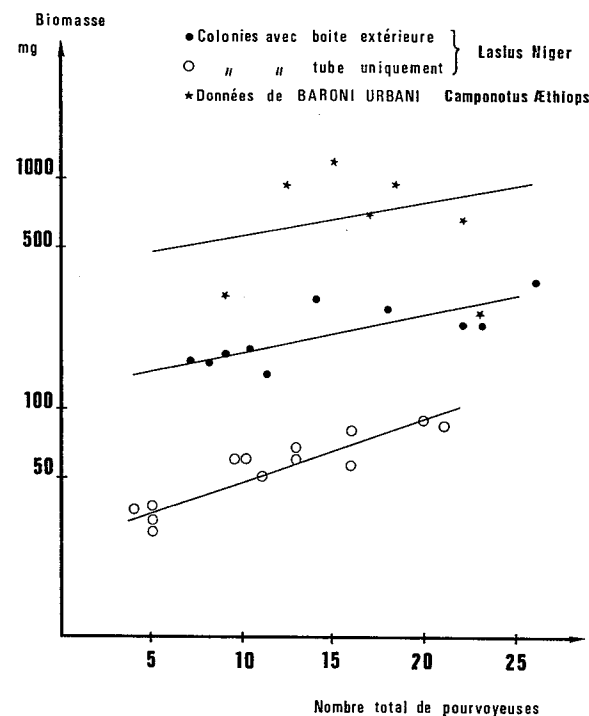


Fig. 45. — Corrélation entre le nombre total de pourvoyeuses et la biomasse. Colonies avec boîte extérieure : $y = 2,086 + 0,016 x$, $r = 0,805$, $P < .01$. Colonies avec tube uniquement : $y = 1,448 + 0,025 x$, $r = 0,909$, $P < .01$. Données de Baroni-Urbani : $r = 0,149$ non significatif.

On constate que le nombre de pourvoyeuses (Fourmis qui sortent s'alimenter au moins une fois dans le milieu extérieur) est à peu près stable entre 10 et 30 % (moyenne globale 19,9 %) avec une exception à 40 %. En réalité le nombre de pourvoyeuses n'est pas lié uniquement au nombre de Fourmis mais à la biomasse totale du nid comme on peut le voir sur la figure 45. Il existe une corrélation très forte entre le nombre de pourvoyeuses et la biomasse, appréciée par estimation en attribuant une valeur moyenne aux divers éléments de la colonie (la reine 15 mg, une ouvrière et un cocon 2 mg, une grosse larve 1 mg, les larves de premier stade et les œufs 0,1 mg). En coordonnées semi-logarithmiques on obtient une très forte corrélation ($r = 0,805$, $P < .01$).

Ce résultat confirme les expériences de Baroni-Urbani et coll. (1978, p. 28) chez *Camponotus aethiops*. Cependant les groupes utilisés par ces auteurs

ne comportaient pas de reine et parfois pas de couvain, le pourcentage de pourvoyeuses est alors très important car la cohésion sociale est réduite, les ouvrières quittent plus facilement le nid, ce qui n'est pas le cas dans les colonies avec reine. Cela expliquerait l'obtention par ces auteurs de certains chiffres anormalement élevés de pourvoyeuses. On a porté sur le graphique 45 les données de Baroni-Urbani pour les colonies comportant moins de 30 pourvoyeuses, et la droite de régression correspondant à l'ensemble des points. Dans la mesure où les *Camponotus* pèsent beaucoup plus lourd que les *Lasius*, il est normal que les deux droites de régression soient décalées : il y aura le même nombre de pourvoyeuses pour des biomasses différentes. Si la corrélation biomasse/pourvoyeuses est valable globalement pour les 10 colonies étudiées par Baroni-Urbani par contre pour les biomasses faibles il y a une désorganisation sociale importante qui entraîne la disparition de la corrélation (pour les sept points $r = 0,149$, non significatif).

Cette corrélation se retrouve dans nos expériences pour les colonies de petite taille pour lesquelles on a noté le nombre total de pourvoyeuses ($r = 0,909$, $P < .01$). La droite de régression est pratiquement parallèle à celle que l'on obtient pour les grosses colonies.

La relation entre le nombre de pourvoyeuses et la biomasse est relativement peu connue. Certains auteurs l'ont pressentie sans aller jusqu'au bout de leurs observations. Kondoh (1968, p. 133) par exemple observe chez *F. japonica* une corrélation entre le nombre d'ouvrières pourvoyeuses et la quantité de couvain. Il est en effet admis couramment que les larves augmentent l'activité des pourvoyeuses (voir revue, page 123). Il existe un rapport optimal entre le nombre d'ouvrières et le nombre de larves pour l'élevage de couvain (Brian, 1953). Cependant le couvain n'est pas le seul facteur; les jeunes ouvrières peuvent stimuler l'activité des vieilles (Schneirla, 1938), la biomasse totale de la colonie est donc le meilleur indice pour prévoir les besoins alimentaires nécessaires à la colonie.

IV. Récapitulatif et discussion

Les colonies ont été regroupées en quatre catégories en fonction de leur stade de développement (tableau 28);

- à la fin du premier été;
- à la sortie d'hibernation (uniquement des ouvrières hibernantes);
- au cours de la 2^e saison (colonie de 1 an, maximum 40 ouvrières d'âge varié);

— enfin les grosses colonies, le plus souvent de 2 ans, possédant au moins 50 ouvrières. Seule la colonie 26 comprenait des ouvrières marquées étudiées individuellement, dans les autres colonies de ce type on a marqué uniquement les Fourmis du milieu extérieur.

1. LA NOTION DE POURVOYEUSE

Au paragraphe précédent on a appelé « pourvoyeuses » les Fourmis qui sortent s'approvisionner au moins une fois sur la nourriture au cours des tests successifs. Cela ne correspond pas forcément à une spécialisation de ces Fourmis telle qu'elle a été étudiée dans les autres colonies; en effet des individus peuvent sortir quelquefois, se nourrir un peu, et en réalité ne pas distribuer la nourriture. Il y a toujours plus de Fourmis qui sortent que de pourvoyeuses spécialisées dans l'approvisionnement et la distribution de nourriture. Lewis et coll. (1974) signalent chez *Atta cephalotes* que 13 % des pourvoyeuses ne sont pas chargées au retour. Chez *Lasius niger* la proportion de pourvoyeuses spécialisées par rapport au nombre total de pourvoyeuses est de 62 % pour les colonies à la sortie d'hibernation, 65 % pour les colonies de 1 an, et 58,3 % pour la colonie 26, donc très stable et pratiquement de 2 sur 3.

Ainsi la notion de pourvoyeuse est-elle à préciser. Les nombres de pourvoyeuses (au sens large de Fourmi du milieu extérieur) sont portés dans la colonne de gauche du tableau 28. Dans nos conditions expérimentales elles représentent 35 à 75 % de l'effectif total pour les petites colonies. Pour les grosses colonies on observe une différence surprenante entre la colonie 26 et les autres : en moyenne 20 % dans les cinq colonies étudiées (tableau 26) et 45 % dans 26 (tableau 28). Si l'on reporte sur le graphique 45 le nombre total de pourvoyeuses de la colonie 26 on lit un chiffre de 750 mg pour la biomasse, or elle était environ de 250 mg. Cette différence importante s'explique par le dispositif expérimental utilisé, la colonie 26 a été testée dans un tube d'élevage uniquement, les autres grosses colonies avec une boîte ajoutée comme milieu extérieur où se trouve la nourriture. Il est beaucoup plus facile d'aller jusqu'à l'extrémité du tube d'élevage probablement saturé en odeurs (colonie 26) que de sortir dans une boîte. On a souvent observé des Fourmis qui s'avancent jusqu'à l'orifice du tube et ensuite font demi-tour.

La comparaison du pourcentage de pourvoyeuses dans l'ensemble des nids en tube et des nids avec milieu extérieur est très significative. On a en moyenne 62 % de Fourmis qui vont jusqu'à l'extrémité du tube et 20 %

qui s'aventurent dans une boîte extérieure au tube (tableau 27, $P < .01$). Cela explique que les deux droites de régression du nombre de pourvoyeuses par rapport à la biomasse (fig. 45) soient l'une au-dessus de l'autre.

TABLEAU 27 : COMPARAISON DES POURCENTAGES DE POURVOYEUSES

(nombre total)

	% pourv.	Effectif
Nids en tube	61,86 %	312
Nids avec milieu extérieur	19,8 %	744

 $\chi^2 = 13,306 \quad P < .001$

Données bibliographiques :

Chez trois espèces de Formicines (*F. fusca*, *F. exsectoides* et *Camponotus herculeanus*) les pourvoyeuses ne représentent jamais plus de 20 % de la population (Ayre, 1962). Chez *Pogonomyrmex badius* (Golley et Gentry, 1964) et *Camponotus nylanderii* (Baroni-Urbani, 1965) cela ne dépasse pas 10 %. Certains auteurs comme Lewis et coll. (1974) trouvent 6 % chez *Atta cephalotes* mais par rapport au nombre total d'individus de la colonie (ouvrières + larves). Il semble donc que les pourvoyeuses représentent une minorité d'ouvrières dans la colonie. C'est probablement le cas général chez les Formicines qui ont une alimentation essentiellement liquide associée à une activité trophallactique importante (Stradling, 1978). Cet auteur avait montré en 1970 qu'il fallait prélever des ouvrières dans le nid (ce qui est facile pour des colonies installées sous une pierre) pour avoir une estimation correcte de la population par la méthode marquage-recapture. Quand on se contente de marquer des pourvoyeuses on aboutit à une évaluation très sous-estimée. Baroni-Urbani et coll. (1978) ont émis l'hypothèse que toutes les ouvrières, y compris les nourrices, peuvent sortir du nid pour aller sur une proie placée à proximité immédiate du nid. Les résultats expérimentaux sont probablement faussés par l'absence de couvain et de reine. On n'a jamais observé un tel phénomène même dans les colonies composées de Fourmis hibernantes qui sont très facilement pourvoyeuses et où quelques nourrices peuvent sortir pour ramener des fragments de proies (voir page 198), mais il reste toujours des nourrices sur le couvain.

2. LA STRUCTURE DES COLONIES

Elle est très stable, que ce soit une jeune fondation ou une colonie ayant déjà hiberné. La représentation par l'analyse des correspondances aboutit à une sorte de triangle dont le sommet est représenté par la reine, et des ouvrières non spécialisées qui sont simplement receveuses, qui peuvent aussi soigner le couvain et le nourrir un peu. Ensuite nous avons deux catégories d'ouvrières spécialisées : les nourrices et les pourvoyeuses. A la sortie d'hibernation on trouve des pourvoyeuses capables de nourrir le couvain. Avec l'augmentation de la taille des colonies on trouve de plus en plus d'individus intermédiaires. Chaque individu a une place précise et particulière dans la structure polyéthique de la colonie.

3. LA COMPOSITION DES COLONIES (tableau 28)

Le χ^2 calculé sur l'ensemble des quatre groupes de colonies indique une grande hétérogénéité ($P < .01$), on peut donc affirmer que la composition des colonies est variable selon les groupes.

La comparaison case par case permet de voir les faits suivants :

— il y a peu de différences entre les colonies au cours du 1^{er} été et les colonies de 1 an (aucun ϵ significatif) : 30-35 % de pourvoyeuses spécialisées, 17-20 % de nourrices, 43-45 % de receveuses et 1 à 4 % d'inactives. Pour cette raison elles ont été placées l'une au-dessus de l'autre dans le tableau 28, et on les considérera comme un seul groupe par la suite;

— le pourcentage de pourvoyeuses est significativement plus élevé dans les colonies à la sortie d'hibernation que dans les autres ($\epsilon = 2,416$, $P < .01$), de même les proportions de nourrices et de receveuses sont pratiquement inversées ($\epsilon = 3,284$ pour les nourrices et 4,938 pour les receveuses, $P < .01$);

— dans la colonie 26 il y a moins de receveuses ($\epsilon = 2,258$, $P < .01$) et plus d'inactives ($\epsilon = 5,567$, $P < .01$).

On a donc :

— pour des colonies de petite taille (moins de 40 ouvrières d'âge varié), une répartition des ouvrières très stable, près de la moitié des ouvrières (43-45 %) sont peu spécialisées et simplement receveuses;

— à la sortie d'hibernation une structure assez particulière avec une augmentation très importante des ouvrières spécialisées au détriment des receveuses : près de la moitié de pourvoyeuses (46 %) et 34 % de nourrices. Les ouvrières hibernantes sont de bonnes pourvoyeuses ou de bonnes nourrices, la colonie est prête pour un élevage intensif de larves, 74 % des Fourmis vont

TABLEAU 28A COMPOSITION DES FONDATIONS A DIVERS STADES

DE DEVELOPPEMENT

(tableau récapitulatif)

	Total pourv.	Pourv. spécialisées	Nourrices	Receveuses	Inactives	Effectif total
Sortie hibernat° 5 à 24 ♀	116 74,4 %	72 46,1 %	53 34 %	31 19,9 %	-	156
1er été 6 à 32 ♀	41 54,7 %	27 36 %	13 17,3 %	34 45,3 %	1 1,3 %	75
1 an 9 à 35 ♀	non noté	60 33,1%	37 20,4 %	78 43,1 %	6 3,3 %	181
Colonie 26 81 ♀	36 44,4 %	21 26 %	19 23,4 %	24 29,6 %	17 21 %	81

$$\chi^2 = 78,248 \quad 9 \text{ d.l.} \quad P < .01$$

(Correction de Yates car 12,5% des cases avec effectif calculé < 5)

TABLEAU 28B : COMPARAISON DES POURCENTAGES AVEC L'ECART REDUIT

	Total pourv.	Pourv. spécialisées	Nourrices	Receveuses	Inactives
Sortie hibernation	3,003**	2,416**	3,284**	4,938**	5,567**
1er été					
1 an	0,438	0,571	0,329		
Colonie 26	1,276	1,354	0,753	2,258**	

**significatif à $P < .01$

d'ailleurs chercher directement une partie au moins de leur nourriture, c'est le nombre le plus élevé que l'on ait observé (avec les colonies 1^{er} été $\varepsilon = 3$, $P < .01$). On a signalé page 203 que les nourrices de ces colonies peuvent assurer directement une partie de l'approvisionnement protéique de la colonie. L'hibernation semble entraîner une modification physiologique des ouvrières. Kondoh (1968, p. 132) a observé que les ouvrières hibernantes de *Formica japonica* sont corpulentes avec du corps gras très développé dans le gastre et des capacités de stockage réduites dans le jabot, la trophallaxie disparaît dans l'agrégat des Fourmis hibernantes peu actives. Par la suite le corps gras se résorbe chez les pourvoyeuses pour laisser la place au jabot. On ne sait pas si ce phénomène se retrouve chez *L. niger*, dans l'affirmative il est assez extraordinaire de voir qu'en 10 à 15 jours les Fourmis deviennent d'excellentes pourvoyeuses. On sait d'autre part que les *Formica rufa* ont des glandes labiales et pharyngiennes nettement turgescentes à la sortie d'hibernation (Bausenwein, 1960). Ces glandes servant à l'alimentation des larves, il n'est pas étonnant que ces Fourmis soient de bonnes nourrices. En déphasant les cycles respectifs du couvain et des ouvrières, Passera (1969) et Plateaux (1971) ont montré que la capacité trophique des ouvrières variait au cours de l'année, elles sont dans des conditions physiologiques optimales après le repos hivernal (revue de Delage-Darchen, 1977);

— quand la taille de la colonie augmente il n'y a pas de différence quant au pourcentage de pourvoyeuses (total ou spécialisées) et de nourrices, par contre un certain nombre de receveuses deviennent inactives.

4. Variabilité intercolonies

Elle est très importante comme on l'a vu tout au long de ce chapitre. Brian avait signalé en 1956 que chez *M. rubra* l'on peut définir un pourcentage caractéristique de nourrices pour chaque colonie, variant de 50 à 70 % (colony characteristic value). Plateaux (1971) affirme lui aussi que toutes conditions d'élevage étant identiques, il existe des colonies de *Leptothorax* où les ouvrières sont de bonnes éleveuses et d'autres où elles ne le sont pas. Les fondations d'*Atta* ont, à âge équivalent, des activités de découpage de feuilles très variables (Prado, 1973). La variation spatiale peut être aussi *comportementale*. Chez les Fourmis moissonneuses du désert, Went et coll. (1972) signalent deux manières d'extraire la graine de l'involucre suivant les nids (*Veromessor*). Whitford (1976) a découvert chez une autre espèce de moissonneuse (*Pogonomyrmex rugosus*) deux types de colonies : certaines pratiquent une recherche de nourriture en groupe et

d'autres individuellement, cet auteur pense à une *caractéristique génétique* de la colonie. C'est probablement faux car Rissing et Wheeler ont montré en 1976 qu'il s'agit tout simplement d'une adaptation aux conditions du désert : quand les graines sont nombreuses les Fourmis forment des colonnes si les graines sont rares elles patrouillent isolément ! (page 141).

De véritables habitudes « culturelles » semblent exister chez les Fourmis rousses. Les colonies construisant leur dôme avec des aiguilles de Pin refusent les aiguilles de Sapin et inversement (Krausse, 1928 *in* Raignier, 1952, p. 128). La modification des habitudes nécessite beaucoup de temps : Pavan (1963) a transplanté des colonies dans un biotope différent, elles ont refusé pendant 5 ans d'utiliser le nouveau type d'aiguilles.

Ataya (1977) a peut-être trouvé un nouveau type d'habitude puisqu'il semblerait (sous réserve de confirmation sur un plus grand nombre de nids) que le comportement nécrophorique soit différent selon l'origine de la colonie : les ouvrières des nids installés dans des branches mortes rejettent leurs cadavres dans des galeries abandonnées. Ces habitudes se conservent en élevage artificiel au laboratoire.

Quelle est l'origine de cette variabilité? On a vu plus haut que certains auteurs s'interrogent sur l'existence d'une variabilité génétique entre souches (par exemple Delage-Darchen, 1977, p. 527). La structure d'âge de la société me paraît très importante. Cammaerts-Tricot (1974) a observé que la composition des colonies de *Myrmica* variait énormément. Stumper avait signalé que le contenu moyen du réservoir de la glande à poison des *Formica* variait selon les colonies (*in* Raignier, 1952, p. 176) et cela pourrait s'expliquer par des pyramides d'âge différentes. La reine peut avoir aussi une influence importante : on a vu (page 96) que la capacité des femelles à pondre une nouvelle colonie était très variable.

Si l'on reprend la théorie du *Superorganisme* presque abandonnée aujourd'hui (*voir* Wilson, 1971, p. 317) on peut confirmer une des caractéristiques du *Superorganisme* : les colonies sont aussi différentes entre elles que les sont les organismes.

Conclusions du chapitre IV

On a étudié des fondations à divers stades de développement. La structure sociale de ces petites colonies est *très stable*, elle peut se représenter par une pyramide dont le sommet correspond aux receveuses (avec la reine qui est un individu receveur par excellence). De part et d'autre on trouvera les pourvoyeuses et les nourrices, avec des intermédiaires.

C'est dans les colonies à la sortie d'hibernation que se trouve le plus fort taux d'individus spécialisés : près de 80 %. On a observé dans ces colonies des Fourmis pourvoyeuses et nourrices à la fois, qui s'occupent de l'alimentation des grosses larves. Celles-ci sont très stimulantes et captent une grande partie du flux alimentaire. A la sortie d'hibernation les colonies sont prêtes pour un élevage intensif des larves. A l'apparition des jeunes ouvrières, les Fourmis hibernantes ne modifient pas de manière sensible leur comportement, elles sont un peu plus nombreuses à être pourvoyeuses. Les jeunes étant surtout receveuses, on trouve en été près de 50 % de receveuses dans les colonies. La mortalité des ouvrières hibernantes est très forte, elle atteint 100 % dans les 2 mois qui suivent la reprise d'activité.

A l'automne l'entrée en hibernation se produit spontanément, l'approvisionnement et l'activité trophallactique cessent presque complètement. Le comportement de transport du couvain vers le nid demeure à son niveau habituel malgré la chute d'activité générale.

On a enfin mis en évidence l'importance du dispositif expérimental. Dans les nids avec boîte extérieure 20 % des Fourmis sont pourvoyeuses alors que ce nombre est beaucoup plus élevé si le nid se limite au seul tube d'élevage. Dans tous les cas le nombre de pourvoyeuses est *en corrélation avec la biomasse de la colonie*.

Après cette étude des fondations à divers stades de développement (que l'on pourrait appeler étude longitudinale des colonies), on va aborder le polyéthisme sous l'angle de l'individu et tout d'abord en fonction de l'âge (étude longitudinale individuelle).

CHAPITRE V

ONTOGENÈSE DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET INFLUENCE DE L'EXPÉRIENCE PRÉCOCE

Dans les chapitres précédents on n'a pas pris en compte l'âge des Fourmis. Il s'agit d'un facteur important qui est responsable du *polyéthisme d'âge*. On va tout d'abord décrire l'évolution du comportement en fonction de l'âge chez *Lasius*. A l'aide de quelques expériences on essaiera ensuite de montrer l'influence de l'expérience précoce sur le comportement alimentaire et les soins au couvain.

I. Ontogenèse du comportement alimentaire

A. BIBLIOGRAPHIE SUR LE POLYÉTHISME D'ÂGE

Le polyéthisme d'âge a fait l'objet de nombreux travaux qui ont été analysés dans la bible du myrmécologue « *Insect societies* » de Wilson (1971)

déjà citée de nombreuses fois, et qui est venu renouveler l'ouvrage de Wheeler (1910) « *Ants, their Structure, Development and Behaviour* » réédité pour la 14^e fois en 1965 !

Parmi les travaux récents sur le polyéthisme d'âge on ajoutera * sur les Fourmis :

- *Myrmica* : Brian, 1974; Cammaerts-Tricot, 1974, 1975; Cammaerts-Tricot et Verhaeghe, 1974;
- *Pheidole* : Wilson, 1976 b;
- *Formica* groupe *rufa* : Higashi, 1974; Rosengren, 1977;
- *Tapinoma* : Lenoir, 1979;

* sur les Abeilles :

- *Halictes* : Litte, 1977;
- *Apis* : Pichon et coll., 1977, qui ont montré que la sensibilité olfactive augmente avec l'âge.

1. La reconnaissance de l'âge

La technique la plus simple consiste à utiliser, pour les espèces où c'est possible, les différences de pigmentation des ouvrières, qui permettent un classement en catégories. Chez *Myrmica*, les auteurs en ont reconnu cinq ou six. Cammaerts (1977 a) a montré par une étude très rigoureuse sur le terrain que ces catégories correspondent parfaitement aux diverses classes d'âge. La pigmentation est très lente puisque la teinte 5 est atteinte par les Fourmis seulement au bout de 2 ans. Chez *Pheidole dentata*, la pigmentation est beaucoup plus rapide, Wilson (1976 b) a distingué 6 teintes dont la dernière est atteinte à l'âge de 18 jours (vérifié avec 21 ouvrières seulement). Chez les Formicines, la pigmentation est encore plus rapide, il faut donc avoir recours au marquage individuel ou au marquage de groupe. Certains auteurs ont utilisé l'usure des mandibules comme indice de l'âge. Il semble que ce soit Michener et coll. (1955) qui l'utilisent pour la première fois chez les *Halictes (Lasioglossum)*, on retrouve cet indice dans le travail de Litte (1977) sur *Halictes ligatus*. Higashi (1974 et 1976) a appliqué cette méthode à la Fourmi *F. yessensis* et reconnu quatre classes d'âge.

La relation âge-usure des mandibules n'est pas forcément très simple car certaines tâches peuvent entraîner une usure importante des mandibules, chez les *Atta* par exemple, les média sont coupeuses de feuilles, et leurs mandibules s'émoussent rapidement.

Otto (1958) avait déterminé l'âge par l'état de développement des ovaires, mais ceux-ci régressent au moment du passage dans le milieu extérieur, et il devient impossible de donner un âge précis aux pourvoyeuses âgées.

2. Quelques exemples chez les Fourmis

Il n'est pas question de reproduire ici tous les travaux sur le polyéthisme d'âge, ce qui occuperait au moins une dizaine de pages, mais on fera un résumé succinct :

— chez *Myrmica*, Weir (1958 a, b) a distingué trois types : nourrices, domestiques et pourvoyeuses en comparant les pourcentages de temps passé sur le couvain, à proximité du couvain et à l'écart du couvain, l'efficacité dans l'élevage du couvain, et enfin l'activité de construction. Brian (1974) a classé les ouvrières sur la base du rapport de temps passé sur le couvain et à l'écart du couvain en nourrices (rapport < 2), pourvoyeuses ($< 0,5$) et intermédiaires ($0,5 < < 2$). Les nourrices stationnent souvent sur le couvain, lèchent et alimentent les larves, mâchent les proies. Les pourvoyeuses ne restent pas sur le couvain, explorent le milieu extérieur et collectent la nourriture. Les ouvrières pâles sont nourrices, les sombres sont pourvoyeuses ou intermédiaires, mais il y a des exceptions. Brian pense que les intermédiaires correspondent aux domestiques de Weir. Ces Fourmis représentent une réserve disponible de pourvoyeuses;

— chez *Tapinoma* nous avons montré (1979) que l'on retrouve à peu près la même structure avec trois groupes, et on a proposé d'appeler les intermédiaires *pourvoyeuses intermittentes*. Les Fourmis ne deviennent pourvoyeuses, dans les conditions du laboratoire, qu'à l'âge de 1 mois environ;

— chez *Formica*, Otto (1958) a fait une étude très précise dont certains aspects sont signalés par ailleurs. L'évolution en fonction de l'âge est la suivante :

+ pendant les tous premiers jours, les ouvrières sont très peu actives mais sont capables de procéder à la toilette et de prendre la bonne position pour se laisser transporter;

+ à 3 jours elles acceptent les régurgitations;

+ ensuite elles s'adonnent au service intérieur (Innendienst) : soins au couvain et à la reine, aux autres ouvrières, transport des proies dans les chambres et entretien du nid. Il existe une certaine tendance des individus à se spécialiser dans une ou deux tâches, bien que la majorité soit capable d'effectuer toutes les tâches;

+ à partir de 45 jours en moyenne, et après avoir passé quelques jours à l'entrée du nid, elles sont affectées au service extérieur (Aussendienst) pour la recherche de nourriture (pucerons-chasse) ou à la construction

(creusement ou transport de matériaux). Dans la recherche de nourriture, chaque ouvrière a tendance à se limiter à une certaine zone du territoire (prouvé simultanément par Dobrzańska en 1958, repris ensuite par Rosengren en 1971). Higashi (1974) a présenté un modèle intéressant du polyéthisme chez *F. yessensis*, intégrant le facteur taille (page 186). Rosengren (1977) a observé une répartition entre la partie distale et la partie proximale des pistes au printemps. Les Fourmis que l'on retrouve à l'extrémité des pistes sont plus fidèles à leur piste (83 % contre 67 %) et d'une année sur l'autre (87 % contre 10 %), ont une réaction positive à la lumière à basse température (43 % contre 19 %), et présentent une mortalité plus forte. Les ouvrières recrutées sur une source de nourriture sucrée au printemps ont une fidélité très basse à la piste (22 % seulement). Ainsi les ouvrières des groupes proches et les ouvrières recrutées seraient intermédiaires entre les ouvrières du service intérieur et les vieilles ouvrières (« veterans » et « pionniers ») des longues pistes.

Il ressort de tous ces travaux un certain nombre de traits généraux :

— chaque catégorie de comportement social ou individuel est affectée à quelque degré par l'âge (Wilson, 1971, p. 164). Certains comportements fondamentaux semblent faire exception à cette règle. C'est le cas du transport d'objets (proies, matériaux) ou de couvain. La phase initiale du transport d'objets chez *T. caespitum* existe dès la naissance d'une manière très stéréotypée, le facteur apprentissage intervient dans l'orientation pour le transport de cet objet (Dobrzański et Dobrzańska, 1975). Chez *Tapinoma*, le transport de couvain en situation de stress existe dès le 1^{er} jour et s'améliore rapidement, au 3^e jour tout le couvain est transporté. C'est la continuité dans l'effort qui fait défaut (Meudec, 1976). Les résultats des auteurs concordant, on peut penser que chez certaines espèces les schèmes moteurs correspondant aux transports sont ajustés d'emblée, l'expérience vient ensuite moduler l'activité individuelle, donc l'âge est secondaire pour la réalisation du comportement. Ce n'est pas une règle générale : la manipulation de matériaux chez les *Formica* est soumise à une période d'apprentissage par essais et erreurs (Dobrzański, 1971);

— la répartition en catégories d'âge selon des critères choisis subjectivement par les chercheurs (y compris dans notre travail de 1979 sur *Tapinoma*), entraîne des différences d'appréciation. Ainsi la construction est classée comme activité intermédiaire (Weir, Dobrzańska) ou de service extérieur (Otto). Le rapport utilisé par Brian permet de classer les ouvrières en trois catégories, mais la répartition des individus est unimodale. En

réalité pour décrire l'évolution du polyéthisme en fonction de l'âge, il faut utiliser un grand nombre de critères; avec un seul critère on obtiendra toujours une répartition *continue*.

3. Le problème des castes temporelles

C'est Wilson qui, dès 1968, a discuté longuement de ce problème : peut-on considérer les groupes d'âges comme continus (paragraphe précédent) ou sont-ils *discontinus*? Dans l'affirmative, les groupes d'âges seraient équivalents à des castes physiques. Wilson a répondu à cette question en 1976 b avec ses travaux sur *Pheidole dentata* en adoptant résolument la technique éthologique : construction de l'éthogramme de l'espèce, détermination de l'âge, mesures de la division temporelle du travail.

Il a observé pour 28 comportements différents la proportion d'ouvrières minor des six groupes d'âges. Ces comportements peuvent se répartir en trois catégories :

— les soins à la reine, léchage et transport des œufs et larves 1^{er} stade, assistance à l'éclosion des adultes, léchage des nymphes, par les ouvrières des stades II et III;

— léchage, transport et nourrissage des grosses larves par les ouvrières des stades IV et V;

— enfin les activités liées au milieu extérieur à partir du 18^e jour (stade VI) : transport de proies, garde de l'entrée du nid, construction, défense du nid.

Wilson aboutit ainsi à un système comprenant cinq castes : la reine, les majors et trois castes temporelles discontinues. C'est une adaptation qui accroît l'*efficacité spatiale* : des nourrices s'occupant des œufs, des petites larves, de la reine et des nymphes; d'autres nourrices s'occupant des grosses larves; enfin des pourvoyeuses.

Wilson a éliminé les trophallaxies entre adultes car il n'a pas noté le sens des échanges et ce type de comportement ne lui apparaît pas lié à l'âge dans ces conditions. En réalité le comportement trophallactique évolue en fonction de l'âge des individus. C'est ce que l'on va montrer dans le paragraphe suivant.

B. RÉSULTATS

1. Répartition en fonction de l'âge

On a regroupé toutes les colonies témoins comportant des ouvrières d'âge connu dans le tableau 29.

TABLEAU 29 : EVOLUTION DE LA REPARTITION DES OUVRIERES EN FONCTION DE L'AGE

	1 à 4 j.	5-9 j.	10-19 j.	20-29 j.	30-39 j.	40-59 j.	≥ 60 j.	hibernantes
P	3 _{4,8%}	19 _{25,3%}	8 _{25%}	9 _{40,9%}	4 _{30,8%}	11 _{57,9%}	37 _{56,1%}	103 _{58,5%}
i		2		1			2	4
R	47 _{75,8%}	26 _{34,7%}	13 _{40,6%}	7 _{31,8%}	5 _{38,4%}	1 _{5,3%}	19 _{28,8%}	39 _{18,7%}
N	12 _{19,4%}	28 _{37,3%}	11 _{34,4%}	5 _{21,7%}	4 _{30,8%}	7 _{36,8%}	8 _{12,1%}	63 _{30,1%}
Total	62	75	32	22	13	19	56	209

 χ^2 global (14 d.l.) = 102,026, P < .001

 $\chi^2 = 9,251$, P < .01
(2 d.l.)

Le χ^2 global indique une hétérogénéité très grande, donc le comportement évolue en fonction de l'âge.

Le pourcentage de pourvoyeuses augmente régulièrement. Le graphique 46 indique une corrélation très forte avec l'âge ($r = 0,921$, $P < .01$). A partir de 40 jours le pourcentage de pourvoyeuses se stabilise au-dessus de 55%. Pour les Fourmis hibernantes il est du même ordre. On avait déjà montré chez *Tapinoma* qu'il n'y avait pas de différence entre Fourmis âgées de l'année et hibernantes quant au nombre de pourvoyeuses (Lenoir, 1979).

Pendant les premiers jours les Fourmis sont essentiellement receveuses (75%) ou parfois nourrices (20%). Par la suite le nombre de nourrices est à peu près stable, 30 à 40%, dès le 5^e jour. Il diminue fortement pour les vieilles ouvrières de l'année : 12% de nourrices seulement. Par contre il y a plus de nourrices parmi les Fourmis hibernantes : 30%. Le repos hivernal est donc favorable à une reprise d'activité en tant que nourrice pour des Fourmis qui ne l'étaient pas à l'entrée en hibernation.

L'apparition de jeunes ouvrières fortement receveuses augmente la consommation de nourriture de la colonie. C'est un facteur stimulant pour les vieilles ouvrières. Kondoh (1956) l'avait déjà montré chez *F. japonica* où la quantité de sirop absorbée par la colonie croît avec l'éclosion des premières ouvrières.

2. Comparaison avec d'autres espèces

Chez les Abeilles, les jeunes ouvrières de 1 à 2 jours ont des mouvements antennaires non appropriés à la stimulation des congénères, la ritualisation

n'existe pas encore. Cependant elles sont nourries spontanément par les vieilles ouvrières (Montagner et Pain, 1971 a). Les échanges augmentent régulièrement du 2^e au 4^e jour puis diminuent à partir du 5^e jour (Pershad, 1966; Douault et coll., 1975).

Chez les Guêpes, les jeunes imagos sont capables de nourrir le couvain très tôt. Lors des trophallaxies avec les âgées, ils ne savent pas maintenir un contact durable. Leurs réactions sont de plus en plus précises au cours des trophallaxies successives (Montagner, 1966).

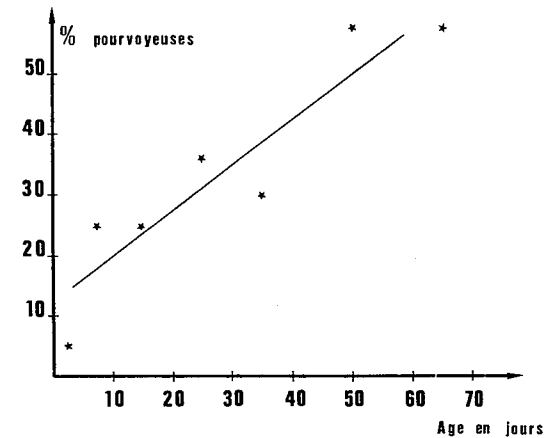


Fig. 46. — Évolution du pourcentage de pourvoyeuses en fonction de l'âge.
 $y = 12,308 + 0,755 x$, $r = 0,921$, $P < .01$.

Chez les Formicines, Otto (1958) a observé que le passage au milieu extérieur s'effectuait vers 40-45 jours chez *F. polyctena*. On retrouve ici exactement le même résultat : c'est à partir de cet âge que la majorité des ouvrières deviennent pourvoyeuses.

Mais il n'y a pas de rupture dans le comportement : on a vu que l'évolution était progressive et régulière. Cela correspond certainement à la nature du tube d'élevage avec un milieu extérieur peu différencié. Lorsqu'on ajoute une boîte à l'extrémité du tube le nombre de Fourmis qui s'y aventurent est plus faible, le passage au stade pourvoyeuse est certainement plus difficile.

Chez les *Tapinoma* l'éthogénèse semble un peu plus rapide, on l'avait estimée à 1 mois environ (Lenoir, 1979).

Chez les Myrmicines il n'y a pas de règle générale : les ouvrières sont pourvoyeuses dès le 18^e jour chez *Pheidole*, chez *Myrmica* l'évolution est beaucoup plus lente puisque les Fourmis ne sont sensibles à la phéromone de piste qu'à partir du stade 3, c'est-à-dire après l'hibernation, à 9 ou 10 mois au moins (Cammaerts-Tricot et Verhaeghe, 1974; Cammaerts-Tricot, 1977). La défense du nid contre un intrus est assurée aussi par les Fourmis des groupes 3, 4 et 5 (Cammaerts-Tricot, 1975).

3. Évolution individuelle

On a pu suivre l'évolution individuelle d'une quarantaine de Fourmis pendant 40 jours, et de nombreuses autres sur une période de temps plus courte.

La plupart des Fourmis sont d'abord nourrices, le plus souvent après une période où elles sont receveuses, mais elles peuvent être d'emblée pourvoyeuses, ou rester nourrices toute leur vie.

Toutes les Fourmis et surtout les pourvoyeuses peuvent présenter des périodes où elles sont inactives ou receveuses, en particulier après le 30^e jour. Le comportement de receveuse apparaît hétérogène : il peut caractériser des jeunes Fourmis très solliciteuses non encore nourrices, ou alors des périodes d'inactivité des nourrices ou des pourvoyeuses. Quelques Fourmis resteront d'ailleurs receveuses et ne se spécialiseront jamais (du moins jusqu'à 40 jours). Otto (1958) avait déjà signalé la variabilité de l'évolution individuelle chez *F. polyctena* où certaines Fourmis deviennent pourvoyeuses sans être nourrices, d'autres ne sortent qu'après 80 jours. Breed et coll. signalent aussi que l'âge ne permet pas à lui seul une prédiction absolue du comportement (1978, *Lasioglossum*).

Ainsi dans les petites colonies le polyéthisme ne semble lié très étroitement à l'âge que pour les jeunes Fourmis qui sont receveuses (pour 75 %) pendant les 3 à 4 premiers jours. Par la suite le pourcentage de pourvoyeuses augmente régulièrement mais près de la moitié des Fourmis ne vont pas suivre cette évolution « normale ». On est donc amené à envisager l'influence d'autres facteurs dans le polyéthisme. Il s'agit tout d'abord de l'expérience précoce.

II. Influence de l'expérience précoce

A. BIBLIOGRAPHIE

Otto (1958) avait observé qu'à l'intérieur d'un groupe d'ouvrières de même âge et de même taille, certaines se spécialisent alors que d'autres changent fréquemment de tâches. L'auteur se demandait si ces ouvrières

sont au départ différentes, ou si elles se spécialisent en fonction de leur expérience individuelle. Il est évidemment très difficile de répondre à cette question dans la mesure où la manipulation de toutes les variables qui influencent le comportement pose de nombreux problèmes expérimentaux. Cependant quelques résultats apportent des débuts de réponses à cette question. On peut citer en exemple le cas des jeunes ouvrières du service intérieur qui sortent du nid à la suite d'une perturbation importante et qui ont tendance à y rester (Goetsch et Eisner, 1930 chez *Messor*, Dobrzańska, 1959 chez *Formica*).

Jaisson (1972, 1973, 1975) a mis en évidence un aspect très important de l'expérience précoce chez les Fourmis : l'existence d'un mécanisme d'imprégnation dans le comportement de soins aux cocons chez les jeunes *F. polyctena*. La 1^{ère} semaine correspond à une période sensible où le stimulus cocon a une valeur significative pour la mise en place du comportement de soins (Fresneau et Jaisson, 1975; Jaisson et Fresneau, 1978).

F. sanguinea diffère fondamentalement de *F. polyctena* pour l'éthogénèse des soins aux cocons : il y aurait chez cette espèce un contrôle d'origine endogène de la reconnaissance des cocons; elle ne peut apprendre à préférer une espèce étrangère (Jaisson, 1975 b).

On a une situation un peu différente dans le cas du déménagement chez *Tapinoma* : l'expérience individuelle (odeur et manipulation du couvain) est importante, aussi bien chez la jeune que chez l'ouvrière âgée. Le comportement se manifeste dès la naissance et se perfectionne grâce aux relations avec le couvain. Des ouvrières privées de couvain pendant 15 jours transportent malgré tout 83 % des nymphes (Meudec, 1976).

Tous ces résultats nous ont amené à tester l'influence de la privation de contact avec le couvain sur le comportement de soins au couvain. Des Fourmis n'ayant jamais été en relation avec des larves seront-elles capables de les nourrir? (voir paragraphe B). On a aussi obligé des jeunes Fourmis à se nourrir uniquement de leur couvain : le comportement de cannibalisme se maintient-il quand l'alimentation leur est fournie? (paragraphe C).

On a aussi recherché les effets de l'isolement social chez de jeunes Fourmis (paragraphe D), ce qui n'a pratiquement jamais été réalisé. Jaisson (1975 b) a isolé des *Formica polyctena* mais ne les a pas regroupées ensuite.

L'expérience individuelle récente n'a pas été abordée ici. On peut en donner trois exemples :

— on a vu que la *manipulation* pouvait avoir une importance. Cet aspect de l'expérience a été très étudié par Dobrzański et Dobrzańska. Chez les Fourmis rouges, l'habileté à choisir les matériaux, à les saisir, à les transporter et les mettre en place, est directement liée à l'expérience par essais et erreurs. Les performances s'améliorent rapidement indépendamment de tout processus de maturation physiologique (Dobrzański, 1971). Chez *Tetramorium caespitum*, les schémas de transport sont d'emblée adaptés et l'expérience n'intervient que pour trouver l'entrée du nid ou pour retrouver une proie (Dobrzański et Dobrzańska, 1975);

— le comportement trophallactique de l'Abeille est influencé par le passé. Une privation de nourriture antérieure induit les Abeilles à garder plus de réserves dans leur jabot. L'abondance régulière de nourriture entraîne le phénomène inverse avec une baisse régulière des réserves, mais il suffit d'un jeûne de 24 h pour que les donneuses reconstituent des réserves importantes (Free, 1958). Brian et Abbott (1977) ont retrouvé le même phénomène chez *M. rubra* : les ouvrières privées de nourriture pendant 1 semaine vont en emmagasiner plus dans leur jabot et donner le surplus aux larves;

— Miss Fielde a divisé un nid de *Camponotus pennsylvanicus* en deux compartiments. Elle a évité tous les mouvements brusques et a ainsi « apprivoisé » les Fourmis de l'un des compartiments. Elle a maltraité les Fourmis de l'autre compartiment (par exemple en leur pinçant les pattes) qui ont présenté rapidement des réactions de panique chaque fois qu'elle relevait le verre du nid (*in* Forel 1921-1923, IV, p. 27).

On a donc des possibilités importantes d'apprentissage et de conditionnement chez les Fourmis.

B. LE COMPORTEMENT DES JEUNES FOURMIS ÉLEVÉES EN L'ABSENCE DE LARVES

On a élevé des jeunes Fourmis avec une reine, en l'absence de larves. Les œufs pondus par la reine ont été prélevés tous les 4 ou 5 jours de manière que les ouvrières ne soient jamais en contact avec des larves à partir de leur éclosion imaginale.

Les Fourmis marquées individuellement sont testées :

— pour leur aptitude à élever du couvain de colonie étrangère. On a utilisé une colonie composée d'ouvrières âgées de 25 jours (colonie 72).

— pour leurs préférences en présentant à un groupe de sujets une tâche de transport vers le nid. Ce test a été réalisé avec huit autres colonies dont les ouvrières n'étaient pas marquées.

1. *Le polyéthisme à l'âge de 25 jours (colonie n° 72)*

La colonie est composée de 24 ouvrières toutes nées les 7-8 juillet 1976, marquées le 1^{er} août, élevées toujours sans larves. Le 2 août elles ont reçu 20 larves, et ont été observées ensuite pendant 90 mn. On a effectué ensuite deux tests les 4 et 7 août, en ajoutant à chaque fois 10 larves.

TABLEAU 30 : EVOLUTION DES NOURRISSAGES DE LARVES DANS LA COLONIE 72

	Test n°1	n° 2	n° 3
Nb de larves	20	30	40
Nb activités nourissage	26	43	44
durée (s)	31,5±27,08	49,8±42,56	87,5±120,14
durée moyenne par larve (s)	41	66,7	172

RÉSULTAT

Les larves présentées dans l'avant-nid sont rapidement transportées et entassées vers la reine. Au bout de 21 mn on observe la première régurgitation d'une ouvrière à une larve, à partir de 40 mn les régurgitations adulte → larve sont nombreuses. Lors des 2^e et 3^e tests le nourissage des larves commence au bout de 14 et 17 mn. Il s'agit de données tout-à-fait courantes : il est exceptionnel d'observer des temps inférieurs à 15 mn dans les colonies « normales ». Les larves ne sont pas complètement adoptées puisqu'au 2^e test on les retrouve en tas, séparées de la reine, mais cela disparaît au bout de quelques jours, et aucune n'est mangée. L'adoption progressive des larves se manifeste par l'activité de nourrice des ouvrières qui augmente comme on peut le voir au tableau 30.

Il ressort de ce tableau que les larves étrangères sont adoptées progressivement, et de mieux en mieux nourries, la durée moyenne des régurgitations augmente considérablement (entre les tests 1 et 2 on obtient un *t* de 2,173, *P* < .05, et entre les tests 2 et 3 un *t* de 1,961, *P* < .05). Parmi les 20 Fourmis qui alimentent les larves au moins une fois, 16 ont une activité faible (moins de 60 s) le premier jour, soit 80 %, aucune

n'atteint 600 s. Cela passe à 40 % au 3^e test avec trois ouvrières très actives à plus de 600 s. L'analyse de variance de Friedman montre que la tendance des Fourmis est à l'augmentation de l'alimentation larvaire ($\chi^2 = 10,86$, $k = 3$, $P < .01$).

TABLEAU 31 : CARACTERISTIQUES DE LA COLONIE 72 POUR LES 2 PREMIERS FACTEURS

Facteurs	1		2	
	COR	CTR	COR	CTR
	63,7 %		27,3 %	
TDF	1000	841		
TRF	-510	198	490	444
TDL	-384	145	-614	541
RMI	702	0		
RAN	721	0		
TNA	351	2		
REC	510	0		

STRUCTURE SOCIALE

Elle témoigne d'une très grande spécialisation. On trouve en effet seulement trois pourvoyeuses (voir *fig. 47*) :

— deux pourvoyeuses permanentes : la Fourmi n° 01 qui est très active (44 % de l'approvisionnement à elle seule) jamais receveuse ni nourrice, elle est recruteuse et effectue de nombreux transports de couvain vers le nid. La Fourmi n° 10 est moins active (28 %) et un peu nourrice (2,6 %);

— une pourvoyeuse intermittente : 9,3 % de l'approvisionnement, elle nourrit un peu les larves (3,8 %) (Fourmi n° 24).

3 Fourmis sortent exceptionnellement dans l'avant-nid mais ne sont pas pourvoyeuses. Toutes les autres sont nourrices ou receveuses.

Les caractéristiques de cette colonie sont portées sur le tableau 31 avec les corrélations pour une analyse plus fine.

On retrouve parfaitement les trois groupes de Fourmis des colonies témoins : le facteur 1 caractérise les pourvoyeuses, le facteur 2 permet de dissocier les receveuses des nourrices. RPR est éliminé à cause de sa représentation insuffisante. La reine est nourrie par les pourvoyeuses. On a

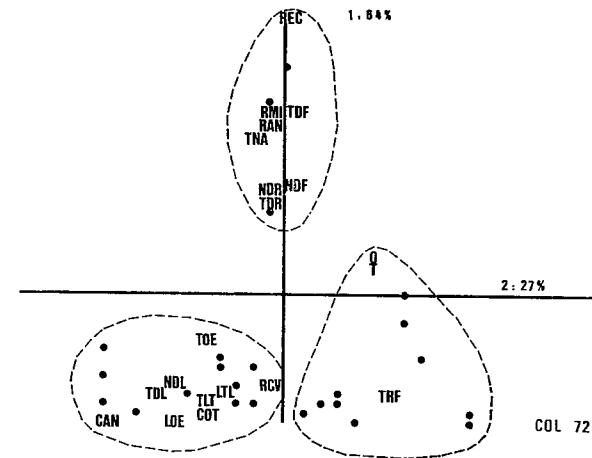


Fig. 47. — Projection des paramètres et individus de la colonie 72 sur les axes 1 et 2.

donc une structure sociale tout-à-fait normale. Si l'on compare la répartition des ouvrières avec celle des Fourmis du même âge (tableau 29, page 230) cela donne le tableau 32.

TABLEAU 32 : COMPARAISON DE LA COMPOSITION DE LA COLONIE 72

AVEC LA REPARTITION DE FOURMIS DU MEME AGE

	P	i	R	N	Total
Colonie 72	3,12,5%		10,41,7%	11,45,8%	24
Fourmis de 20 à 29 jours	9,40,9%	1	7,31,8%	5,21,7%	22

$$\chi^2 = 5,604, .05 < P < .10$$

On a moins de pourvoyeuses dans la colonie 72 : 12 % au lieu de 40 % pour des Fourmis de 20 à 30 jours, et plus de nourrices : 46 % au lieu de 22 % (différence à la limite du seuil de 5 %).

Conclusion : la privation de contacts avec du couvain chez les jeunes Fourmis est peu importante pour le comportement ultérieur de soins au couvain. Les Fourmis adoptent rapidement et progressivement les larves

qu'on leur propose, au bout de quelques jours elles les nourrissent normalement, les nourrices sont prêtes pour l'élevage des larves même en l'absence de celles-ci.

Par contre la privation de larves empêche l'évolution du comportement : à 1 mois 12,5 % des ouvrières seulement sont pourvoyeuses (35 à 45 % chez les témoins). L'alimentation de la colonie repose alors entièrement sur quelques individus très spécialisés : ici 3 Fourmis qui réalisent plus de 90 % de l'approvisionnement. Parallèlement il y a plus de nourrices potentielles.

2. Influence de la privation larvaire sur le choix de transport vers le nid

1^{re} expérience. — On a utilisé quatre colonies composées d'une reine et de 40 ouvrières nées le 5 août 1977. Comme dans la colonie 72 il n'y avait pas de couvain car les œufs ont été prélevés tous les 3 ou 4 jours. A l'âge de 15 jours les ouvrières ont été soumises à un choix petites larves-œufs. On sait que les ouvrières préfèrent très nettement les petites larves aux œufs qui sont même parfois abandonnés (voir, page 173). On a vérifié que dans une colonie formée d'ouvrières de même âge on retrouvait le même phénomène.

Le test a été effectué en trois étapes, avec des ouvrières non marquées :

- 1^{er} test : choix 10 larves-10 œufs, le couvain est enlevé immédiatement après le test;
- 2^e test 24 h après : même choix mais le couvain est laissé;
- 3^e test 24 h après : même choix.

On a donc pour le 1^{er} test des ouvrières familiarisées avec des œufs uniquement, pour le 2^e test les mêmes ouvrières qui ont été en contact avec des larves pendant un temps très bref (moins de 1 h), et pour le 3^e test des ouvrières familiarisées aux larves depuis 24 h.

Résultats : on a reporté sur le tableau 33 la somme des rangs de transport des larves ($\Sigma 1$), et le nombre de larves (nb 1) transportées du 1^{er} au 10^e transport.

On a calculé le χ^2 pour l'ensemble des quatre colonies avec le tableau de contingence à quatre cases : transports 1 à 10 larve/œuf-11 à 20 larve/œuf (voir, page 171).

Il ressort nettement de ce tableau que les ouvrières ont une préférence marquée pour les œufs aux deux premiers essais (moyenne de 2,75 transports de larves dans les 10 premiers transports). La familiarisation de quelques

TABLEAU 33 : EVOLUTION DU TRANSPORT DE LARVES VERS LE NID DANS

4 COLONIES EXPERIMENTALES

(voir texte)

	Col. n°59		n° 114		n° 102		n° 67		
	$\Sigma 1$	nb 1	$\Sigma 1$	nb 1	$\Sigma 1$	nb 1	$\Sigma 1$	Nb 1	
1 ^e test	127	3	138	3	134	3	147	2	$\bar{x} \Sigma 1 = 136,5$ $\bar{x} nb 1 = 2,75 \chi^2 = 14,45$ $P < .01$
2 ^e test	139	2	127	3	127	4	128	4	$\bar{x} \Sigma 1 = 128,75$ $\bar{x} nb 1 = 3,25 \chi^2 = 7,38$ $P < .01$
3 ^e test	122	4	123	5	121	6	94	6	$\bar{x} \Sigma 1 = 115$ $\bar{x} nb 1 = 5,25 \chi^2 = 0,05$ non signif.

minutes suffit pour diminuer légèrement cette préférence, le χ^2 passe de 14 à 7 au 2^e essai. La familiarisation de 24 h la fait disparaître complètement (χ^2 non significatif au 3^e essai) sans l'inverser cependant. Il serait intéressant de voir à plus long terme si la préférence normale pour les larves réapparaît. On a pu le vérifier sur un nid : au bout de 48 h on obtient un score de 73 (7 larves sur les 10 premiers transports) tout-à-fait semblable aux témoins.

Conclusion : l'expérience précoce des ouvrières de *Lasius* a une influence manifeste sur les préférences envers le couvain. La privation de contacts avec les larves est cependant réversible très rapidement, 48 h de familiarisation aux larves sont suffisantes pour restaurer le comportement normal. On peut donc penser que l'on est en présence d'un aspect fondamental du comportement social, qui ne nécessite pas d'expérience précoce obligatoire durant une période sensible, mais qui se manifeste très rapidement dès que l'environnement social le rend utile.

2^e expérience. — Le test de choix avec des colonies privées de larves est effectué juste avant l'entrée en hibernation (octobre 1977). L'activité décroît considérablement et sur 12 tests on obtient seulement 45 transports dans le nid (pour 240 charges présentées soit 18,75 %) avec un allongement considérable des durées (le plus souvent au bout de quelques heures). La motivation de transport vers le nid disparaît donc à l'automne chez les

TABLEAU 34 : ACTIVITE DE TRANSPORT VERS LE NID

Colonies ayant élevé provisoirement quelques larves ou ayant été privées complètement de larves

	des larves	jamais de larves
larves	15	2
oeufs	0	18

$$\chi^2 = 24,31 \quad P < .01$$

ouvrières qui sont privées de larves. On a vu qu'elle se maintient à un niveau très élevé dans le cas contraire (page 215).

Si l'on examine le détail des transports on s'aperçoit que dans certains cas des larves sont transportées au détriment des œufs. Il s'agit de colonies où, par défaut de surveillance, des larves ont pu se développer, en nombre restreint (toujours inférieur à 5) mais il semble que cela suffise pour faire apparaître la préférence des ouvrières même si ces larves ont été enlevées au bout de quelques jours. Le tableau 34 indique une différence très significative ($P < .01$).

Conclusion de cette 2^e expérience : Le comportement de transport du couvain vers le nid est lié à une motivation qui est faible chez les Fourmis privées de contacts larvaires, mais il suffit d'un contact avec quelques larves pendant une durée brève pour qu'elle se manifeste et se maintienne à l'entrée en hibernation.

3. Conclusions sur l'influence de l'expérience précoce de soins au couvain dans l'ontogénèse du comportement alimentaire

Elle a peu d'effets sur les comportements de soins : on observe une adaptation rapide et progressive des activités de soins et de nourrissage chez les Fourmis qui ont été soumises à une privation de larves. Le transport des larves vers le nid apparaît préférentiellement à celui des œufs après une présence de quelques heures. Il n'y a donc *pas de période sensible* pour ce comportement, qui peut se manifester après une *familiarisation très courte dès que les besoins s'en font sentir*.

Par contre on observe un certain blocage de l'ontogénèse du comportement de pourvoyeuse, l'alimentation est assurée par quelques individus très spécialisés. On peut expliquer ce phénomène par l'absence de

stimulation larvaire, les besoins alimentaires de la colonie étant faibles seront assurés par quelques pourvoyeuses.

C. INFLUENCE D'UNE EXPÉRIENCE PRÉCOCE DE CANNIBALISME LARVAIRE

Le but de l'expérience est de voir si des Fourmis privées totalement de nourriture depuis l'éclosion peuvent subsister en consommant leur couvain et les cadavres de congénères, et si cette expérience de cannibalisme influence les capacités ultérieures des Fourmis à devenir nourrices de larves lorsque la nourriture devient disponible. Les colonies 103 et 89 ont été utilisées pour cette expérience; elles représentent au total 29 ouvrières âgées d'un mois au début des tests.

RÉSULTATS (tableau 35, fig. 48 et 49)

La privation complète de nourriture entraîne une très forte mortalité. En 1 mois elle est de 74 % pour la colonie 103, de 54 % pour la colonie 89.

Le facteur 1 est TRF/TDF-TDR avec une très forte corrélation pour TRF (999 pour 89), cela signifie que ces Fourmis sont avant tout receveuses : elles sont très affamées. Dans la colonie 103, TDL vient en facteur 2, alors qu'il n'y a pas de nourrissage des larves dans la colonie 89. C'est une différence importante entre les deux colonies : dans « 89 » on a reconnu une seule Fourmi qui soigne le couvain (léchage, transports), aucune n'est très attirée par le couvain.

TABLEAU 35 : CARACTERISTIQUES DES COLONIES 103 et 89

Facteurs	103	89	Composition	103	89
1	TRF/TDF-TDR	TRF/TDF-TDR	P	7 53,8 %	7 43,75 %
2	TDL	TDR	R	1 7,7 %	8 50 %
% 1 + 2	73 %	94,5 %	N	<u>5</u> 38,5 %	<u>1</u> 6,25 %
			total	13	16

Le nombre de pourvoyeuses est important : 43 à 53 % mais comparable à celui de colonies composées d'ouvrières du même âge.

On a observé quelques cas de cannibalisme : 13 avec des cadavres d'ouvrières et 12 pour des larves ou œufs. La survie des colonies s'est donc effectuée aussi bien avec le couvain qu'avec les cadavres d'ouvrières.

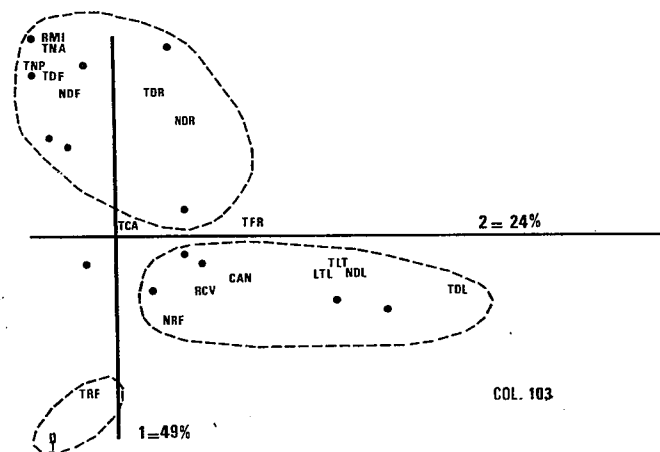


Fig. 48. — Projection des paramètres et individus de la colonie 103 sur les axes 1 et 2.

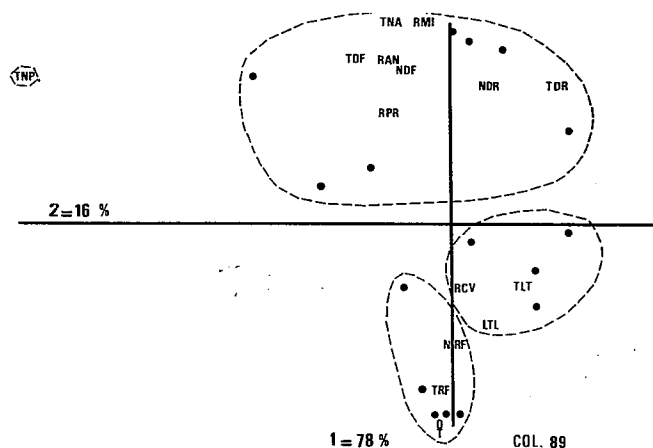


Fig. 49. — Projection des paramètres et individus de la colonie 89 sur les axes 1 et 2.

Le comportement de transport vers le nid existe dès la 1^{re} expérience pour la colonie 103. Il apparaît au cours du 2^e test dans la colonie 89 car lors du 1^{er} test les Fourmis étaient complètement inactives.

CONCLUSION

L'expérience précoce peut dans *certaines cas* perturber le comportement de nourrice. Cela se traduit par un niveau d'activité générale qui est très faible au départ. Dans d'autres cas on n'aura pas d'effet et *les Fourmis*

qui se sont nourries avec du couvain pourront en élever dès que la disette disparaîtra. Cela témoigne d'une très grande plasticité comportementale. Comment expliquer la différence entre les deux colonies? Il s'agit d'ouvrières provenant d'un même lot de cocons, avec la même quantité de couvain au départ. Il faut peut être mettre en cause la reine, les ouvrières de la colonie 89 se comportent un peu comme si elles étaient orphelines bien qu'elles nourrissent beaucoup la reine (48 % du flux trophallactique lui est destiné). Cela signifierait que l'expérience sociale précoce a un effet différent selon les colonies.

TABLEAU 36 : CARACTERISTIQUES DES COLONIES 490, 411 et 412

	Colonie 490		Colonie 411		Colonie 412	
<u>Structure</u>						
Facteur 1	TDF/TDR		TDR		TRF/TDF-TDL	
2	TDF-TDR/TRF		TDF/TRF		TDF/RMI-LTL	
3	RPR		TDL		RMI/LTL-LOE	
Total %	95,7 %		79,8 %		73,4 %	
<u>Répartition</u>						
P	10	45,5 %	9	37,5 %	8	38,1 %
i	3	13,6 %	2	8,3 %	3	14,3 %
R	9	40,9 %	8	33,3 %	5	23,8 %
N			5	20,8 %	5	23,8 %
Total	22		24		21	

D. INFLUENCE DE L'ISOLEMENT SOCIAL A PARTIR DE L'ÉCLOSION IMAGINALE

On a isolé des ouvrières nouveau-nées dans un tube individuel pendant 5 jours avec de la nourriture. Les ouvrières ont été ensuite regroupées avec une reine et du couvain soit avec d'autres ouvrières isolées, soit en présence de congénères qui étaient restées groupées avec la reine.

1. Ouvrières isolées regroupées entre elles

Pour les trois colonies étudiées les résultats sont portés sur le tableau 36 et les figures 50, 51 et 52.

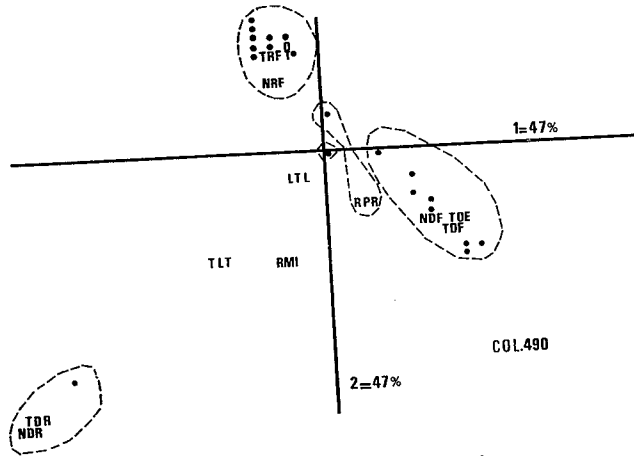


Fig. 50. — Projection des paramètres et individus de la colonie 490 sur les axes 1 et 2.

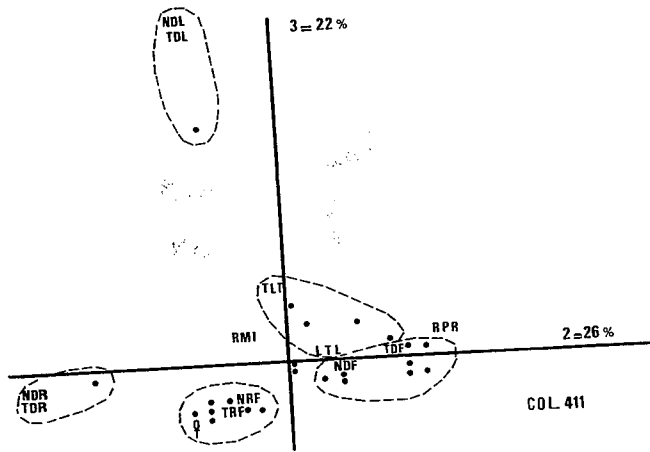


Fig. 51. — Projection des paramètres et individus de la colonie 411 sur les axes 2 et 3.

On note un certain nombre d'anomalies :

- dans la colonie 490 il n'y a pas de nourrissage des larves (pas de TDL), les soins aux larves (LTL, TLT et TOE) sont assurés par les pourvoyeuses;
- dans les deux autres colonies il y a seulement deux nourrices véritables qui régurgitent et sont caractérisées par TDL, les autres sont surtout soigneuses;

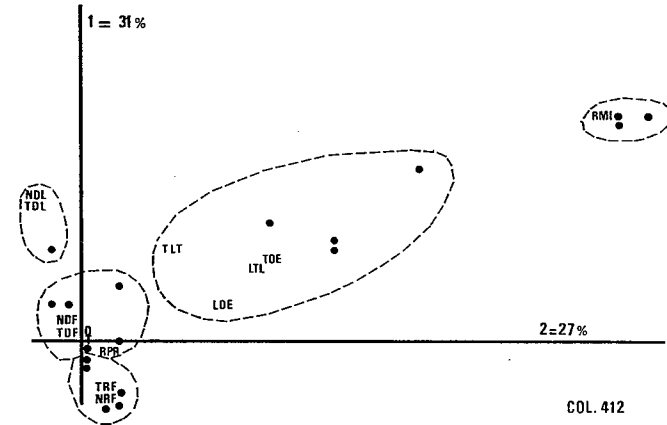


Fig. 52. — Projection des paramètres et individus de la colonie 412 sur les axes 1 et 2.

— RMI est dissocié des pourvoyeuses dans la colonie 411, il se trouve dans le comportement de soigneuse, et a une bonne représentation, cela signifie que des « nourrices » vont s'approvisionner directement sur le miel, sans pour cela être donneuses aux autres Fourmis;

— dans la colonie 412, 3 Fourmis sont caractérisées par RMI seulement, elles se nourrissent et ne font rien d'autre.

On a donc une organisation qui présente des anomalies, et témoigne de troubles de l'intégration sociale chez certains individus. On arrive malgré tout à une répartition globale des ouvrières qui voisine autour de 40 % pour les pourvoyeuses. On peut comparer ces chiffres avec ceux que l'on obtient pour des Fourmis du même âge (tableau 37).

TABLEAU 37: COMPARAISON DE LA COMPOSITION DES COLONIES 490, 411 et 412

	AVEC DES FOURMIS TEMOINS DU MEME AGE				
	P	i	R	N	Total
Colonies expérimentales 490-411-412	27 40,3 %	8 11,9 %	22 32,8 %	10 14,9 %	67
Fourmis de 5 à 10 jours avec âgées	19 25,3 %	2 2,7 %	26 34,7 %	28 37,3 %	75
Fourmis de 5 à 10 j. sans vieilles	18 42,8 %		9 21,4 %	15 35,7 %	42

$\chi^2 = 13,443$
 $P < .01$
 $\chi^2 = 8,838$
 $P < .02$
 χ^2 calculés avec $i + R$

Il y a donc davantage de pourvoyeuses et d'inactives, et moins de nourrices par rapport à des Fourmis de même âge en colonies témoins ($P < .01$). On peut penser que c'est le groupement des jeunes Fourmis d'âge homogène qui est responsable du phénomène, aussi on a comparé avec les colonies de jeunes groupées depuis leur éclosion. La différence est encore significative ($P < .02$) mais provient essentiellement des nourrices. On peut donc penser que l'isolement a des effets importants sur le comportement social. On a voulu voir si ces effets se manifestent aussi en présence d'ouvrières « normales » de même âge.

2. Colonie 65

Il s'agit d'une colonie composée d'une reine et de quatre vieilles ouvrières de 30 jours, 18 ouvrières nouveau-nées sont séparées en deux lots;

— neuf sont placées dans la colonie et élevées avec la reine, le couvain et les vieilles ouvrières;

— neuf autres sont élevées en isolement complet pendant 5 jours, dans un tube individuel, puis replacées dans la colonie.

On a effectué quatre tests pendant les 10 jours qui ont suivi.

Le tableau 38 et la figure 53 donnent les résultats de cette expérience.

TABLEAU 38: CARACTERISTIQUES DE LA COLONIE 65

Facteurs :

	Colonie 65
Facteurs 1	TDF/TDL
2	TRF
%	87 %

Répartition des ouvrières :

	P	R	N	
Vieilles 30 jours	1		3	4
Jeunes groupées		3	6	9
5 à 15 j isolées 5 jours	7,77, 8%		2	9
	8,36, 4%	3	11	22

On constate donc :

— que la structure sociale n'est pas perturbée, mais qu'il existe une inversion du 1^{er} facteur. Dans presque toutes les colonies le facteur 1 est TDF/TRF, ici c'est TDF/TDL, ce qui différencie le plus les Fourmis c'est leurs capacités à être donneuses à d'autres Fourmis (pourvoyeuses) ou au contraire nourrices de larves;

— l'opposition coïncide ici presque parfaitement avec les deux groupes expérimentaux : les Fourmis qui ont été isolées deviennent presque toutes pourvoyeuses (7/9) et celles qui sont restées dans le nid sont toutes nourrices ou receveuses. Un test de Fisher sur le nombre de pourvoyeuses et le nombre de nourrices-receveuses donne une $P < .01$ donc très significative;

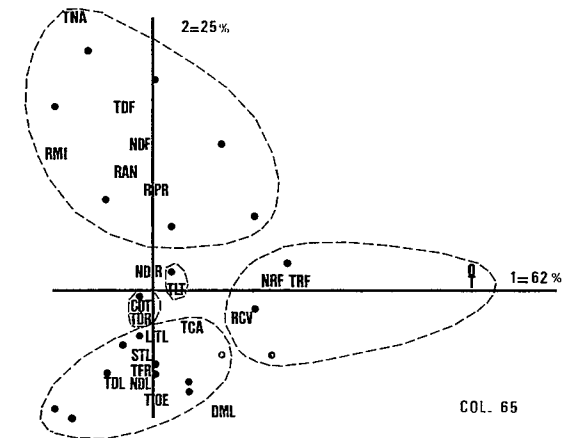


Fig. 53. — Projection des paramètres et individus de la colonie 65 sur les axes 1 et 2 (l'axe 1 est vertical et l'axe 2 horizontal).

— il faut enfin remarquer que trois vieilles ouvrières sont nourrices, et même très actives. On ne connaît pas leur statut social avant l'expérience, mais il est fort probable que la colonie ne devait pas fonctionner avec une seule pourvoyeuse. On peut alors penser qu'à la suite de l'introduction d'ouvrières mal intégrées dans le groupe, il y a eu des phénomènes de régulation très importants puisque l'on arrive finalement à 36,4 % de pourvoyeuses. Ce chiffre est tout-à-fait comparable à celui d'une colonie « normale » où la moyenne est de 33 % de pourvoyeuses (page 222);

— les échanges trophallactiques n'indiquent pas de ségrégation entre les groupes de Fourmis : les isolées donnent aussi bien aux groupées qu'aux autres isolées (T de Wilcoxon non significatif).

3. Conclusions

L'absence d'expérience sociale précoce pendant les 5 premiers jours de la vie imaginale perturbe l'intégration sociale;

- des isolés entre eux lorsqu'on les réunit : la colonie arrive à se structurer mais il y a moins de nourrices et des inactives apparaissent;
- des isolés vis-à-vis de congénères normaux : ils deviennent pourvoyeurs et semblent mal intégrés dans le groupe.

Il faut constater qu'il n'y a pas de phénomène de tout-ou-rien du type imprégnation. Les Fourmis isolées sont pour la plupart parfaitement capables, malgré les anomalies signalées plus haut, de soigner le couvain ou d'être pourvoyeuses. Si l'isolement se prolonge pendant 15 jours, on a alors des problèmes de reconnaissance et les Fourmis deviennent agressives, ce qui rend impossible le comportement social. Mais si on arrivait à modifier l'odeur ou à la masquer, il est probable que les individus constitueraient un groupe coordonné en l'absence d'expérience sociale précoce.

On a très peu de données sur l'influence de l'isolement chez les Insectes sociaux. Chez les Guêpes, les imagos isolés pendant 4 jours sont comme les nouveau-nés. L'ontogénèse des rituels antennaires est ralentie. Les trophallaxies successives sont nécessaires, il y a un apprentissage du comportement trophallactique (Montagner, 1966). Les Fourmis isolées dans nos expériences n'ont pas été filmées, il est donc impossible de savoir s'il y a un phénomène du même ordre.

On sait depuis longtemps que l'isolement a des effets néfastes sur la durée de vie des Insectes sociaux (Grassé et Chauvin, 1944).

Chez l'Abeille, l'isolement des ouvrières provoque une stagnation pondérale importante et un raccourcissement notable de la durée de vie (Chauvin, 1952; Sitbon, 1967; Arnold, 1976). Le même phénomène se retrouve chez *F. polyctena* où l'isolement empêche aussi le développement normal des ovaires (Kusztos-Lemoine, 1978). Les mâles de *Camponotus* sont sensibles à l'isolement au début de leur vie imaginale mais le supportent très bien par la suite (Hölldobler, 1966). Chez *Lasioglossum*, Bell et coll. (1978) émettent l'hypothèse d'une « période critique » de socialisation : l'isolement pendant les 5 premiers jours fait perdre à l'animal la capacité d'être accepté dans la structure sociale de la colonie.

Conclusions du chapitre V

- 1° Tous les comportements sont affectés à quelque degré par l'âge.

On a retracé l'évolution du comportement alimentaire et des soins au couvain en fonction de l'âge. Pendant les premiers jours 75 % des Fourmis sont receveuses, ensuite le pourcentage de pourvoyeuses augmente régulièrement pour se stabiliser à 40 jours au-dessus de 50 %. Le nombre des nourrices reste aux alentours de 30 à 40 %. L'évolution individuelle est extrêmement variable, certaines Fourmis devenant d'emblée pourvoyeuses et d'autres restent receveuses ou nourrices toute leur vie.

Chez *Lasius niger* le polyéthisme est lié fondamentalement au facteur âge, mais le problème se complique énormément car interviennent d'autres paramètres. En effet pour un âge donné à l'intérieur d'une colonie et encore plus entre colonies différentes on observe toujours des différences individuelles. Cela est lié à des conditions telles que l'état de nutrition de la colonie, la distribution d'âge des ouvrières, l'expérience de ces ouvrières. L'hibernation est un aspect important. C'est ainsi que Michener (1974, p. 125) explique les résultats différents obtenus par différents expérimentateurs dans différentes colonies d'Abeilles.

2° Il semble que l'expérience précoce de l'imago ait une influence sensible sur le développement du comportement alimentaire, et en particulier sur l'apparition du comportement de nourrice et de pourvoyeuse. On n'a jamais de phénomène de tout ou rien de type imprégnation (comme dans le cas des soins aux cocons chez les Fourmis rousses), l'expérience peut tout au plus nuancer l'apparition et l'évolution de ces comportements. Les processus de maturation semblent importants dans l'ontogénèse de la plupart des comportements sociaux fondamentaux. Il en est ainsi de la danse des Abeilles : les ouvrières sont capables d'exécuter la danse en l'absence complète de contacts avec les danseuses (Lindauer, 1952, 1961).

3° Le problème de l'expérience individuelle a été très étudié dans le comportement de transport : chez les Fourmis rousses les performances s'améliorent rapidement par apprentissage (Dobrzański, 1971), chez *Tetramorium* et *Tapinoma* les schèmes de transport sont d'emblée adoptés et l'expérience intervient au niveau de l'orientation ou de la continuité dans le travail (Dobrzański et Dobrzańska, 1975; Meudec, 1976). On n'a pas abordé cette question dans ce travail.

4° L'expérience larvaire n'a pu être abordée. Il faudrait parvenir à élever des larves en isolement social complet, ce qui est une prouesse technique, réalisée à présent seulement par Poldi qui, en 1963, a obtenu une ouvrière de *Tetramorium*! Schreiber (1974) a réussi l'élevage des larves d'*Atta* mais la nymphose a échoué. L'élevage à la main est plus facile

chez les Abeilles et les Guêpes. Lindauer (1977) vient de montrer que l'expérience larvaire est peut-être beaucoup plus importante qu'on ne pensait. Il a découvert qu'un apprentissage peut se transmettre à la génération suivante par l'intermédiaire de larves qui conservent la mémoire du signal odorant de la source de nourriture. Le mécanisme de la transmission aux larves est tout-à-fait énigmatique pour l'instant.

On sait depuis les travaux de Gautier (1974) que l'expérience sociale larvaire peut être fondamentale dans le développement du comportement social de l'adulte. Ainsi chez la blatte *Blaberus* les mâles isolés pendant les derniers mois de la vie larvaire et au début de la vie imaginaire présentent, lorsqu'ils sont confrontés, des conduites agressives qui aboutissent à l'établissement de territoires. Par contre dans des populations importantes, les mâles issus de larves qui ont vécu en groupe vont s'insérer dans une structure sociale de type hiérarchique.

On aborde ici un nouvel aspect de la structure sociale : l'influence des congénères. Les individus auront-ils un comportement différent selon les congénères qui les entourent? C'est ce que nous allons étudier dans le chapitre VI et qui correspond aux phénomènes de régulation sociale.

CHAPITRE VI

RÉGULATION SOCIALE ET PLASTICITÉ INDIVIDUELLE

La régulation sociale est un des aspects les plus fondamentaux des sociétés. Grassé et Noirot (1947) en ont découvert le 1^{er} exemple avec les mues régressives de *Calotermes*. Grassé (1952) a défini la régulation sociale de la manière suivante : « la société, dans sa composition comme dans son comportement, est capable, par le jeu de mécanismes physiologiques ou psycho-moteurs, de rétablir un équilibre de population rompu, de coordonner une tâche collective... ». Cette notion s'applique à toute une série de phénomènes : maintien de la composition du groupe social, coordination dans les tâches sociales (construction, approvisionnement, climatisation du nid, etc.).

I. Modification du polyéthisme d'âge

On a montré que chaque individu avait une place particulière dans la structure sociale. On est alors amené à se poser la question de savoir si les individus sont interchangeables; le comportement des ouvrières est-il

déterminé strictement par des mécanismes endogènes (liés à l'âge par exemple) ou bien au contraire celles-ci réagissent-elles aux stimulations reçues par l'environnement (particulièrement des congénères)? Une pourvoyeuse restera-t-elle pourvoyeuse si elle se trouve dans une colonie composée uniquement de pourvoyeuses?

Rösch a fait les premiers travaux dans ce domaine avec une très belle expérience : en déplaçant une ruche de quelques mètres et la remplaçant par une ruche vide avec quelques rayons et une reine il obtient deux colonies, l'une sans nourrices (les butineuses qui rentrent) et l'autre sans pourvoyeuses. Les nourrices deviennent pourvoyeuses et les butineuses redeviennent constructrices ou nourrices. On observe donc une régulation très importante et rapide (Rösch, 1925, 1930).

Nous avons repris ce problème chez les Fourmis en scindant une colonie en petits groupes homogènes constitués d'individus ayant le même type d'activité.

A. SÉPARATION DES FOURMIS D'UNE COLONIE EN PETITS GROUPES HOMOGÈNES

Nous avons utilisé pour cette expérience la colonie 26, composée en juillet 1976, d'ouvrières de l'année. Quatre groupes orphelinés ont été formés à partir de l'indice de situation *ks*. Ces groupes sont les suivants :

- 261 : 13 fortes pourvoyeuses, $0,03 < ks < 1$;
- 262 : 18 pourvoyeuses moins attirées par l'avant-nid, $1 < ks < 32$;
- 263 : 20 nourrices uniquement, ne sortant jamais du nid, $32 < ks < 256$;
- 264 : 26 nourrices intermédiaires entre 262 et 263, sortant exceptionnellement du nid, $16 < ks < 128$.

Chacun des groupes a été testé 5 fois à 24 h d'intervalle. Les manipulations de la séparation et de l'installation dans un nouveau tube, entraînent, pour des Fourmis fragiles comme les *Lasius*, une mortalité importante puisqu'à la fin des expériences il restait seulement 42 ouvrières sur 77 (soit une mortalité de 45 %) 17 ouvrières sont d'ailleurs mortes avant le 1^{er} test. A chaque groupe on a donné 50 à 70 larves le premier jour, et ajouté 10 larves chaque jour par la suite. La mortalité larvaire a été forte : 51,5 % du total des larves introduites.

Résultats

Ils ont été partiellement présentés lors d'un congrès (Lenoir, 1977 b).

1. Mortalité et cannibalisme dans les groupes

Les résultats concernant la mortalité des ouvrières et des larves sont regroupés dans le tableau 39. On a porté aussi le nombre d'ouvrières qui ont montré un comportement de cannibalisme envers les larves.

TABLEAU 39 : MORTALITE DES OUVRIERES ET DES LARVES -

POURCENTAGE D'OUVRIERES CANNIBALES DANS LES 4 GROUPES DE LA COLONIE 26

Groupe	Mortalité des ouvrières	Mortalité des larves	Ouvrières cannibales
261	38,5 % 5/13	60,9 % 67/110	10 % 1/10
262	66,7 % 12/18	45 % 49/109	23 % 3/13
263	25 % 5/20	42 % 42/100	66 % 12/18
264	50 % 13/26	48 % 54/112	15,8 % 3/19
Total	45 % 35/77	51,5 % 222/431	31,7 % 19/60

$\chi^2 = 7,114$ $\chi^2 = 8,937$ Calcul χ^2
 $P < .10$ $P < .05$ impossible (voir ci-dessous)

Il ressort de ce tableau que :

— la mortalité des ouvrières est variable selon les groupes, elle est la plus faible dans le groupe 263 avec 25 %, mais les différences sont peu significatives;

— la mortalité larvaire varie significativement selon les groupes, la plus faible est encore dans le groupe 263 (42 %) et la plus forte dans le groupe 261 (60 %);

— le cannibalisme n'existait pas dans la colonie entière, il est apparu d'une manière très intense : 32 % des ouvrières sont devenues cannibales (tableau 40). Le χ^2 de MacNemar permet de montrer qu'il s'agit d'une évolution très significative qui affecte surtout les ouvrières du groupe 263 où 66 % des Fourmis sont concernées (χ^2 de MacNemar pour le groupe 263 = 10,08, $P < .01$).

TABLEAU 40 : EVOLUTION DU CANNIBALISME POUR L'ENSEMBLE DES 4 GROUPES

DE LA COLONIE 26

		Après séparation	
		+	-
Avant séparation	-	19	41
	+	0	0

+ ouvrière cannibale
 - " non cannibale
 $\chi^2 = 17,053$ $P < .001$

2. Les caractéristiques des quatre groupes

Elles sont portées sur le tableau 41.

TABLEAU 41 : COMPOSITION DES FACTEURS POUR LES 4 GROUPES DE LA COLONIE 26

Groupes	261	262	263	264
Facteur 1	TRF/TDF	TRF/TDF	TDF+TRF/TDL	TDL/TDF
2	TDL	TDL/TDF	TRF	TRF/TNA
3	TNA+LTL	TNA+RAN	TNA	TDF
Total %	92%	71%	84,5%	60%

(a) Groupe 261 (fig. 54)

Il est composé de Fourmis qui étaient auparavant toutes très attirées par l'avant-nid ($ks < 1$).

Les facteurs sont composés de la manière suivante:

— le facteur 1 représente, comme dans la plupart des colonies, l'activité d'échange entre adultes (TRF/TDF). Il regroupe à lui seul 76 % de l'information;

— le facteur 2 qui représente les dons aux larves (TDL) intervient peu : il n'y a pas de véritables nourrices, une seule Fourmi soigne les larves mais elle est peu nourrice, la projection des individus sur les axes 1 et 2 donne un figure pratiquement linéaire (fig. 54);

— le facteur 3 traduit une certaine ambiguïté comportementale : il est formé de TNA + LTL, et corrélé avec RAN, RCV et TLT. On a donc un facteur qui représente l'activité de transport vers le nid (TNA), de léchages et transports dans le nid (LTL, TLT) avec à la fois les indices

de situation dans l'avant-nid (RAN) et sur le couvain (RCV). Il est tout-à-fait exceptionnel de trouver un tel facteur composite regroupant à la fois des caractéristiques du milieu extérieur et de soins au couvain. Cela traduit une réapparition de comportements de nourrices chez certaines pourvoyeuses.

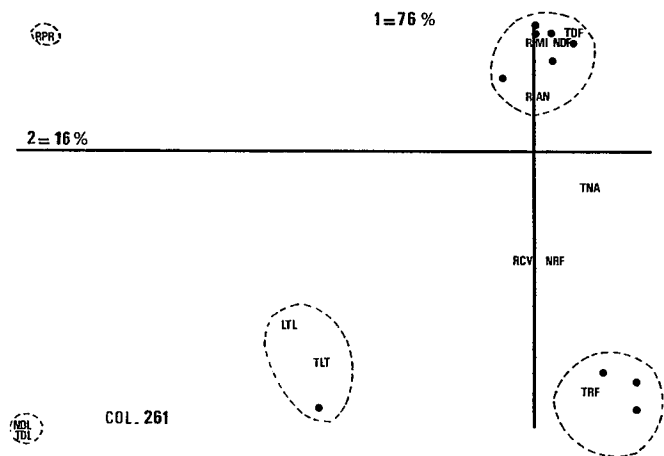


Fig. 54. — Projection des paramètres et individus de la colonie 261 sur les axes 1 et 2.

L'indice de situation *ks* montre un décalage très marqué vers les chiffres allant de 0,5 (Fourmi pourvoyeuse fréquentant beaucoup l'avant-nid et ne stationnant pas sur le couvain) à 16 (Fourmi intermédiaire). Cette évolution est significative ($P < .01$) avec le test de Wilcoxon : toutes les différences vont dans le même sens. Cela signifie que les Fourmis viennent dans le nid et stationnent parfois sur le couvain. La régulation est cependant limitée car aucune Fourmi ne devient très attirée par le couvain.

Il semble donc que des pourvoyeuses ne soient pas capables à court terme (5 jours) de former une colonie équilibrée malgré une certaine régulation : il manque des nourrices très attirées par le couvain. Cela se traduit par une mortalité larvaire très importante, les larves survivantes sont ratatinées et manifestement mal nourries. On trouve aussi une seule ouvrière cannibale (soit 12 %, c'est le chiffre le plus faible), qui est par ailleurs la meilleure nourrice.

(b) Groupe 262 (fig. 55)

On observe cette fois une bonne régulation. Il n'y avait au départ ni forte pourvoyeuse, ni forte nourrice. Le cannibalisme apparaît associé aux nourrices.

Le transport de couvain vers le nid (TNA) apparaît comme dans le groupe 261 en facteur 3, mais cette fois associé à RAN ce qui est caractéristique des pourvoyeuses.

On note malgré tout que les larves sont peu turgescentes, ce qui est le signe d'une alimentation insuffisante.

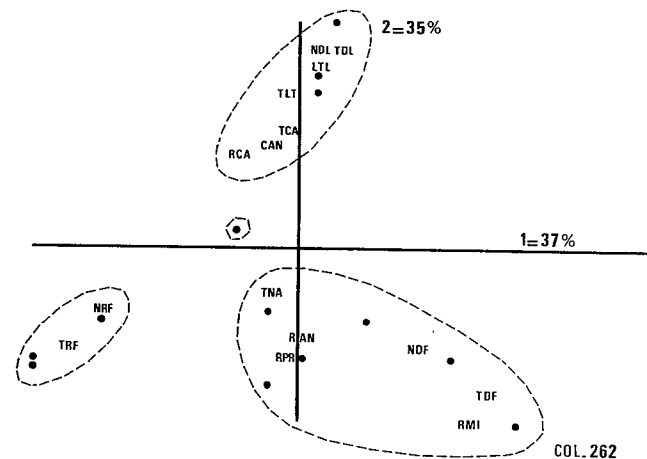


Fig. 55. — Projection des paramètres et individus de la colonie 262 sur les axes 1 et 2.

(c) Groupe 263 (fig. 56)

On a sélectionné dans ce groupe toutes les Fourmis fortement attirées par le couvain ($ks < 32$). Il se produit très rapidement une véritable régulation. Le facteur 1 oppose l'activité trophallactique entre adultes (TDF-TRF) et l'activité de nourrice des larves (TDL). Certaines Fourmis deviennent donc pourvoyeuses, mais restent encore un peu receveuses : leur activité est cependant suffisante pour assurer efficacement l'approvisionnement de la colonie.

Parallèlement certaines des nourrices sont plus actives, ce qui permet l'élevage des larves. Celles-ci sont bien turgescentes, et la mortalité larvaire est faible. Paradoxalement un certain nombre de larves sont utilisées pour l'alimentation du groupe par le biais du cannibalisme : 66 % des ouvrières sont devenues cannibales. Les larves sont-elles « sacrifiées » au bénéfice du groupe, ou bien ne sont mangées que des larves déjà mortes ? Il est difficile de répondre à cette question. Jusqu'à présent on n'a jamais vu les ouvrières attaquer une larve vivante mais ce n'est pas impossible. En tout cas ce comportement, s'il existe doit être rare. Passera en 1969 a observé chez

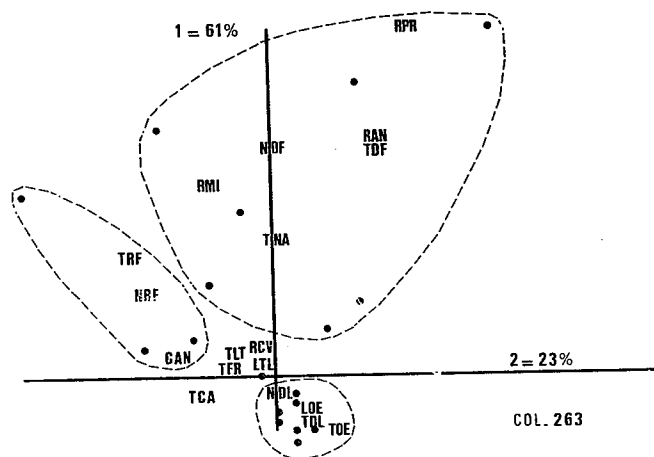


Fig. 56. — Projection des paramètres et individus de la colonie 263 sur les axes 1 et 2.

Plagiolepis une régulation par les ouvrières qui éliminent une partie du couvain au profit d'un plus petit contingent de larves dont la croissance sera ainsi mieux assurée.

Le facteur 3 correspond comme dans les groupes précédents aux transports vers le nid (TNA). Il est associé aux pourvoyeuses mais la Fourmi n° 05, est caractérisée par ce facteur 3 tout en étant nourrice. Cela signifie que certaines nourrices se comportent en partie comme des pourvoyeuses, le processus de régulation n'est donc pas encore achevé.

Le cannibalisme, très important, vient en facteur 4, associé à divers comportements tels TLT, TFR, LTL et TCA, pratiqués un peu par toutes les Fourmis.

(d) Groupe 264 (fig. 57)

Dans ce groupe, composé de Fourmis intermédiaires entre les 2 groupes précédents, on a des résultats proches du groupe de nourrices. Le facteur 1 est composé de TDL et TDF. En facteur 2 on trouve TNA avec TRF. Le facteur 3 (TDF) est redondant avec le facteur 1. Le facteur 4 est représenté par TLT.

Les groupes 3 et 4 ont donc une structure très proche mais il semble que dans le groupe 4 la variabilité des comportements soit plus grande : les deux premiers facteurs représentent seulement 60 % de l'information.

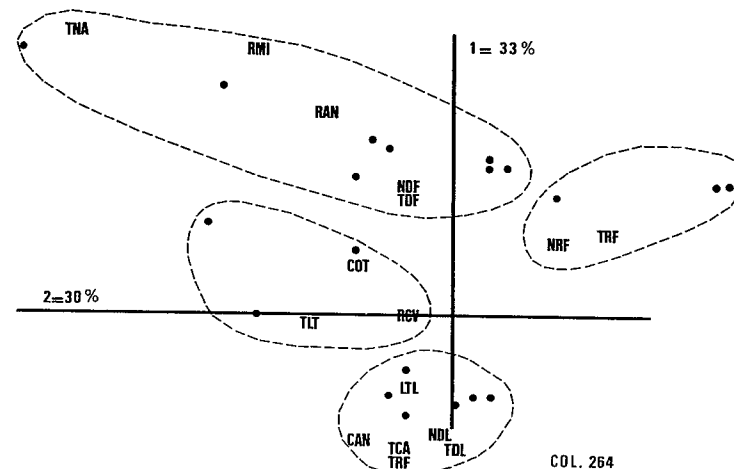


Fig. 57. — Projection des paramètres et individus de la colonie 264 sur les axes 1 et 2.

3. Récapitulatif (tableau 42)

On a vérifié que les 60 Fourmis étudiées ici étaient représentatives de la colonie d'origine, ce qui est le cas puisque la proportion des différentes catégories est la même ($\chi^2 = 0,358$ non significatif) (4).

Si l'on considère le total des 4 groupes on observe tout d'abord la disparition des inactives qui représentaient au départ 25 % de l'effectif : cela se traduit par une augmentation sensible des pourvoyeuses et des nourrices ($\chi^2 = 21,384$, $P < .001$, 3 d. l.) (4). La première conclusion est donc que *la séparation d'une colonie importante en petits groupes a pour effet de rendre actives des Fourmis qui l'étaient très peu auparavant.*

Si l'on compare chaque groupe avec la moyenne des colonies de 1 an (35 % de pourvoyeuses et 65 % de nourrices + receveuses) on constate que c'est dans le groupe 263 que la régulation est la meilleure. Ensuite on trouve 264 et 262 à peu près équivalents et 261 où la régulation est insuffisante. La deuxième conclusion est que *la plasticité comportementale globale des groupes diminue avec la spécialisation hors du nid.* Ainsi dans le groupe 261 composé uniquement de pourvoyeuses l'élevage des larves est catastrophique, alors que dans le groupe 263 il s'accompagne d'un cannibalisme important. On avait déjà signalé que dans les colonies

(4) L'usage du χ^2 est contestable dans le cas présent, car il s'agit des mêmes sujets, mais il n'existe pas d'autre test applicable à cette situation.

TABLEAU 42 : RECAPITULATIF DE LA COMPOSITION DES 4 GROUPES DE

LA COLONIE 26 AVANT ET APRES LA SEPARATION

	261		262		263		264		Total	
	avant	après	avant	après	avant	après	avant	après	avant	après
Pourvoyeuses	6 60 %	6 60 %	6 46,1%	6 46,1%	1* 5,9%	6 33,3%	1** 5,3%	9 47,4%	14 23,3%	27 45 %
Nourrices		1 10 %	3 23,1%	4 30,8%	7 38,9%	9 50 %	4 21,1%	7 36,8%	14 23,3%	21 35 %
Receveuses	3 30 %	3 30 %	2 15,4%	3 23,1%	5 27,8%	3 16,7%	7 36,8%	3 15,8%	17 28,3%	12 20 %
Inactives	1 10 %		2 15,4%		5 27,8%		7 36,8%		15 25 %	0
Total	10		13		18		19		60	

* introduite par erreur dans ce groupe

** classée dans ce groupe selon l'indice de situation

affamées le couvain est mangé, il semble que cette possibilité soit surtout une caractéristique des nourrices.

4. Évolution individuelle

On a comparé les indices de situation de chaque Fourmi avant et après la séparation pour les quatre groupes. Tous les tests sont *non significatifs* sauf pour 261 (signalé plus haut). Il n'existe donc pas de relation entre les performances *avant* et *après*, il peut y avoir modification dans les deux sens, soit en augmentation, soit en diminution. Il est *impossible de prévoir la réaction d'une Fourmi à la séparation en petits groupes homogènes* mis à part les pourvoyeuses dont on peut penser qu'elles seront plus attirées par le couvain.

En ce qui concerne le « statut » social avant et après la séparation on a regroupé les résultats sur le tableau 43.

Tous les cas existent :

— 18 Fourmis (30%) ne changent pas d'activité, ce sont aussi bien des nourrices que des receveuses ou des pourvoyeuses;

— les inactives se répartissent pour 67% en pourvoyeuses et pour 27% en receveuses. Cela signifie que les individus inactifs dans une colonie représentent essentiellement un pool d'ouvrières disponibles pour l'approvisionnement;

— des nourrices peuvent devenir pourvoyeuses et inversement. Trois pourvoyeuses ont « régressé » (devenant nourrices) et cinq nourrices ont « progressé » (devenant pourvoyeuses). Ainsi 21,4% des pourvoyeuses et 29,5% des nourrices ont changé complètement d'activité. La deuxième conclusion est que 20 à 30% des individus spécialisés peuvent présenter une modification comportementale importante en quelques jours. Dans les groupes homogènes de pourvoyeuses cela est cependant insuffisant pour permettre un élevage normal des larves, ce qui explique les mauvaises performances du groupe 261.

La régulation sociale s'effectue donc à la fois par les individus inactifs qui représentent un pool d'ouvrières disponibles et par la plasticité importante d'un petit nombre d'ouvrières spécialisées.

TABLEAU 43 : ÉVOLUTION DU "STATUT" SOCIAL DES FOURMIS DE LA COLONIE 26

		Après la séparation (4 groupes)				
		Pourv.	Nourr.	Recev.	Inact.	
Avant la séparation (col. 26)	Pourv.	6	3	5		14
	Nourr.	5	6	6		17
	Recev.	6	2	6		14
	Inact.	10	1	4		15
		27	12	21		60

B. LA RÉGULATION DANS LES GROUPES DE POURVOYEUSES HIBERNANTES

On a vu plus haut que la plasticité des pourvoyeuses était plus faible que celle des nourrices. Il était intéressant de voir si ce phénomène se confirmait chez les pourvoyeuses hibernantes.

Deux colonies ont été utilisées pour cette expérience. Les deux colonies étaient populeuses et comportaient plus d'une centaine d'ouvrières nées l'automne précédent. Il n'y avait pas encore de jeunes ouvrières au début des tests (juillet 1975).

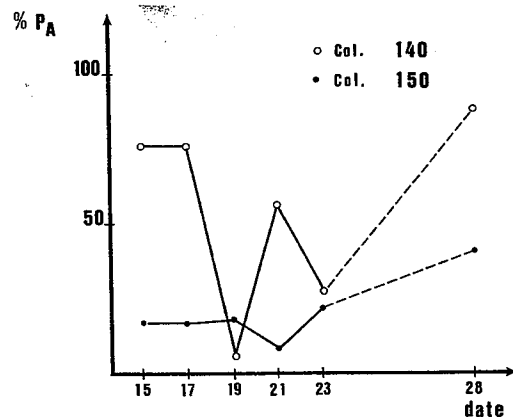


Fig. 58. — Évolution du pourcentage de pourvoyeuses âgées en fonction du temps pour les colonies 140 et 150.

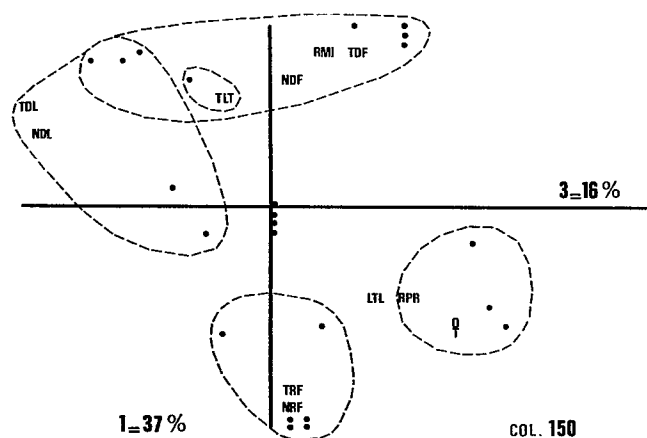


Fig. 59. — Projection des paramètres et individus de la colonie 150 sur les axes 1 et 3.

Après 4 jours de jeûne, on a prélevé dans le milieu extérieur les premières pourvoyeuses. Elles ont été marquées et regroupées dans un nouveau tube avec la reine et une vingtaine de larves. 21 pourvoyeuses ont été prélevées dans la colonie 140 *avant* d'avoir pu se nourrir, 23 dans la colonie 150 *après* s'être nourries. Les premières étaient donc affamées, les secondes gavées. Le comportement trophallactique a été observé tous les 2 jours du 15 au 23 juillet, soit cinq fois. Le 25 juillet, 10 jeunes ouvrières nouvelles ont été ajoutées à la colonie 140, et on a effectué un nouveau test le 28 juillet dans les deux colonies.

RÉSULTATS

1. Nombre de pourvoyeuses et structure des colonies

On a représenté sur la figure 58 le pourcentage de Fourmis hibernantes qui sortent dans l'avant-nid, à chaque test. Le 1^{er} jour il est de 76 % pour la colonie 140 et de 17 % pour la colonie 150. Cela provient du fait que les Fourmis de la colonie 150 ont fait des réserves alimentaires importantes car étant prélevées avant leur retour au nid, elles n'ont pas pu distribuer de nourriture. Dans la colonie 140 les Fourmis étaient affamées et sont donc sorties pour se nourrir lors du 1^{er} test, ensuite le nombre de pourvoyeuses diminue sensiblement. Il se situe dans les deux groupes vers 20 % au 10^e jour.

La colonie 150 est très peu active pendant les 10 premiers jours, après 5 jours de jeûne (du 23 au 28 juillet) le nombre de pourvoyeuses n'atteint pas 50 % (fig. 58).

Les caractéristiques de ces 2 colonies sont portées sur le tableau 44 et les figures 59 et 60.

TABLEAU 44 : CARACTERISTIQUES DES COLONIES 140 ET 150

(15 au 23 Juillet)

Facteurs	Colonie 150	Colonie 140
1	TDF/TRF	TRF/TDL
2	RPR	TDF/TDL
3	TDL	TDR
%	80 %	85,7 %

COLONIE 150

On remarque que RPR apparaît de manière exceptionnelle en facteur 2 : 3 Fourmis pourvoyeuses s'approvisionnent sur la proie et n'ont aucune autre activité sociale. Par ailleurs on retrouve les pourvoyeuses-nourrices caractéristiques des Fourmis hibernantes. Si l'on compare la composition de cette colonie à celle des colonies sortant d'hibernation on s'aperçoit qu'il y a beaucoup moins de nourrices et apparition d'individus inactifs ($P < .05$, tableau 45).

COLONIE 140

Dans cette colonie les ouvrières se nourrissent massivement le 1^{er} jour mais ne trouvent pas suffisamment de receveuses. On a ainsi 5 pourvoyeuses qui ne sont pas donneuses, et caractérisées par RMI et RPR en facteur 4; elles forment sur la projection des points un nuage bien caractérisé différent des pourvoyeuses (fig. 60). La composition de cette colonie est équilibrée, elle est comparable à celle des colonies hibernantes (χ^2 non significatif, tableau 45). On a donc une régulation meilleure que dans la colonie 150. *Les possibilités de régulation à l'intérieur d'un groupe dépendent donc des besoins momentanés du groupe* : des pourvoyeuses gavées vont devenir inactives alors que des pourvoyeuses affamées vont s'organiser en groupe structuré (au moins provisoirement).

TABLEAU 45 : COMPARAISON DE LA COMPOSITION DES COLONIES 140 et 150 AVEC CELLE DES COLONIES SORTANT D'HIBERNATION

	P	N	R	i	Total
1 - Colonie 140	10 47,6%	6 28,7%	5 23,9%	-	21
2 - Colonie 150	10 41,7%	3 12,5%	6 25%	4 16,7%	23
3 - Colonies sortant d'hibernation	72 46,1%	53 34%	31 19,9%	-	156

entre 1 et 3
 $\chi^2 = 0,312$ non significatif

entre 2 et 3
 $\chi^2(R+i) = 7,715$
 $P < .05$

2. *Survie des larves*

On a compté le nombre de larves survivantes au bout des 10 premiers jours (le 23 juillet), puis le 28 juillet de manière à calculer le taux de mortalité larvaire (tableau 46).

Le taux de mortalité larvaire est de 20 à 35 % selon la colonie au bout de 10 jours (différence non significative). A la suite de l'introduction des jeunes dans la colonie 140 la mortalité larvaire passe de 35 à 46 %, mais elle augmente brutalement (20 à 76 %) dans la colonie 150 en l'absence de jeunes ouvrières. La différence entre les deux colonies étant peu significative ($P < .10$) on a comparé chaque colonie le 23 et le 28 juillet à l'aide du χ^2 de MacNemar pour échantillons appariés (tableau 47).

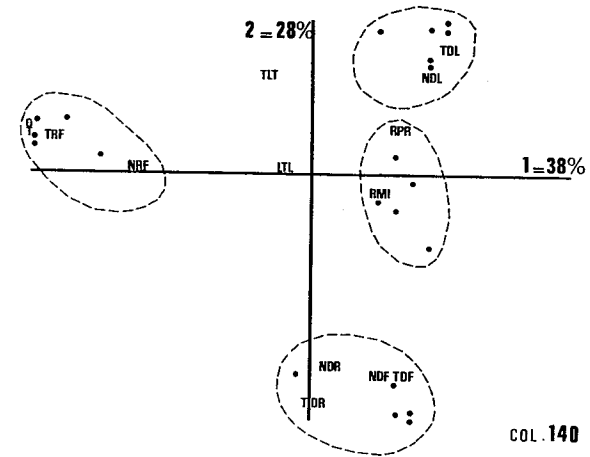


Fig. 60. — Projection des paramètres et individus de la colonie 140 sur les axes 1 et 2.

Dans la colonie 150, 14 larves sont mortes entre le 23 et le 28 juillet (soit 56 %), la mortalité larvaire a augmenté de manière significative ($P < .01$).

Dans le même temps, trois larves seulement sont mortes dans la colonie 140 (soit 10 %), cela signifie que la mortalité larvaire est restée stationnaire. Cette différence entre les deux colonies est liée à la présence des jeunes ouvrières dans la colonie 140.

3. *Soins aux larves*

Dans la colonie 140, les pourvoyeuses affamées se gavent de nourriture le 1^{er} jour, elles rentrent au nid et, ne trouvant pas de receveuses en nombre

TABLEAU 46 : TAUX DE MORTALITE DES LARVES DANS LES COLONIES 140 et 150

	23 juillet		28 juillet	
	vivantes	mortes	vivantes	mortes
Colonie 140	18 64,3%	10 35,7%	15 53,6%	13 46,4%
Colonie 150	20 80%	5 20%	6 24%	19 76%
	38	15	21	32

$\chi^2 = 0,926$ non signif.
 $\chi^2 = 3,671$.10 < P < .05

suffisant, elles nourrissent les larves intensément. Ainsi plus de la moitié des Fourmis (12/21) s'occupent des larves. Ce comportement de nourrice est tout-à-fait exceptionnel pour des pourvoyeuses. Cinq d'entre elles deviennent même provisoirement de bonnes ou très bonnes nourrices. Ce phénomène cesse rapidement, dès le 2^e test les Fourmis se désintéressent complètement du couvain.

TABLEAU 47 : COMPARAISON DE LA MORTALITE DES LARVES LE 23 ET LE 28/7

(Echantillons appareillés)

Colonie 140

		28/7	
		-	+
23/7	+	3	15
	-	10	0
			28

+ larve vivante
- larve morte

La 4^e case est évidemment vide (les larves ne ressuscitent pas).

Col. 140 : différence trop faible, calcul de χ^2 impossible.

Col. 150 : χ^2 de Mac Nemar = 12,071 P < .01

Colonie 150

		28/7	
		-	+
23/7	+	14	6
	-	5	0
			25

Il en est de même pour la colonie 150 où lors du 1^{er} test on n'a observé aucun comportement de nourrice, et par la suite ils étaient rares. Les pourvoyeuses âgées hibernantes regroupées semblent donc incapables de s'occuper du couvain, sauf à titre provisoire lorsqu'elles sont excitées par une surcharge alimentaire.

Ce fait paraît contradictoire avec l'existence parmi les Fourmis hibernantes de pourvoyeuses-nourrices qui devraient s'occuper du couvain (chap. IV). Il faut préciser que l'on a utilisé pour le prélèvement des pourvoyeuses, des nids dont le milieu extérieur est constitué par une boîte. Si on se rappelle que, dans ce type de nid, les pourvoyeuses sont moins nombreuses et plus spécialisées, on comprend mieux que leur plasticité soit faible et on obtient des résultats comparables à ceux du groupe 261 de la colonie 26.

4. Influence des jeunes ouvrières

Dans la colonie 140, le 28 juillet en présence de 10 jeunes ouvrières le nombre de pourvoyeuses augmente considérablement après 3 jours de jeûne complet : il passe à 90 % des vieilles ouvrières. Pour la colonie 150, dans les mêmes conditions de jeûne, en l'absence de jeunes ouvrières il n'est que de 40 % (fig. 58).

On a comparé le nombre de pourvoyeuses dans les deux colonies le 28 juillet (tableau 48). La différence est significative (P = .05).

TABLEAU 48 : COMPARAISON DU NOMBRE DE POURVOYEUSES DANS LES

COLONIES 140 et 150 LE 28 JUILLET

	Pourvoyeuses	Non pourv.	
150 sans jeune	6 40 %	9 60 %	15
140 avec jeunes	8 89 %	1 11 %	9

Avec le test de Fischer on obtient P = .05

Il apparaît donc que la présence de jeunes ouvrières est favorable à une reprise d'activité des vieilles pourvoyeuses. Si l'on compare les niveaux d'activité trophallactique avec le test U la différence n'est pas significative. Cela signifie que la reprise d'activité correspond surtout à un retour dans le milieu extérieur, sans approvisionnement intense ni nourrissage des larves. Ce sont les jeunes ouvrières, qui entreprennent immédiatement de nourrir les larves, ce qui explique l'arrêt de la mortalité du couvain dans cette colonie.

5. Évolution individuelle

On a comparé les niveaux d'activité des neuf survivantes de la colonie 140, avec l'analyse de variance de Friedman pour trois situations : 15, 17 au 23, et 28 juillet. Le résultat n'est pas significatif ($\chi^2 = 1,1$). Si l'on effectue, à l'aide du test de Wilcoxon la même comparaison pour les situations deux à deux on n'a jamais de résultats significatifs.

Cela veut dire que la tâche effectuée au jour *j* n'est pas influencée par celle du jour *j*-1. Cela est surprenant pour des pourvoyeuses âgées qui ont en général un comportement stable. Le regroupement introduit donc une perturbation importante de l'activité sociale.

C. BIBLIOGRAPHIE ET DISCUSSION SUR LES PHÉNOMÈNES DE RÉGULATION

On peut aborder l'étude du phénomène de régulation de diverses manières, la plus simple consiste à regrouper les individus en fonction d'un niveau d'activité ou d'une tâche déterminée. C'est ce que nous avons fait avec la colonie 26. On peut aussi essayer de modifier le polyéthisme d'âge : le ralentir ou l'accélérer et même l'inverser.

1. Regroupement en fonction du niveau ou du type d'activité

Ehrhardt (1931) a montré l'influence des congénères sur le comportement. Chez *Myrmica rubra*, il a classé les ouvrières en fonction de leurs préférences dans la colonie normale non perturbée. Les nourrices sont transférées dans des cellules isolées contenant seulement de la terre, tandis que les constructrices et les pourvoyeuses sont isolées dans des cellules contenant du couvain mais pas de terre. Aussitôt toutes les ouvrières ont réalisé leurs nouvelles tâches, puis replacées dans leur nid elles ont repris leur fonction originale. Weir (1958) a retrouvé cette grande plasticité des groupes éthologiques : toutes les ouvrières sont aptes à toutes les tâches, mais les « domestiques » sont plus souples et s'adaptent mieux à des changements.

Meudec (1977) chez *Tapinoma* trouve aussi une plasticité très importante : quand on rassemble expérimentalement des ouvrières considérées comme « inactives » pour une tâche de transport de couvain lors d'une perturbation, il se produit une régulation au sein du groupe, et certaines de ces ouvrières effectuent un grand nombre de transports. Inversement, quand on regroupe des ouvrières présentant toutes un fort niveau d'activité, certaines deviennent totalement inactives.

Le Roux A. M. et G. ont regroupé des *M. laevinodis* en fonction de leur activité et de leur agressivité, ils ont aussi observé une régulation tendant à faire apparaître dans chaque groupe les différents types d'individus (sous presse).

Combes (1935) chez *Formica fusca* a obtenu un résultat complètement opposé. Quand elle regroupe les ouvrières inactives, elles le restent même si on ajoute par la suite des actives. Quand elle regroupe des ouvrières actives, elles restent toutes actives. Combes conclut qu'il existe chez les Fourmis une « élite de travailleuses non interchangeable ».

On a donc un polyéthisme rigide comme dans le cas des castes très différenciées : chez *Pheidole* les soldats ne sont pas nourrices, les minor

ne sont pas pourvoyeuses même dans les nids composés uniquement de major ou de minor (Goetsch, 1959).

Comment interpréter des résultats aussi contradictoires? Il faut constater que l'on a une grande plasticité chez les Myrmicines (*Myrmica*) et Dolichoderines (*Tapinoma*) que l'on ne retrouve pas chez les Formicines (*Formica*). Il faut cependant rester prudent car les descriptions de Combes sont imprécises, et par ailleurs les expériences de Ehrhardt ne renseignent pas sur les possibilités de régulation à long terme.

2. La prolongation de l'activité de nourrice

Chez l'Abeille, Milojevic (1940) a montré qu'il est possible de forcer des ouvrières à rester nourrices. Ce travail a été repris avec précision par Haydak (1963) : dans des colonies expérimentales si l'on prélève les nymphes, il n'y a jamais d'éclosions. En l'absence de jeunes les ouvrières restent capables d'élever du couvain très longtemps et 70 % des Abeilles de 79-83 jours ont encore des glandes hypopharyngiennes actives. Cependant les ouvrières élevées par ces vieilles nourrices sont plus légères et vivent moins longtemps que des ouvrières élevées par des jeunes nourrices.

Ce phénomène existe chez les Bourdons où Roseler (1967) a montré que certaines ouvrières peuvent conserver toute leur vie la même fonction si les conditions le nécessitent, par exemple l'élevage du couvain en l'absence de jeunes ouvrières.

3. Accélération du polyéthisme d'âge

Il est relativement aisé dans la plupart des groupes d'Insectes sociaux.

Chez *Myrmecia* les pourvoyeuses (qui représentent 25 % de la population) sont remplacées rapidement après leur mort ou après un prélèvement mais les remplaçantes sont moins efficaces et le pourcentage de pourvoyeuses augmente (50 % de la population sur 13 ouvrières survivantes) (Freeland, 1958).

On a montré chez *Tapinoma* (Lenoir, 1979) que lorsque les pourvoyeuses disparaissent, elles sont immédiatement remplacées mais l'activité de ces nouvelles pourvoyeuses n'est pas adaptée immédiatement aux besoins de la colonie. Il existe normalement une corrélation entre le nombre de pourvoyeuses et l'activité trophallactique totale de la colonie, cette corrélation ne se retrouve pas dans une colonie qui vient d'être amputée de la plupart de ses pourvoyeuses.

Une certaine régulation est possible lors du déménagement du nid chez les Formicines. Chez *F. fusca* et *C. sericeus*, le déménagement est assuré

par des ouvrières spécialistes du transport qui sont des Fourmis du milieu extérieur, donc âgées. Si on prélève les spécialistes, le transport s'effectue mais il est plus long, les spécialistes sont remplacées par d'autres Fourmis du milieu extérieur. Si l'on effectue un deuxième prélèvement, il n'y a pas d'émigration. Les capacités de régulation sont donc limitées (Möglich et Hölldobler, 1974). Elles sont infiniment plus importantes chez *Tapinoma* : le déménagement s'effectue toujours quelle que soit la composition de la colonie testée (Meudec, 1977). De même, dans un groupe de *L. niger*, le transport de matériaux n'est pas interrompu lorsqu'on enlève les transporteurs les plus actifs; mais l'incitation au transport ne touche pas également tous les individus restant, dont certains peuvent demeurer toujours inactifs (Verron, 1977). On peut donc penser que les possibilités de régulation dépendent à la fois de l'espèce, et du type de comportement étudié.

Chez les Abeilles, l'accélération du polyéthisme d'âge est très facile : dans l'expérience de Rösch *op. cit.* les jeunes Abeilles sont sorties au 3^e jour quand les réserves de nourriture étaient épuisées, et se sont mises progressivement à collecter le nectar et le pollen. Rösch a obtenu des pourvoyeuses avec des glandes hypopharyngiennes bien développées. Pourtant Sakagami a montré que la division du travail était incomplète dans ces colonies (1953).

Chez les Bourdons, la question est plus controversée. Pour Brian A. D. (1954) si on emprisonne les pourvoyeuses il n'y a pas de modification, cet auteur conclut que l'éthogénèse est liée à des facteurs endogènes. Quand on sait que l'expérience a duré 24 h, il n'est pas du tout surprenant que les nourrices soient restées au nid, car c'est la faim qui les fait sortir. L'année suivante Free (1955) a obtenu une régulation en attendant quelques jours.

4. Régression comportementale

Elle est bien connue chez l'Abeille depuis les travaux de Nolan (1924) et surtout de Rösch *op. cit.* Quand la ruche manque de constructrices les butineuses redéveloppent leur glande à cire et construisent à nouveau. Ce résultat a été confirmé par Orosi-Pal (1956) qui a montré que le stimulus critique est la présence d'espaces vides dans la ruche.

Quand les jeunes Abeilles sont décimées par une maladie ou si on regroupe les butineuses dans une ruche expérimentale, les glandes hypo-

pharyngiennes des butineuses régénèrent (Rösch). Cela témoigne d'une plasticité extraordinaire. Il faut nuancer un peu ce résultat car seules certaines ouvrières peuvent présenter cette régénération (Maskovljevic-Filipovic, 1956), et la présence des larves est nécessaire (Free, 1961). Free a fait en 1965 une revue détaillée de cette question.

Chez les Bourdons on obtient le même résultat (Free, 1955 a).

D. CONCLUSIONS

Le regroupement d'ouvrières de *Lasius* en fonction de leur type d'activité a les conséquences suivantes :

1° on observe une régulation très rapide, les Fourmis ne conservent pas toutes leur « statut » social, mais tendent à reproduire les caractéristiques d'un groupe complet avec des pourvoyeuses, des nourrices et des receveuses. Si l'on regroupe des bonnes pourvoyeuses, certaines vont régresser et redevenir nourrices. Si l'on regroupe des bonnes nourrices certaines vont devenir pourvoyeuses. Cette régulation est pratiquement immédiate, elle est efficace au bout de 24 h, et peut-être avant. L'influence de l'environnement social (ouvrières, larves et reine) est donc très forte, elle peut déterminer une modification rapide du type d'activité. *Il est impossible de prévoir les individus qui seront les plus sensibles à la pression sociale* : les pourvoyeuses les moins actives ne sont pas forcément celles qui redeviendront nourrices, de même que les mauvaises nourrices ne deviendront pas forcément pourvoyeuses.

La pression sociale s'exerce à tous les niveaux de l'échelle animale. Les très belles expériences de Kummer (1967), Kummer et coll. (1970, 1974) et Nagel (1973) sur les Babouins *Papio* l'ont mis en évidence. Il existe deux espèces : *P. hamadryas* dont les mâles forment des harems et sont très possessifs, *P. anubis* au contraire forment des groupes multimâles avec promiscuité large et hiérarchie souple. Des expériences d'échanges de femelles ont montré que des femelles *hamadryas* placées dans un groupe d'*anubis* s'émancipent très vite, et que des femelles *anubis* placées dans un groupe d'*hamadryas* se plient très vite aux contraintes du mâle. Le comportement des femelles est *directement issu de la répression sociale venant des mâles*.

2° La plasticité des divers individus

La plasticité des nourrices est très grande. En 5 jours on observe une bonne régulation, *mais l'efficacité des jeunes ouvrières n'atteint pas celle*

des vieilles ouvrières spécialisées. Les nourrices devenues pourvoyeuses approvisionnent faiblement la colonie; l'apport alimentaire est insuffisant et le déficit est compensé par du cannibalisme larvaire. Cela permet un élevage des larves dans de bonnes conditions.

Les pourvoyeuses ont une plasticité beaucoup plus faible. La régulation sociale n'est pas suffisante pour assurer une bonne alimentation aux larves qui meurent en grand nombre. Il en est de même avec les pourvoyeuses âgées hibernantes, qui n'élevaient pratiquement pas de larves dont la mortalité atteint 60 à 80 % en 15 jours.

La plasticité comportementale diminue donc avec la spécialisation dans le milieu extérieur. Les ouvrières spécialisées dans l'approvisionnement sont capables de régresser vers des tâches de nourrices mais leur efficacité ne sera pas satisfaisante.

D'une manière générale, les plus gros individus de la société (soldats ou ouvrières major) sont de mauvaises nourrices, si on les oblige expérimentalement à élever du couvain, les résultats sont médiocres, et l'on n'obtient que de petites ouvrières (revue de Delage-Darchen, 1977, p. 528). On peut penser que les pourvoyeuses ne sont pas physiologiquement aptes à élever du couvain, même si elles peuvent régurgiter de la nourriture aux larves, les sécrétions salivaires sont absentes car ces glandes sont dégénérées chez les vieilles Fourmis.

La plasticité individuelle est donc beaucoup plus faible chez les Fourmis que chez les Abeilles (travaux de Rösch). Cela correspond à des possibilités de régulation plus développées chez les Abeilles qui sont capables de produire une reine de remplacement.

Chez les Fourmis, le seul exemple connu à ce jour est celui de *M. Rubra* où la mort (ou l'affaiblissement) de la reine entraîne les pourvoyeuses à assister les nourrices pour l'alimentation des grosses larves de sexués, mais pas celles d'ouvrières (Brian, 1974). On a donc une régulation qui aboutit à une modification du comportement de certaines ouvrières pour favoriser l'apparition de reines de remplacement.

II. Le retrait provisoire du milieu social

Deux colonies ont été mises en élevage le 9 juillet 1976. Jusqu'au 20 août on a prélevé pendant la journée toutes les pourvoyeuses qui ont été isolées individuellement (tableau 49).

TABLEAU 49 : NOMBRE DE FOURMIS PRELEVEES DANS LE MILIEU EXTERIEUR

Dates	Juillet						Août			Total	Survivantes le 20 août	Restent pourvoy.
	12	13	15	19	22	27	3	9	19			
Col. 22	4		9	8	3		6	2	3	35/65 (53,8%)	24 (68,6%)	14/22 (63,6 %)
Col. 44A	11	2	9	2	2		3			29/155 (18,7%)	12 (41,4%)	11/12 (91,7%)

privation
alimentaire
du 27 Juillet au 30 août

$\epsilon = 5,235$
 $P < .01$

$\epsilon = 2,183$
 $P = .07$

$\epsilon = 1,770$
 $P = .08$

On a prélevé au total 53,8 % des Fourmis de la colonie 22 et 18,7 % de la colonie 44 A. La différence entre les deux colonies est significative ($P < .01$). Ces individus retirés de leur colonie ont une mortalité assez importante, caractéristique des pourvoyeuses (des Fourmis nourrices retirées du nid ne présentent pas cette mortalité).

Le 20 août les Fourmis sont réintroduites dans leur nid d'origine, et les pourvoyeuses (anciennes ou nouvelles) sont alors observées jusqu'au 21 septembre (8 tests de 2 h répartis en 2 séries : 22-24-26-28-30 août, 9-10-21 septembre). On a noté l'ordre d'arrivée x des Fourmis sur la nourriture avec la transformation suivante : $X = 1/x$, ce qui permet de noter $X = 0$ quand la Fourmi ne sort pas (temps infini $1/\infty = 0$).

Parmi les 24 Fourmis de la colonie 22 réintroduites dans leur nid, 2 sont mortes avant le 1^{er} test, pour les autres :

— 6 ne sont pas ressorties;

— 14 sont ressorties au moins une fois (soit 63,6 %). Cela signifie qu'environ 1/3 des pourvoyeuses changent de comportement à la suite d'une modification de leur environnement social. Il n'est pas possible de dire si ces Fourmis redeviennent nourrices, mais en tout cas, de pourvoyeuses elles redeviennent sédentaires à la suite d'une séparation avec leur colonie. La nourriture est retirée entre les tests ce qui explique la montée du nombre de pourvoyeuses le 26 août (6 jours de jeûne) et la sortie de 7 nouvelles Fourmis. Par la suite il y a entre 5 et 10 pourvoyeuses.

La situation est tout-à-fait différente pour la colonie 44 A où la mortalité des pourvoyeuses isolées a été très forte, parmi les survivantes 11/12 (soit plus de 90 %) sont restées pourvoyeuses. La différence est presque significative ($P = .08$) malgré la faiblesse des effectifs. Par contre 19 Fourmis nouvelles sont sorties par la suite.

On a comparé dans les deux colonies l'ordre d'arrivée des Fourmis sur la nourriture (tableau 50).

TABLEAU 50 : REPARTITION DES ORDRES D'ARRIVEE SUR LA SOURCE DE NOURRITURE

(X multiplié par 100)

Ordres $X = \frac{1}{x}$	1-1,99	2-	4-	8-	16-	32-	64	Total	\bar{x}	s
Nombre de fourmis										
Col. 22 (pourv. anciennes)	1		1	5	2	4	1	14	23,43	18,08
" nouvelles	1	3	2	1	1			8	6	5,95
Col. 44A (pourv. anciennes)		1	1	3	3	3		11	22,8	15,5
" nouvelles	3	1	7	5	1	1		19	9,02	8,64

Dans les deux colonies la variance entre les deux groupes est significativement différente et le test U appliqué aux ordres d'arrivée donne dans les deux cas des résultats significatifs (colonie 22, $U = 16,5$, $P < .01$ — col. 44 A, $U = 28,5$, $P < .01$). Les nouvelles pourvoyeuses arrivent en moyenne à la fin des tests quand les autres sont déjà sorties du nid, et leur variabilité interindividuelle est beaucoup plus faible. La différence entre les deux colonies peut s'expliquer de la manière suivante si l'on compare leur structure (tableau 51).

TABLEAU 51 : COMPOSITION DES COLONIES 22 ET 44A

	9 juillet				20 août				21 septembre			
	♀	cocons	larves	biomasse mg	♀	coc.	larves	biomasse mg	♀	coc.	larves	biomasse mg
Col. 22	50	17	30	180	30+24*	23	60	230	40	-	80	142
Col. 44A	150	7	45	340	125+12*	10	33	350	130	-	110	295

* pourvoyeuses prélevées survivantes

— la colonie 44 A qui comportait au départ 150 ouvrières possédait un pool important d'ouvrières inactives, d'autant plus qu'il n'y avait au départ que 45 larves (1 pour 3 ouvrières). Les pourvoyeuses prélevées représentent uniquement les pourvoyeuses spécialisées (20 % de l'effectif de la colonie). On a trouvé un chiffre voisin pour la colonie 26 (page 222).

La mortalité de ces pourvoyeuses est très forte, leur comportement est très stable puisque 90 % d'entre elles restent pourvoyeuses à leur retour dans le nid, et elles sortent les premières par la suite;

— au contraire dans la colonie 22, l'effectif de départ était plus faible avec une pression larvaire importante (1 larve pour 1,5 ouvrière) et de nombreuses éclosions de jeunes ouvrières fortes solliciteuses (15 éclosions). Cela a entraîné la sortie de nombreuses ouvrières soit plus de 50 % de l'effectif de la colonie, donc de Fourmis peu spécialisées, de comportement fluctuant et de mortalité plus faible. Ce chiffre n'est pas du tout anormal si on le considère en fonction de la biomasse (voir page 217).

Le prélèvement des pourvoyeuses réalisé ici peut être comparé à une pression de prédateurs, les colonies s'adaptent très facilement de manière variée à cette situation en fonction de leur structure initiale (voir page 141).

Conclusions : le comportement des pourvoyeuses est très stable même après une période d'isolement par rapport à la colonie. Pour les autres individus, le comportement est beaucoup plus fluctuant.

Un isolement momentané n'entraîne pas de perturbations :

- la colonie présente immédiatement des mécanismes de régulation qui permettent de maintenir les activités sociales;
- l'individu isolé est capable de surmonter la privation sociale à l'issue de laquelle il reprend son activité.

Cela est à rapprocher des expériences de Kuszto-Lemoine (1978) qui a montré que les ouvrières âgées de *F. polyctena* ne subissent pas de manière visible les effets de l'isolement (très marqués chez les jeunes comme on l'a vu précédemment).

III. Groupes de jeunes ouvrières de même âge

Si on constitue expérimentalement des groupes d'individus nouveau-nés, ils s'organisent en quelques jours en fonction des diverses activités de la colonie. On a donc une accélération du polyéthisme d'âge pour certaines ouvrières comme lorsqu'on supprime les pourvoyeuses (paragraphe I). Ehrhardt (1931) avait observé l'apparition de pourvoyeuses dans des groupes de jeunes *Manica*, Goetsh (1959) signale que des jeunes ouvrières de *Messor* commencent à nettoyer le nid plus tôt (dès l'âge de 6 jours) en l'absence de vieilles ouvrières.

On a essayé de voir comment s'organise un groupe de Fourmis nées le même jour et placées avec une reine et du couvain, en l'absence d'ouvrières

TABLEAU 52 : CARACTERISTIQUES DES COLONIES 45 ET 20

A- Colonie 45

	45-1 (1e-4e jour)	45-2 (5e-10e jour)	45-3 (15e-20e j.)	45-4 (30e-40e j.)	Total
Facteur 1	TDF/TRF	♀ TDL/JDF	TDF/TRF	TRF/TDF	TRF/TDF
2	RMI-RPR	TDR/TDF	TDR	TDL	RMI/RPR
3	TDL	TRF/TDL	TDL	LTL	TDL
4				TDR	TDR
Total	90,7%	76,3%	94%	97,3%	94,9%
Structure					
Pourvoyeuses	4 17,4%	12 54,9%	7 43,75%	4 25%	10 47,9%
Nourrices	6 26%	10 45,9%	9 56,25%	5 31,25%	13 56,5%
Receveuses	<u>13</u> 56,5%	—	—	<u>2</u> 43,75%	—
Total	23	22	16	16	23

B- Colonie 20

	20-1	20-2	20-3	Total
Facteur 1	TDF/TRF	TDF/TRF	TDF/TRF	TDF/TRF-TDL
2	TDL	TOE-TLT	TDL	TDL
3		TDL		
Total	84,9%	79,9%	89,8%	93,8%
Structure				
Pourvoyeuses	5 25%	6 30%	7 35%	9 45%
Nourrices	3 15%	5 25%	5 25%	6 30%
Receveuses	<u>12</u> 60%	<u>9</u> 45%	<u>7</u> 35%	<u>5</u> 25%
Total	20	20	20	20

âgées. Les cocons éventuels sont prélevés pour empêcher l'éclosion de nouvelles ouvrières.

Deux colonies ont été étudiées :

colonie 45 : 23 ouvrières sont mises en élevage et suivies pendant 40 jours (13 tests au total). A la fin de l'expérience il reste 16 ouvrières;

colonie 20 : 20 ouvrières pendant 3 semaines (9 tests).

RÉSULTATS (tableaux 52 et 53, fig. 61 à 67)

Du 1^{er} au 4^e jour il est remarquable d'observer des pourvoyeuses parmi de jeunes Fourmis qui ne sortent habituellement jamais du nid. Le compor-

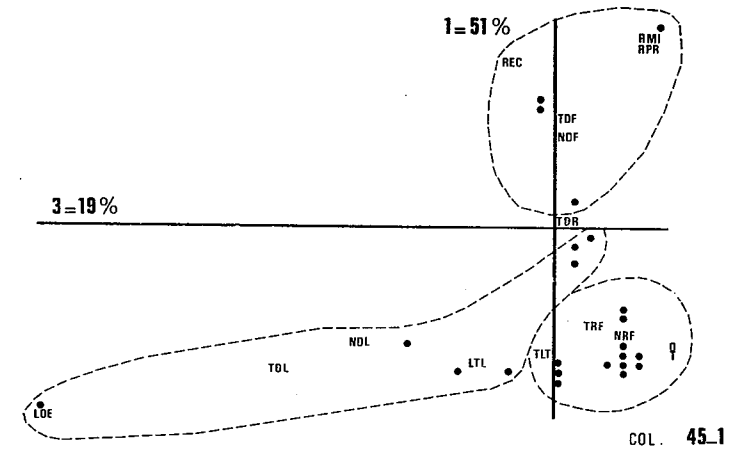


Fig. 61. — Projection des paramètres et individus de la colonie 45-1 sur les axes 1 et 3.

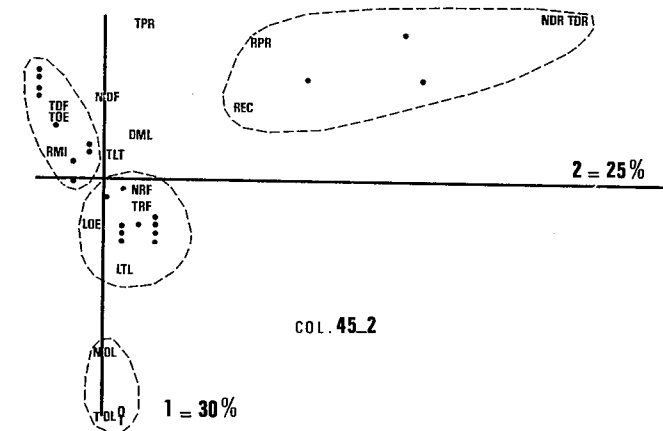


Fig. 62. — Projection des paramètres et individus de la colonie 45-2 sur les axes 1 et 2.

tement des Fourmis se différencie selon le 1^{er} facteur typique des colonies normales TDF/TRF. Le nombre de pourvoyeuses est cependant faible (17 et 25%), il en est de même pour les nourrices (26 et 15%). La moitié des Fourmis sont simplement receveuses, ce qui traduit ici leur manque de maturation. RMI-RPR apparaît en facteur 2 pour 45 et caractérise une seule Fourmi qui stationne en permanence dans un milieu extérieur et meurt ensuite.

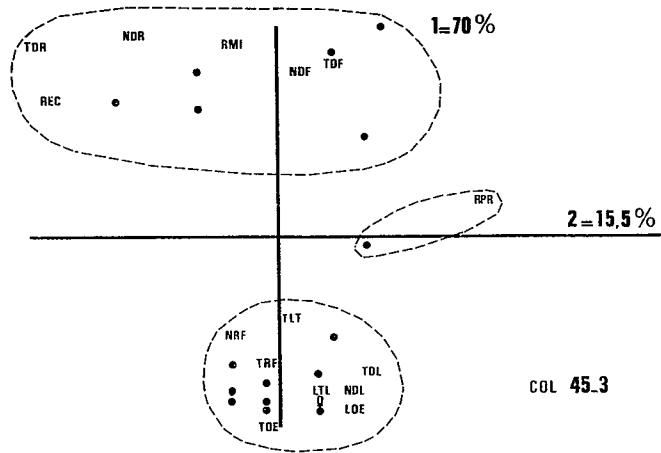


Fig. 63. — Projection des paramètres et individus de la colonie 45-3 sur les axes 1 et 2.

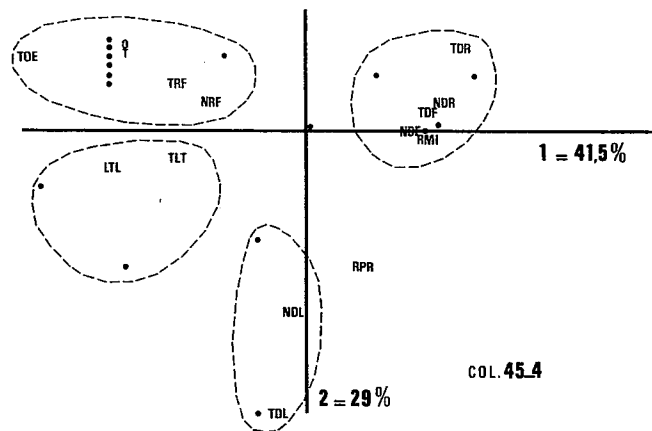


Fig. 64. — Projection des paramètres et individus de la colonie 45-4 sur les axes 1 et 2.

La comparaison avec les Fourmis témoins de 1 à 4 jours (tableau 53), montre que la différence est significative ($\chi^2 = 6,940$, $P < .05$). Elle provient de la diminution du nombre de receveuses au profit des pourvoyeuses, par contre il n'y a pas de modification quant au nombre de nourrices (20%). La comparaison avec les colonies complètes de 1 an montre que l'augmentation du nombre de pourvoyeuses permet d'arriver à une répartition presque équivalente (χ^2 non significatif, tableau 53).

COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET DIVISION DU TRAVAIL CHEZ *Lasius* 277

TABLEAU 53 : COMPARAISON DE LA REPARTITION D'OUVRIERES D'AGES DIVERS

SEULES OU EN PRESENCE D'OUVRIERES D'AGE DIFFERENT (avec autres)

	P	i	R	N	Total	
1 à 4 j - seules	9,20,9%		25,58,1%	9,20,9%	43	$\chi^2 = 6,940$ $P < .05$
- avec autres	3,4,8%		47,79,8%	12,19,4%	62	
5 à 10 j - seules	18,42,8%		9,21,4%	15,35,7%	42	$\chi^2 = 4,160$ non signif.
- avec autres	19,25,3%	2	26,34,7%	28,37,3%	75	
15 à 20 j - seules	14,38,9%	1	7,19,4%	14,38,9%	36	$\chi^2 = 3,670$ non signif.
- avec autres	8,29%		13,40,6%	11,34,4%	32	
30 à 40 j - seules	4,29%		7,43,8%	5,31,2%	16	χ^2 impossible
- avec autres	4,30,8%		5,38,4%	4,30,8%	13	
Colonies 1 an	60,33,1%	6,3,3%	78,43,1%	37,20,4%	181	

χ^2 colonies 1 an avec 1-4 j seules 3,290 non signif.
5-10 j " 8,218 $P < .02$
15-20 j " 8,891 $P < .02$
30-40 j " 1,060 non signif.

Les inactives sont éliminées dans tous les calculs.

On a donc une régulation assez extraordinaire et rapide :

— du 5^e au 10^e jour : les deux colonies n'ont pas le même comportement. Pour 45 c'est une période de faim intense de la colonie avec de nombreux recrutements, le nombre de pourvoyeuses passe à 55%. Toutes les autres sont nourrices et soignent activement le couvain. La reine régurgite beaucoup aux larves ce qui la fait apparaître en facteur 1. A partir du 5^e jour toutes les Fourmis non pourvoyeuses soignent et nourrissent le couvain. Cette augmentation du nombre de pourvoyeuses traduit en fait le mauvais approvisionnement réalisé par les pourvoyeuses jeunes, c'est un phénomène de régulation qui est la conséquence du déséquilibre alimentaire des premiers jours. Ce phénomène n'apparaît pas dans la colonie 20 où il y a un peu plus de pourvoyeuses et de nourrices que durant les premiers jours. Par rapport aux colonies témoins, les différences sont

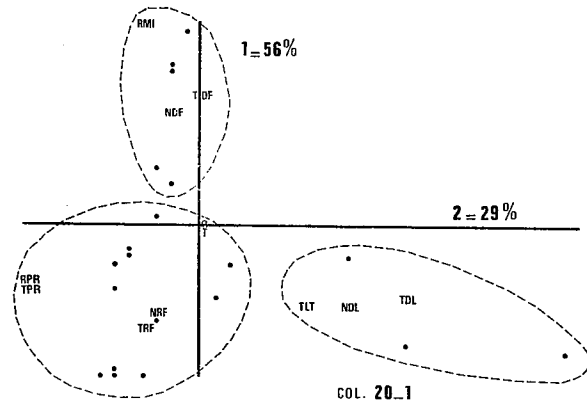


Fig. 65. — Projection des paramètres et individus de la colonie 20-1 sur les axes 1 et 2.

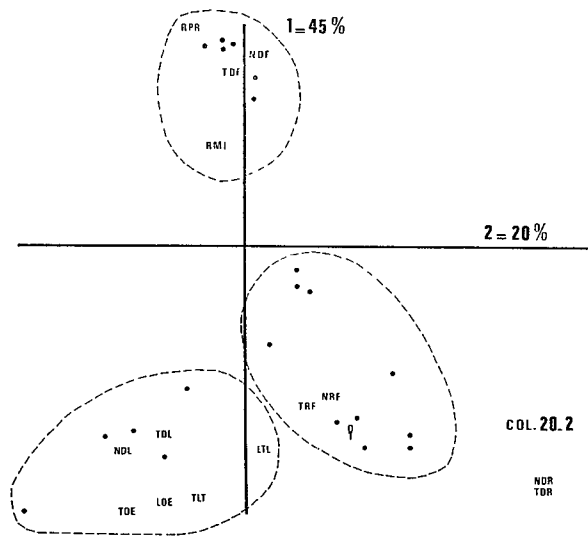


Fig. 66. — Projection des paramètres et individus de la colonie 20-2 sur les axes 1 et 2.

significatives ($P < .02$) : on peut dire qu'à partir du 5^e jour un groupe de jeunes Fourmis a du mal à assurer un approvisionnement suffisant de la colonie et les individus réagissent plutôt en fonction de leur âge (χ^2 non significatif par rapport aux témoins de 5-10 jours);

— plus tard (15^e au 20^e jour) la colonie 45 semble avoir trouvé un certain équilibre, on revient à TRF/TDF en facteur 1. TDR est en facteur 2 :

la reine est bien nourrie par certaines pourvoyeuses. TDL est en facteur 3. On a toujours pratiquement 50 % de pourvoyeuses et 50 % de nourrices. Dans la colonie 20 la spécialisation s'accroît encore un peu : 25 % de nourrices et 35 % de pourvoyeuses. La différence avec les colonies témoins est malgré tout significative ($P < .02$) alors quelle ne l'est pas par rapport aux témoins de même âge;

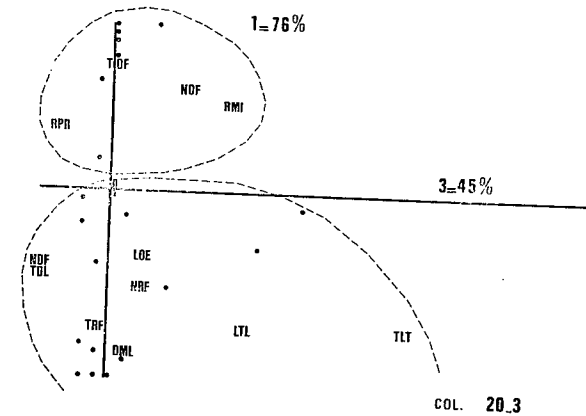


Fig. 67. — Projection des paramètres et individus de la colonie 20-3 sur les axes 1 et 3.

— enfin du 30^e au 40^e jour on retrouve une colonie à peu près semblable aux colonies témoins; 25 % de pourvoyeuses, 45 % de receveuses et 30 % de nourrices (χ^2 non significatif). Il est remarquable de constater que les Fourmis de 30 à 40 jours en colonie normale se répartissent à peu près selon ces pourcentages;

— au total on peut considérer la performance moyenne de chaque individu pendant la totalité de l'expérience (ou jusqu'à sa mort) et définir une activité principale. Dans la colonie 45 il y a 56 % de nourrices plus ou moins actives, certaines étant plutôt soigneuses, et 44 % de pourvoyeuses : cela correspond à peu près à ce que l'on avait trouvé pour la période 15-20^e jour. Dans la colonie 20 il y a moins de nourrices : 35 % seulement, la différence avec la colonie précédente provient de 20 % de Fourmis qui restent globalement receveuses. On retrouve les différences importantes déjà signalées entre les colonies.

Au niveau de l'évolution individuelle on a noté 4 Fourmis de la colonie 45 plutôt nourrices qui ont présenté une phase d'activité de pourvoyeuse

vers le 5-10^e jour quand la colonie était affamée. Les Fourmis présentent donc une modification provisoire et réversible de leur comportement, qui permet un meilleur approvisionnement. On avait déjà signalé ce fait chez *Tapinoma* où après la disparition de pourvoyeuses âgées, de jeunes receveuses font quelques sorties avant de redevenir sédentaires (Lenoir, 1979).

Avant de tirer les conclusions de cette expérience, il faut examiner les travaux de Heyde.

LES EXPÉRIENCES DE HEYDE (1924)

Avec des groupes de jeunes ouvrières nouveau-nées, elle a observé que les activités de soins au couvain, construction, défense du nid, etc., apparaissent normalement dans ces groupes de Fourmis mais leur ontogénèse est plus longue. Dans le cas de la trophallaxie, les jeunes ouvrières deviendraient donneuses à l'âge de 2 jours en présence d'âgées, et seulement à 4 jours lorsqu'elles sont seules. Les jeunes apprendraient des vieilles par *imitation*. Ce phénomène serait plus sensible chez les *Formica* et *Camponotus* où les ouvrières seraient plus influençables que chez *Lasius* et *Myrmica*. En élevage hétérospécifique cette influence ne se manifesterait pas (jeunes *Formica* avec vieilles *Camponotus*).

Ces expériences sont absolument contradictoires avec tout ce que l'on a écrit plus haut et même toute la bibliographie citée sur l'accélération du polyéthisme d'âge. Les travaux de Heyde laissent rêveurs, quand on sait par exemple qu'elle a écrit que les *Formica* limitent leurs échanges trophallactiques à de courtes durées, ce qui est manifestement faux (Wallis, 1961, p. 19). Toutes nos observations ont montré qu'il n'y avait pas de règle générale pour l'apparition du comportement de donneuses. Il apparaît à des âges très variables selon les individus qui ne sont pas tous sensibles de la même manière à la pression sociale exercée par des ouvrières âgées. En leur absence on a une régulation extraordinairement rapide comme on l'a décrit plus haut. Il est exact que l'approvisionnement de la colonie n'est pas aussi bon qu'avec des vieilles ouvrières, on peut aussi avoir en particulier des cas de cannibalisme (groupe de nourrices de la colonie 26). Heyde a-t-elle voulu démontrer l'existence de l'imitation chez les Fourmis? Sa thèse paraît infirmée dans le cas de l'*éthogénèse de la trophallaxie qui est ralentie en présence d'individus âgés*. On peut donc conclure que les vieilles ouvrières ont une importance fondamentale dans l'évolution du polyéthisme d'âge.

L'imitation existe cependant chez les Insectes sociaux, et en particulier chez les Abeilles. Lindauer (1952, 1961) a montré que les jeunes Abeilles ont tendance à imiter n'importe quel type de danse puis se spécialisent dans un type et négligent les autres.

En dehors des travaux de Heyde, on a très peu de données sur ce problème. Weir (1958) a étudié des petits groupes de *Myrmica* et il a montré que les jeunes s'occupent plus activement du couvain en présence des vieilles.

Otto a analysé l'influence des vieilles ouvrières sur l'activité ovarienne des jeunes *F. polyctena* : il faut des vieilles ouvrières pour que la maturation ovarienne des jeunes se fasse normalement. En leur absence les ovocytes se résorbent et les Fourmis deviennent pourvoyeuses. Il n'y a certainement pas de liaison directe de cause à effet simple entre ovocytes et comportement. On a montré par exemple chez l'Abeille que des injections d'hormone juvénile accélèrent la maturation physiologique et comportementale. Au contraire l'allatectomie retarde l'évolution des glandes nourricières (Lindauer, 1977).

Conclusion du chapitre VI

On a montré que les capacités de régulation sociale dans un groupe de Fourmis sont très développées. Elle est possible grâce à une grande plasticité individuelle : le comportement des ouvrières peut changer sous l'influence du contexte social, certains types de comportement sont donc inhibés sous la pression des congénères et pourront se manifester dans une autre situation. Cette plasticité est cependant limitée : elle est la plus forte chez les nourrices (en majorité jeunes ouvrières) et la plus faible chez les pourvoyeuses spécialisées qui sont incapables d'élever du couvain. La plasticité diminue donc avec l'âge. Chez *Polistes*, la capacité à fonder un nouveau nid disparaît progressivement (Pratte et Gervet, 1978). Cela correspond, pour ces auteurs, à une dépendance accrue à l'égard du milieu social.

Contrairement aux idées admises depuis Heyde, il n'y a sans doute pas de phénomène d'apprentissage par imitation avec les vieilles ouvrières. Les vieilles ouvrières ont au contraire une influence inhibitrice sur l'ontogénèse du comportement alimentaire, les jeunes sont d'abord receveuses. En l'absence de vieilles ouvrières un certain nombre d'individus deviennent d'emblée pourvoyeuses, moins efficaces que des pourvoyeuses âgées, mais assurant tout de même l'approvisionnement de la colonie.

Chaque individu s'intègre dans la structure sociale d'une manière qui lui est particulière, et qui est fonction de toute une série de facteurs (expérience précoce, pression sociale, etc.). *Si on modifie la composition du groupe celui-ci n'aura plus tout-à-fait la même structure sociale. Il n'y a pas d'individus robots interchangeables.*

DISCUSSION GÉNÉRALE

On a longtemps considéré les Insectes sociaux comme des automates (Buffon, Fabre) ou des animaux purement instinctifs (voir Wilson, 1971, p. 226). Rabaud était plus nuancé mais a réfuté les notions de division du travail et de communication entre Fourmis (1937, p. 208 et 227). A la même époque d'autres auteurs admettaient une certaine activité intelligente de la part des Fourmis (par exemple Hingston, 1931).

Les biologistes modernes s'intéressent aussi aux Insectes sociaux. C'est ainsi que Ruffié (1977) oppose la société biologique à la société culturelle humaine. Il décrit la première de la manière suivante :

« L'animal social ne fait pas ce qu'il veut, mais obéit à certaines « règles », suit certains comportements, parfois très complexes. Dans les sociétés les plus anciennes ces comportements sont innés (...). Les comportements sont inscrits dans le patrimoine héréditaire au même titre qu'un organe ou une fonction (...). Mis dans la même situation tous les individus réagiront de la même manière (...). L'individu soumis à des comportements innés (autrefois appelés instinctifs) n'a pas de conscience individuelle (...). Il n'existe pas de morale du Terme (...). C'est un individu sans individualité. Son histoire est identique à celle de tous les autres membres de sa caste (...). Aucun coup d'état ne menace la reine des Abeilles, dont le statut n'a pas changé depuis un temps immémorial ».

On ne suivra pas Ruffié dans son raisonnement, sauf évidemment pour réfuter les notions de « morale » ou de « coup d'état » qui seraient de l'anthropomorphisme simpliste dans le style de Pline ou de Hingston. On a montré tout au long de ce travail, en s'appuyant sur des données obtenues au laboratoire, que tous les individus sont différents et qu'ils ont une histoire. Les comportements sociaux « innés » sont toujours sensibles à l'influence du milieu ou de l'expérience. Dans le cas du comportement de soins au couvain on est en présence de l'un des aspects les plus fondamentaux du comportement social, les modalités de ce comportement ont peu évolué et sont voisines chez les différentes espèces. On a cependant

montré qu'il y avait une possibilité d'influence du milieu social et en particulier la présence des larves qui peut moduler l'éthogénèse des soins au couvain.

Dans le cas de l'approvisionnement de la colonie on a des comportements beaucoup plus complexes et variés qui laissent une place importante à l'apprentissage et à l'expérience. Jacob (1977) a écrit que « les objets les plus simples sont soumis aux contraintes plus qu'à l'histoire. Mais il y a toujours un élément d'histoire même en physique ».

La théorie de la stigmergie de Grassé (1959, 1967) a été élaborée à la suite de travaux sur la construction du nid chez les Termites *Cubitermes* et *Macrotermes*. Quand les ouvriers sont placés dans une boîte de Petri avec des matériaux de construction on observe une régulation automatique qui ne nécessite pas une forme de communication particulière. Chaque individu produit par son activité une situation nouvelle qui agit comme stimulus à la fois sur l'individu et le groupe. On peut reconnaître deux phases. Au début l'activité est incoordonnée, les particules de terre sont déposées au hasard. Au fur et à mesure que de petites piles apparaissent elles constituent un stimulus et la construction de piliers débute sur ces piles.

Chauvin a tenté la simulation à l'ordinateur de la construction du dôme des Fourmis rousses selon des principes voisins, en supposant que la stimulation des ouvrières est différente selon l'endroit du nid (Gallais-Hamonno et Chauvin, 1972). Une telle simulation pêche par le fait de considérer (comme le fait Ruffié) tous les individus comme équivalents. La Société d'Insectes fonctionne comme le cerveau humain où l'on peut détruire un grand nombre de neurones sans préjudice apparent. En réalité la personne mutilée n'est plus tout à fait la même et on pourra observer à long terme des modifications de personnalité ! Dans une société d'Insectes aucun individu n'est interchangeable ni négligeable. Les mécanismes de régulation permettent de maintenir une certaine stabilité de la structure sociale, mais les caractéristiques du groupe ne seront plus tout à fait les mêmes si on change les individus ou si l'on modifie le contexte social.

Les théories de Lindauer (1961, 1977) se rapprochent en partie de celles de Grassé : la division du travail peut se faire avec une communication très simple. Chaque individu inspecte la ruche durant ses rondes nombreuses et il est informé sur les tâches à accomplir, qu'il remplit si son état physiologique le lui permet. Le nombre d'individus engagés dans une tâche est déterminé de manière précise selon les besoins. Il existe une réserve importante d'ouvrières qui peuvent être utilisées en cas de nécessité. Pour Lindauer

le « chômage » existe chez les Abeilles, mais ce n'est pas une charge pour la société (1977).

Ces idées nous conduisent à considérer l'individu en interaction permanente avec son environnement. On discutera les résultats obtenus lors de ce travail selon la théorie des systèmes inspirée de la physiologie des individus homéothermes dont l'étude a été inaugurée par Claude Bernard. L'individu n'est pas considéré en tant que tel, mais il représente avec son environnement un système homéostatique autorégulé. Il en est de même pour la colonie, puis la population (Gautier et coll., 1978). Cela nous permettra d'évoquer l'économie générale de la société et, à l'occasion, de comparer avec d'autres Insectes sociaux.

1. LE SYSTÈME INDIVIDU-ENVIRONNEMENT

On envisagera les différents sous-systèmes possibles en fonction de l'environnement social (reine-ouvrières, ouvrières-couvain, ouvrières-ouvrières) et de l'environnement physique.

Interactions reine-ouvrières.

La reine a un effet très important sur la structuration du groupe, le comportement et même la physiologie des ouvrières. On a montré qu'à l'intérieur des groupes de petite taille on observe une bonne division du travail en présence de la reine (page 221). En l'absence de la reine la mortalité est plus importante et il faut un effectif plus important pour arriver à une activité sociale normale. C'est ce qui a donné naissance à la notion d'*effet de groupe* (Grassé, 1946). Le mécanisme de l'effet royal n'a pas été abordé ici. On sait qu'il s'agit essentiellement de phénomènes hormonaux comme chez l'Abeille. Passera (1969) a évoqué des phénomènes psychosomatiques chez les Fourmis mais cet auteur vient de montrer très récemment qu'il s'agit probablement d'une hormone cuticulaire (1978).

L'influence des ouvrières sur la reine est aussi fondamentale puisque ce sont les ouvrières qui assurent l'alimentation de la reine. Celle-ci est principalement une machine à pondre, elle ne se nourrit jamais directement (sauf dans des situations anormales, voir page 211). Lors du démarrage de la fondation elle nourrit elle-même ses larves, mais ce comportement disparaît dès l'apparition des premières ouvrières (page 119). Elle peut régurgiter de la nourriture aux ouvrières mais cela est tout à fait exceptionnel.

Interactions ouvrières-couvain

Les larves sont incapables de subvenir à leurs besoins et sont donc nourries par les ouvrières, régulièrement chez les Fourmis, ou en une seule fois chez les Abeilles. L'action des ouvrières peut se manifester par le choix de certaines larves : les grosses larves sont préférées (page 202). En cas de disette on observera des phénomènes de cannibalisme (page 255). Ce sont donc les ouvrières qui sont directement responsables de la croissance du couvain, sous l'influence de la reine d'ailleurs car tous les sous-systèmes sont imbriqués.

Le couvain exerce une action plus faible sur les ouvrières, dont la mise en évidence n'a pas toujours été facile. On a cependant montré qu'il existe un mécanisme d'*apprentissage des soins au couvain*. Les ouvrières qui sont aptes physiologiquement à élever du couvain, adoptent progressivement les larves qu'on leur propose, en l'absence de toute expérience précoce de soins au couvain (page 238). Le couvain exerce par ailleurs une action stimulante sur les ouvrières, ce qui permet de régler le niveau d'approvisionnement de la colonie (page 123). Les échanges alimentaires dans le sens larves-ouvrières sont en général faibles (page 107).

Interactions ouvrières-ouvrières

Elles sont liées à la perception permanente des autres individus (Lindauer 1962). Ce phénomène correspond à ce que les sociologues appellent l'*influence sociale* et qui a été étudiée par Meudec chez *Tapinoma* (1979). Dans ce travail on a considéré les influences qui se manifestent entre les différentes catégories d'âges. Si on considère grossièrement que les Fourmis sont âgées ou jeunes on observe des interactions dans les deux sens.

Les jeunes ouvrières sont essentiellement receveuses ou nourrices, et ont des besoins alimentaires importants, elles stimulent l'activité des vieilles qui sortent pour assurer l'approvisionnement (page 265). Cette action est sous l'influence directe des larves qui sont nourries par les jeunes ouvrières.

Les ouvrières âgées exercent une influence inhibitrice sur le développement du comportement des jeunes qui restent receveuses ou nourrices plus longtemps (page 281). Cela fait partie des phénomènes de régulation très importants dans les sociétés d'Insectes : quand les individus âgés disparaissent ils sont remplacés rapidement par d'autres plus jeunes. On a donc un sous-système en équilibre.

L'interaction des catégories d'ouvrières entraîne un échange d'informations permanent et une certaine forme de reconnaissance. Peut-on parler de reconnaissance individuelle?

La reconnaissance individuelle

C'est un problème qui n'a pas été abordé dans ce travail, en effet on n'a jamais trouvé le moindre argument qui permette de supposer une reconnaissance individuelle entre Fourmis, même dans les petites fondations (et pourtant on a essayé souvent de voir s'il y avait des interactions préférentielles). L'existence de hiérarchies sociales chez les *Polistes*, *Vespa* suggère une reconnaissance individuelle, mais elle est probablement basée sur la réponse à des caractéristiques physiologiques plutôt qu'à une mémoire des autres en tant qu'individu (Barrow et coll., 1975). La reconnaissance interindividuelle existerait chez *Lasioglossum zephyrum* (Bell, 1974) qui forme de petites sociétés de quelques individus. Dans les grandes colonies de Fourmis, Bourdons, Abeilles, un tel mécanisme est inutile, la reconnaissance de *sous-groupes homogènes est suffisante* ⁽⁵⁾ Ainsi avon-nous une reconnaissance des principaux stades du couvain (page 173). Chez les Invertébrés subsociaux comme les blattes *Blaberus*, les relations hiérarchiques entre mâles se font aussi en l'absence de reconnaissance individuelle (Gautier, 1974).

Interactions individu-milieu physique

Les interactions reine-milieu sont faibles, si ce n'est par l'intermédiaire de la température qui va régler l'activité de ponte. Les interactions milieu-ouvrières sont marquées, on en citera trois exemples :

— les pourvoyeuses explorent en permanence le milieu extérieur à la recherche des sources de nourriture. Il y a donc exploitation du milieu avec des transferts de substances vers le nid;

— les constructions réalisées par les ouvrières ont pour but de créer un microclimat constant à l'intérieur du nid. On aboutit à une architecture très régulière chez les espèces qui ont un nid aérien (*Apides*, *Vespides*). Chez les Fourmis terrioles, le nid est moins régulier, le microclimat moins constant et les nourrices sont sans cesse occupées à déplacer le couvain à l'intérieur du nid, c'est un comportement de transport à courte distance (page 148). Ce transport est lié à la recherche des conditions de température et d'hygrométrie optimales pour le couvain. Il entraîne des migrations

⁽⁵⁾ Comme l'a montré Verron chez les Termites (1963).

verticales dans le nid durant la journée. Chez certaines espèces à nid superficiel peu protégé, la colonie est amenée à déménager fréquemment (*Tapinoma* : Meudec 1979);

— on a montré que l'espace disponible pour la colonie est important. En effet les ouvrières sont plus facilement pourvoyeuses dans un espace restreint : l'exploitation du milieu est assurée par un grand nombre d'ouvrières, mais avec la distance le nombre d'ouvrières diminue. Dans les grandes colonies on estime qu'il n'y a guère plus de 20 % de pourvoyeuses hors du nid (page 220). C'est peut-être une adaptation à la vie dangereuse hors du nid.

Évolution du système individu-environnement

Le système individu-environnement n'est pas figé définitivement, il évolue dans le temps, en fonction de l'ontogenèse des individus.

L'ouvrière jeune est très dépendante de son environnement car elle est essentiellement receveuse et ne se nourrit pas toute seule, elle reste confinée dans le nid.

La pourvoyeuse est au contraire très « altruiste » au sens de Wilson et des sociobiologistes (voir Wilson, 1971, p. 321 et Hamilton, 1964, 1972) car elle effectue des tâches dangereuses au profit du groupe. Elle a donc une action très forte sur l'environnement.

Cette évolution est en relation avec la plasticité comportementale des individus dont on a vu qu'elle diminuait avec la spécialisation et donc avec l'âge (page 270) : la jeune ouvrière intègre facilement les informations provenant de l'environnement, et à l'inverse la vieille ouvrière se limite surtout aux informations concernant l'approvisionnement (et la défense) de la colonie. Elle est moins sensible aux autres types de stimulations.

L'ontogenèse peut-être perturbée si l'environnement social est supprimé. On a en effet montré que l'isolement social à la mue imaginaire entraînait des difficultés de l'intégration sociale (page 243) alors que ce même isolement n'avait pas de conséquence chez l'ouvrière plus âgée (page 273).

2. SYSTÈME COLONIE-ENVIRONNEMENT

L'ensemble des interactions individus-environnement permet de passer à un stade supérieur de complexité et on atteint le niveau colonie-environnement. Si notre travail a porté essentiellement sur l'*individu* on a néanmoins certaines informations sur le niveau *colonie*.

On peut décomposer l'évolution de la colonie en trois stades :

- la fondation sans ouvrière est un système à peu près fermé sans relation avec le milieu (mis à part les échanges calorifiques);
- la jeune colonie en développement exploite de façon intensive le milieu qui va lui permettre de produire des ouvrières en plus grand nombre;
- enfin la colonie adulte arrivée à maturité produit des sexués. Elle consomme une grande quantité d'énergie et exerce donc une ponction considérable sur le milieu. Les sexués vont à leur tour agir sur le milieu en fondant de nouvelles colonies.

Il existe aussi un cycle saisonnier :

- en hiver la colonie est enterrée et vit à peu près en système clos. Avec les premiers rayons de soleil la reprise d'activité se prépare;
- à la sortie d'hibernation la colonie est constituée d'ouvrières âgées pour la plupart spécialisées, ce qui permet un démarrage de l'activité très rapide pour l'élevage des premières larves (page 196);
- l'éclosion des premières ouvrières de printemps et la mort des ouvrières hibernantes s'effectuent simultanément ce qui permet la continuité de la colonie.

Cette évolution est à peu près du même type que chez l'abeille où l'on observe cependant une stabilité de la colonie encore plus forte avec les sexués de remplacement. Chez les Guêpes on a au contraire une société annuelle.

La structure sociale est très sensible à la pression du milieu. C'est ainsi que les populations urbaines de *Lasius niger* ont une plus grande plasticité écologique et éthologique. Les colonies sont polygynes et polycaliques, disséminées en fourmilières relativement petites et rapprochées (Pisarski et Czechowski, 1978). On n'a jamais observé de telles colonies.

Il nous a semblé possible de résumer tous ces résultats sur un schéma qui n'a, à nos yeux, qu'une valeur heuristique et se révélera très rapidement incomplet (fig. 68). Il faut rappeler qu'il a été construit essentiellement pour le comportement alimentaire. Il nous faut maintenant déboucher sur un travail de groupe qui permette d'aborder simultanément la construction, la défense du nid, le déménagement de la colonie, etc., et d'obtenir ainsi une vision plus complète de la division du travail.

REMERCIEMENTS

Je remercie J. C. Mardon qui a adapté les programmes de Benzécri (1973) à mes données et effectué tous les traitements à l'ordinateur.

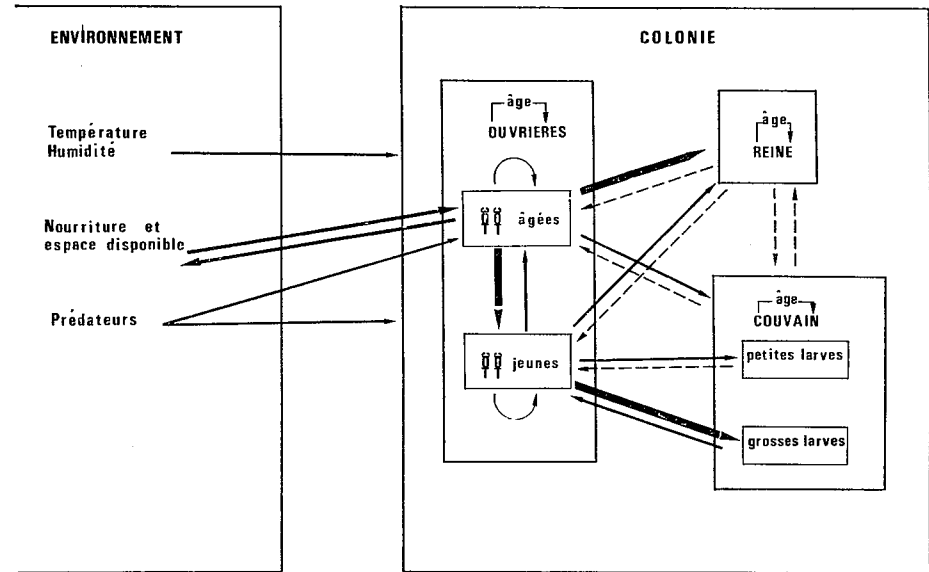


Fig. 68. — Schéma récapitulatif des interactions Individus-Colonie-Environnement dans une fondation de Fourmis.

RÉSUMÉ

On a étudié le comportement alimentaire et la division du travail dans de jeunes colonies élevées au laboratoire à partir de femelles essaimantes de *Lasius niger*. On a tout d'abord analysé les séquences comportementales des échanges de nourriture (trophallaxies) et des rituels qui les accompagnent. Grâce au marquage individuel des ouvrières à l'aide de pastilles numérotées collées sur l'abdomen, on a abordé la variabilité individuelle et la division du travail (polyéthisme). Les données, accumulées en grand nombre sur 50 colonies ont été traitées par l'analyse des correspondances. Le premier facteur, mis en évidence par cette technique, représente presque toujours l'activité trophallactique entre adultes. On reconnaît ainsi des Fourmis donneuses qui vont chercher la nourriture (pourvoyeuses) et et des Fourmis receveuses sédentaires (Fourmis du « service intérieur » du nid). Le deuxième facteur permet de séparer, parmi les receveuses, celles qui sont simplement receveuses, de celles qui sont donneuses aux larves (nourrices). On décrit ainsi une structure sociale stable où chaque individu a une place déterminée.

Les facteurs qui peuvent influencer le polyéthisme ont été envisagés sous les aspects suivants :

1° Age

Il existe un polyéthisme d'âge bien connu chez les Fourmis, que l'on a retrouvé ici. Cependant, dans les fondations, l'âge n'est pas un facteur déterminant : 50 % des Fourmis ne présentent pas un comportement correspondant à leur classe d'âge.

2° Taille

Les Fourmis de fondations sont de petite taille et ont un comportement fluctuant peu spécialisé. Les ouvrières de grande taille changent plus vite de comportement, et deviennent pourvoyeuses préférentiellement.

3° Expérience précoce de soins au couvain

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

— les Fourmis qui n'ont jamais été en contact avec des larves vont adopter progressivement celles qu'on leur propose, les nourrir et les soigner normalement au bout de quelques jours;

— l'apparition du comportement de pourvoyeuse est plus fortement inhibée. En l'absence de stimulation larvaire, seules quelques ouvrières deviennent pourvoyeuses.

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

4° Plasticité individuelle et influence sociale

On a montré que lorsque la taille de la colonie s'accroît, le nombre d'ouvrières inactives (ou de receveuses) croît. Ces ouvrières représentent surtout un pool de pourvoyeuses disponibles en fonction des besoins, en particulier quand la quantité de larves augmente. Inversement, la formation de petits groupes entraîne une reprise d'activité pour la plupart des individus inactifs.

Si l'on réunit les ouvrières en fonction de leurs tâches dans la colonie on obtient une régulation à la fois par les inactives et un certain nombre d'individus qui modifient complètement leur comportement. On s'aperçoit

que l'accélération du polyéthisme est relativement facile alors que la régression comportementale est beaucoup plus difficile. Les nourrices s'organisent rapidement alors que les pourvoyeuses sont au contraire de mauvaises éleveuses de couvain. La plasticité comportementale diminue donc avec la spécialisation hors du nid contrairement aux abeilles où les butineuses peuvent redevenir cirières ou nourrices.

La pression sociale se manifeste aussi sous la forme des interactions entre classes d'âge; les ouvrières âgées ralentissent la genèse du comportement de pourvoyeuse. En l'absence de vieilles ouvrières, un certain nombre de jeunes deviennent immédiatement pourvoyeuses. A l'inverse, en l'absence de jeunes, les vieilles pourvoyeuses deviennent inactives.

La privation sociale complète à l'éclosion aboutit à une perturbation de l'intégration sociale que ce soit en présence de congénères normaux ou entre isolés. Après 5 jours d'isolement, les ouvrières sont agressives et la formation d'un groupe devient très difficile. Une privation sociale momentanée de l'adulte est sans conséquence.

5° Milieu physique

Les contraintes imposées par le milieu et en particulier le milieu d'élevage peuvent influencer le polyéthisme. On a constaté que le comportement de pourvoyeuse s'exprime plus ou moins facilement selon le type de nid utilisé.

Le comportement trophallactique apparaît comme un aspect particulier du comportement alimentaire et de la division du travail. Il n'a pas la signification mythique d'explication globale du comportement social qu'on lui a accordé longtemps. Au cours de la phylogenèse, les comportements de soins au couvain ont peu évolué alors que les comportements d'approvisionnement sont très variables selon les espèces. L'expérience précoce et les interactions sociales permettent de moduler l'expression de ces comportements au niveau de chaque individu. Le comportement de soins au couvain n'est pas présent à l'éclosion de l'adulte; il est donc soumis aux effets de l'expérience précoce. L'ontogenèse du comportement de pourvoyeuse est beaucoup plus longue et encore plus sensible à tous les facteurs du milieu, de pression sociale, d'expérience individuelle.

SUMMARY

Feeding behaviour and division of labour in the Ant *Lasius niger* (L.).

Food exchange behaviour (trophallaxis) is very frequent in *Lasius niger*. In order to study it, young foundation colonies were used, raised in the

laboratory from swarming females. Each colony has its own odour, and workers can recognise larval stages from a strange colony. In summer, the odour of larval stages is very attractive and can partially mask the colony odour, so that recognition of own-colony larval stages requires learning over a few days. In autumn larval stages are less attractive and colony-recognition is immediate.

There was great interindividuel variation in food exchange behaviour (revealed by numbered discs stuck on the abdomen that allowed individual recognition). Computer treatment of the abundant data obtained in this way, by multivariate analysis (correspondance analysis), indicated principle features of interindividual differences. One of these was trophallactic activity between adults expressed as the ration between donor and receptor activity. A second was donor activity towards larvae, that distinguished between adultes that merely received (receivers sensu-stricto) and those that subsequently fed larvae (nurses).

We can describe the social structure with 2 classes of workers :

— foragers can be recognised, apart from periods of food shortage, using tests of larval transport towards the nest. They have special anatomical features; a highly dilatable crop, highly developed formic acid gland, atrophied ovarioles. Foragers may look after large larvae. Queens are most often fed directly by foragers in small colonies;

— receivers are not a homogenous category, they are Ants of the inside nest. The most specialized are nurses which are committed to larval care. It was been shown that large larvae are fed preferentially. Small larvae are only fed by nurses.

The possible causes of this polyethism were examined in relation to the following factors:

1) Age

Classical age polyethism in Ants was found (with workers from 1 to 4 days of age being 75% receivers). In fact this concept needs to be refined *since it is only applicable to about 50% of the Ants*: the others either immediately become foragers, or nurses, and will remain so, or less frequently may even remain receivers.

2) Individual size

It has been shown that the Ants of founding colonies are of small size with variable behaviour, while in older colonies, individuals of normal size become specialized quite rapidly.

3) Early experience of nursing the larvae

Lack of contact with larvae at the onset of imaginal life has strong but not irreversible consequence:

— nursing behaviour depends on the presence of larval stages. Ants that have never been in contact with larvae will gradually adopt those that they are presented with and will feed and tend them normally after a few days;

— development of foraging behaviour can be more strongly inhibited by lack of experience. In the absence of larval stimulation only a few workers become foragers. A few hours of contact with larvae is enough to reestablish normal transport behaviour towards the nest in the foragers, that is to say, learning virtually occurs in the course of a single trial.

The development of feeding behaviour therefore includes a phase of early experience that influence the behaviour of the adult. There is no sensitive period for this experience, and the behaviour can be expressed according to the needs of the colony, with limitations in the individual plasticity.

4) Individual plasticity and social influences

It has been shown that when the size of the colony increases, the number of inactive workers (or receivers) increases, these workers furnish, above all, a pool of available foragers according to need, in particular when the quantity of larval stages increases. Conversely the formation of small groups involves the reuptake of activity for most previously inactive individuals.

If workers are segregated according to their tasks in the colony, redistribution of tasks is realised both uptake of activity by inactive workers, and by changes in individual behaviour. Thus acceleration of polyethism is relatively easy whereas regression in this aspect is much more difficult. Nurses reorganise themselves rapidly, some become foragers, others begin to eat the larval stages (cannibalism) thus palliating an eventual insufficiency in provisioning. The foragers on the contrary are poor guardians of larval stages and mortality in the latter is than catastrophic. Behavioural plasticity therefore diminishes with specialization in tasks outside the nest (therefore generally with age) contrary to the situation in bees for which foragers may become nurses again.

Social constraints also express themselves in the form of interactions between age classes; foraging behaviour of young workers is slowed down in

the presence of old ones. In the absence of old workers a certain number of young will immediately become foragers. Conversely in the absence of young, old foragers become inactive and the presence of young elicits a reuptake of their activity.

Complete social deprivation from emergence results in disturbance of the capacity for social integration, whether in the presence of normal congeners or other isolates. After five days isolation, workers are aggressive and group formation becomes very difficult. Momentary social deprivation of the adult does not have any consequences.

5) *The physical environment*

Constraints imposed by the environment and in particular the rearing conditions can affect the degree of polyethism. It was found that the behaviour of foragers is expressed more or less readily according to the type of nest used.

Trophallactic behaviour is a particular aspect of feeding behaviour and the division of labour. It does not possess some mythical global explicatory value such as has been long attributed to it. In the present author's opinion, social behaviour should be considered in relation to the role of the individual, as in this study. The species social structure corresponds to a certain phylogenetic level. Behaviour related to the care of larval stages has evolved relatively little whereas provisioning behaviour is very variable according to the species. Early experience and social interaction allow modulation of such behaviour at the individual level. Care of larval stages is not automatically present at the emergence of adults and is therefore subjected to early experience. The development of foraging behaviour is much longer and even more sensitive to all the environmental factors, social constraints, and individual experience.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM, (M.) et PASTEELS (J.), 1977. — Nest-moving behaviour in the Ant *Myrmica rubra*. *Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, The Netherlands, 286.
- ALIBERT (J.), 1968. — Influence de la société et de l'individu sur la trophallaxie chez *Calotermes flavicollis* Fabr. et *Cubitermes fungifaber* (Isoptera). in *L'effet de groupe chez les animaux*, Colloq. Intern. C.N.R.S., Paris, 1967, 137, 237-288.
- ALIBERT-BERTHO (J.), 1969. — La trophallaxie chez le Terme à cou jaune, *Calotermes flavicollis* Fabr., étudiée à l'aide de radio-éléments. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12^e sér., 11, 235-325.
- ALTMANN (J.), 1974. — Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 221-267.

- ARCHER (M. E.), 1977. — The weights of forager loads of *Paravespula vulgaris* (Linn.) (Hymenoptera: Vespidae) and the relationships of load weight to forager size. *Insectes sociaux*, 24, 95-102.
- ARNOLD (G.), 1976. — *Contribution à l'étude du déterminisme de l'effet de groupe chez Apis mellifica*. Thèse 3^e cycle, Université René-Descartes, 170 p. + 27 tabl.
- ASPEY (W. P.) et BLANKENSHIP (J. E.), 1978. — Comparative ethometrics: congruence of different multivariate analysis applied to the same ethological data. *Behavioural Processes* 3, 173-195.
- ATAYA (H.), 1977. — Le comportement nécrophorique chez la Fourmi *Lasius niger* L..D.E.A. *Écoéthologie*, Université de Rennes, 37 p.
- ATLAN (H.), 1972. — *L'organisation biologique et la théorie de l'information*, Hermann, Paris, XXI + 300 p.
- AUTUORI (M.), 1940. — Algumas observações sobre Formigas cultivadores de fungo. *Rev. Ent. Rio.*, 2, 215-226 (d'après BAZIRE-BENAZET, 1957). — 1956. — La fondation des sociétés chez les Fourmis champignonistes du genre *Atta*. in *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*. Fondation Singer-Polignac, Masson, Paris, 77-104.
- AYALA (F.), 1977. — Variation génétique et évolution. *La Recherche*, 8, 736-744.
- AYRE (G. L.), 1962. — Problems in using the Lincoln index for estimating the size of Ant colonies. *J. New York Entomol. Soc.*, 70, 159-166. — 1971. — Preliminary studies on the foraging and nesting habits of *Myrmica americana* Weber in eastern Canada. *Z. angew. Entomol.*, 68, 295-299.
- BARKER (R. J.) et LEHNER (Y.), 1974. — Food choice in aging honey Bees. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 67, 717-718.
- BARONI-URBANI (C.), 1965. — Sull'attività di foraggiamento notturna del *Camponotus nylanderii*. *Insectes Sociaux*, 12, 253-264. — 1966. — Ulteriori osservazioni ed esperienze sulla monoginia dei formicidi : saggio di un'analisi del comportamento in *Leptothorax exilis* Em. *Insectes sociaux*, 13, 173-183. — 1968 a. — Domination et monogynie fonctionnelle dans une société digynique de *Myrmecina graminicola* Latr. *Insectes sociaux*, 15, 407-412. — 1968 b. — Monogyny in Ant societies. *Zool. Anz.*, 181, 269-277.
- BARONI-URBANI, (C.) et SOULIÉ (J.), 1962. — Monogynie chez la Fourmi *Crematogaster scutellaris*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 97, 29-34.
- BARONI-URBANI (C.), JOSENS (G.) et PEAKIN (G. J.), 1978. — Empirical data and demographic parameters. In *Production ecology of Ants and Termites*, M. V. BRIAN, éd., Cambridge University Press, 5-44.
- BARROWS (E. M.), BELL (W. J.) et MICHENER (C. D.), 1975. — Individual odor differences and their social functions in Insects. *Proc. Nat. Acad. Sc. U.S.A.* 72, 2824-2828.
- BAUSENWEIN (F.), 1960. — Untersuchungen über sekretorische Drüsen des Kopfs und Brustabschnittes in der *Formica rufa* Gruppe. *Cas. cs. ent.*, 57, 31-57 (d'après DELAGE-DARCHEN, 1977, p. 527).
- BAZIRE-BENAZET (M.), 1957. — Sur la formation de l'œuf alimentaire chez *Atta sexdens rubropilosa*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 244, 1277-1280.
- BELL (W. J.), 1974. — Recognition of resident and non resident individuals in intra-specific nest defense of a primitive eusocial Halictine Bee. *J. Comp. Physiol.*, 93, 195-202.

- BENZECRI (J. P.), 1973. — *L'analyse des données*. Dunod, Paris, tome 2.
- BERNSTEIN (S.) et BERNSTEIN (R. A.), 1969. — Relationships between foraging efficiency and the size of the head and component brain and sensory structures in the red wood Ant. *Brain Research*, 16, 85-104.
- BEULING (M. L.) et JANZEN (D. H.), 1969. — Variation in behavior among obligate acacia-Ants from the same colony (*Pseudomyrmex nigrocincta*). *J. Kansas Ent. Soc.*, 42, 58-67.
- BHATKAR (A. P.) et KLOFT (W. J.), 1977. — Interspecific trophallaxis among the red imported fire Ant *Solenopsis invicta* and other Myrmicinae (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes sociaux*, 24, p. 270.
- BHATKAR (A.) et WHITCOMB (W. H.), 1970. — Artificial diet for rearing various species of Ants. *Florida Entomol.*, 53, 229-232.
- BIGLEY (W. S.) et VINSON (S. B.), 1975. — Characterization of a brood pheromone isolated from sexual brood of the imported fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 68, 301-304.
- BLEHAR (M. C.), LIEBERMAN (A. F.) et AINSWORTH (M. D. S.), 1977. — Early face-to-face interaction and its relation to later infant-mother attachment. *Child Develop.*, 48, 182-194.
- BLUM (M. S.), 1977. — Ecological and social aspects of the individual behavior of social Insects. *Proc. VIIIth Intern. Cong. I.U.S.S.I.*, Wageningen, The Netherlands, 54-59.
- BLUM (M. S.) et PORTOCARRERO (C. A.), 1964. — Chemical releasers of social behaviour. IV. The hind-gut as the source of the odour trail pheromone in the neotropical army Ant genus *Eciton*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 57, 793-794.
- BLUM (M. S.) et WARTER (S. L.), 1966. — Chemical releasers of social behavior. VII. The isolation of 2-heptanone from *Conomyrma pyramica* and its modus operandi as a releaser of alarm and digging behavior. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 59, 774-779.
- BOCH (R.) et SCHEARER (D. A.), 1967. — 2-Heptanone and 10-Hydroxy-trans-dec-2-enoic acid in the mandibular glands of worker honeybees of different ages. *Z. Vergl. Physiol.*, 54, 1-11.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.), LE MASNE (G.) et RAGE (P.), 1977b. — A new method for the study of food exchange in Ant societies. *Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, The Netherlands, 289.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.) et PASSERA (L.), 1978. — Étude comparative au moyen d'or radioactif de l'alimentation des larves d'ouvrières et des larves de reine chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Insectes sociaux* 25, 275-287.
- BONAVITA (A.) et POVEDA (A.), 1970. — Mise en évidence d'une division du travail chez une Fourmi primitive. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 270, 515-518.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.) et POVEDA (A.), 1972. — Étude préliminaire d'un organe mettant en rapport intestin moyen et intestin postérieur chez les larves de Fourmis. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 275, 775-778, 1 pl. h.t.
- BOUROCHE (J. M.) et SAPORTA (G.), 1978. — L'analyse des données. *Pour la Science*, n° 5, mars 1978, 23-35.
- BREED (M. D.), SILVERMAN (J. M.) et BELL (W. J.), 1978. — Agonistic behavior, social interactions and behavioral specialization in a primitively eusocial Bee. *Insectes sociaux*, 25, 351-364.

- BRIAN (A. D.), 1952. — Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fabricius. *J. Anim. Ecol.*, 21, 223-240. — 1954. — The foraging of bumble Bees. *Bee World*, 35, 61-67, 81-91 (d'après MICHENER, 1974, p. 122).
- BRIAN (M. V.), 1951. — Summer population changes of the Ant *Myrmica*. *Physiol. Comp. Oecol.*, 2, 248-262. — 1953. — Brood-rearing in relation to worker number in the Ant *Myrmica*. *Physiol. Zool.*, 26, 355-366. — 1956. — Group form and causes of working efficiency in the Ant *Myrmica rubra* L. *Physiol. Zool.*, 29, 173-194. — 1957. — Food-distribution and larval size in cultures of the Ant *Myrmica rubra* L. *Physiol. Comp. Oecol.*, 4, 329-345. — 1973. — Feeding and growth in the Ant *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Anim. Ecol.*, 42, 37-53. — 1974. — Brood-rearing behaviour in small cultures of the Ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, 22, 879-889. — 1975. — Larval recognition by workers of the Ant *Myrmica*. *Anim. Behav.*, 23, 745-756.
- BRIAN (M. V.) et ABBOTT (A.), 1977. — The control of food flow in a society of the Ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, 25, 1047-1055.
- BRIAN (M. V.) et BRIAN (A. D.), 1952. — The wasp, *Vespa sylvestris* Scopoli: feeding, foraging and colony development. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 103, 1-26.
- BROTHERS (D. J.) et MICHENER (C. D.), 1974. — Interactions in colonies of primitively social Bees. III. Ethometry of division of labour in *LasioGLOSSUM zephyrum* (Hymenoptera, Halictidae). *J. Comp. Physiol.*, 90, 129-168.
- BUCKINGHAM (E. N.), 1911. — Division of labour among Ants. *Proc. Amer. Acad. Arts Sc.*, 46, 425-507 (d'après WILSON, 1971, p. 163).
- BUSCHINGER (A.), 1967. — *Verbreitung und auswirkungen von mono-und polygynie bei Arten der Gattung Leptothorax*. Inaug. Dissert. Erlangung Doktorwürde der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg, 115 p. — 1971. — Statement to «Effect of temperature season on food transmission. Activity of three Ant species as shown by radioactive tracers» by C.P.M. KHAMALA and A. BUSCHINGER, ed., in *Z. Angew. Ent.*, 67, 337-342. *Z. Angew. Ent.*, 68, 336. — 1978 a. — Genetisch bedingte Entstehung geflügelter Weibchen bei der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes sociaux*, 25, 163-172. — 1978 b. — Queen polymorphism in Ants. *Bull. Int. Sect. Franç. U.I.E.I.S.*, 1978, 12-22.
- BUSCHINGER (A.) et KLOFT (W.), 1973. — Zur Funktion der Königin im sozialen Nahrungshaushalt der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* (L.). *Forschungsberichte des Landes Nordrhein-Westfalen Nr 2306*, Westdeutscher Verlag Opladen 1-34.
- BUSCHINGER (A.) et WINTER (U.), 1976. — Funktionelle monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes sociaux*, 23, 549-558.
- CAMMAERTS-TRICOT (M. C.), 1974. — Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of *Myrmica rubra*. *Insectes sociaux*, 21, 235-248. — 1975. — Ontogenesis of the defense reactions in the workers of *Myrmica rubra*. *Anim. Behav.*, 23, 124-130. — 1977 a. — Étude démographique annuelle des sociétés de *Myrmica rubra* L. des environs de Bruxelles. *Insectes sociaux*, 24, 147-161. — 1977 b. — Recrutement d'ouvrières vers une source d'eau pure ou sucrée chez la Fourmi *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Biology of Behaviour*, 2, 287-308.

- CAMMAERTS-TRICOT (M. C.) et VERHAEGE (J. C.), 1974. — Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Insectes sociaux*, 21, 275-282.
- CARTHY (J. D.), 1951. — The orientation of two allied species of Ants I. Visual direction finding in *Acanthomyops (Lasius) niger*. II. Odour trail laying and following in *Acanthomyops (Lasius) fuliginosus*. *Behaviour*, 3, 275-303, 304-318.
- ČERNA (M.), 1978. — Activity of a captive female *Lasius alienus* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta entomologica bohemoslovaca*, 75, 145-154.
- CHAUVIN (R.), 1947. — Sur l'élevage de *Leptothorax nylanderii* (Hyménoptère, Formicide) et sur l'essaimage *in vitro*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 77, 151-157. — 1952. — Sur le déterminisme de l'effet de groupe chez les Abeilles. *Physiol. Comp. Oecol.*, 1, 1-7. — 1969. — *Le monde des Fourmis*. Plon, Paris, 287 p. — 1972. — Méthodes d'élevage de *Formica polyctena*. *Insectes Sociaux*, 19, 7-14.
- CHAUVIN (R.), COURTOIS (G.) et LECOMTE (J.), 1961 a. — Sur les échanges entre fourmières de deux espèces différentes; mise en évidence par les radio-isotopes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 252, 4060-4061. — 1961 b. — Sur la transmission d'isotopes radio-actifs entre deux fourmières d'espèces différentes (*Formica rufa* et *Formica polyctena*). *Insectes sociaux*, 8, 99-107.
- CHEN (S. C.), 1937 a. — Social modification of the activity of Ants in nest-building. *Physiol. Zool.*, 10, 420-436. — 1937 b. — The leaders and followers among the Ants in nest building. *Physiol. Zool.*, 10, 437-455.
- CHERIX (D.) et GRIS (G. C.), 1977. — The giant colonies of the red wood Ant in the Swiss Jura (*Formica lugubris* Zett.). *Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, The Netherlands, 296.
- CHERRET (J. M.), 1972. — Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* in tropical rain forest. *J. animal Ecol.*, 41, 647-660.
- COMBES (M.), 1931. — Sur les larves de Fourmis promenées durant la nuit par des *Formica fusca* et des *Formica pratensis*. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (10^e sér.), 14, 275-280. — 1932. — Sur des expériences pouvant amener les Fourmis à transformer complètement leur mode de vie. *C. R. Soc. Biol.*, 109, 733-735. — 1935. — Observations d'après lesquelles l'activité des Fourmis serait le fait d'une minorité de travailleuses dans tous les groupements étudiés. *Ann. Sc. nat., Zool.*, (10^e sér.), 18, 97-102. — 1937. — Existence probable d'une élite non différenciée d'aspect, constituant les véritables ouvrières chez les *Formica*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 204, 1674-1675.
- CREWE (R. M.), 1976. — Aggressiveness of Honeybees and their pheromone production. *South Afr. J. Sc.*, 72, 209-212.
- DARCHEN (R.), 1976. — *Ropalidia cincta*, Guêpe sociale de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) (Hym. Vespidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.* (N.S.) 12, 579-601.
- DARTIGUES (D.), 1978. — Étude du polymorphisme chez *Camponotus aethiops* Latr. (Hymenoptera-Formicidae). Aspects biométriques et biologiques. *Thèse 3^e cycle*, Université Paul-Sabatier, Toulouse, 130 p.
- DAVIDSON (D. W.), 1977 a. — Species diversity and community organization in desert seed-eating Ants *Ecology*, 58, 711-724. — 1977 b. — Foraging ecology and community organization in desert seed-eating Ants. *Ecology*, 58, 725-737. — 1978. — Experimental tests of the optimal diet in two social Insects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4, 35-41.
- DE BRUYN (G. J.) et KRUK-DE-BRUIJN (M.), 1972. — The diurnal rhythm in a population of *Formica polyctena* Först. *Ekol. Polska*, 20, 117-127.

- DECHENE (R.), 1970. — Studies of some behavioral patterns of *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Wasmann J. Biol.*, 28, 175-184.
- DEJEAN (A.), 1975. — Action des rayonnements gamma sur la longévité des reines et des ouvrières de *Temnothorax recedens* (Nyl.). *Insectes sociaux*, 22, 237-242.
- DELAGE (B.), 1968. — Recherches sur les Fourmis moissonneuses du Bassin aquitain : éthologie, physiologie de l'alimentation. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 10, 197-266.
- DELAGE-DARCHEN (B.), 1972. — Le polymorphisme larvaire chez les Fourmis *Nematoкрема* d'Afrique. *Insectes sociaux*, 19, 259-278. — 1976. — Les glandes postpharyngiennes des Fourmis. Connaissances actuelles sur leur structure, leur fonctionnement, leur rôle. *Ann. Biol.*, 15, 63-76. — 1977. — Les régulations sociales chez les Fourmis. *Ann. Biol.*, 16, 517-543.
- DELAGE (B.) et JAISSON (P.), 1969. — Étude des relations sociales chez des Fourmis du genre *Aphaenogaster*. *C. R. Acad. Sc., Paris*, D, 268, 701-703.
- DE VROEY (C.) et PASTEELS (J. M.), 1978. — Agonistic behaviour of *Myrmica rubra* L. *Insectes sociaux*, 25, 247-265.
- DIDAY (E.) et LEBART (L.), 1977. — L'analyse des données. *La Recherche*, 8, 15-25.
- DOBZAŃSKA (J.), 1958. — Partition of foraging grounds and modes of conveying information among Ants. *Acta Biol. Exp.*, 18, 55-67. — 1959. — Studies on the division of labour in Ants, genus *Formica*. *Acta Biol. Exp.*, 19, 57-81.
- DOBZAŃSKI (J.), 1966. — Contribution to the ethology of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Biol. Exp.*, 26, 71-78. — 1971. — Manipulatory learning in Ants. *Acta Neurobiol. Exp.*, 31, 111-140, 1 pl. h. t.
- DOBZAŃSKI (J.) et DOBZAŃSKA (J.), 1975. — Ethological studies on the Ant *Tetramorium caespitum* Mayr. I. Foraging and building behaviour. *Acta Neurobiol. Exp.*, 35, 311-317.
- DONISTHORPE (H. S. J.), 1927. — *British Ants. Their life-history and classification*. G. Routledge and Sons, London, 2^e éd., XVI + 436 p., 18 pl. h. t.
- DOUAULT (P.), ROGER (B.) et AZOEU (P.), 1973. — Étude, au moyen d'un radioisotope, de deux transferts successifs de nourriture entre ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica ligustica* Spinola). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 277, 333-336.
- DOUAULT (P.), ROGER (B.) et PAIN (J.), 1975. — Mise en évidence, au moyen d'un radio isotope, d'une variation saisonnière dans les transferts de nourriture entre ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica ligustica* Spinola). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 280, 2349-2353.
- DU BUYSSON (R.), 1903. — Monographie des Guêpes ou *Vespa*. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 72, 260-288.
- EHRHARDT (S.), 1931. — Über Arbeitsteilung bei *Myrmica* und *Messor* Arten. *Z. Morph. Ökol Tiere*, 20, 755-812 (d'après WILSON, 1971, p. 163).
- EIBL-EIBESFELDT (I.), 1972. — *Ethologie, Biologie du comportement*. Ed. Scientifiques Naturalia et Biologia, Paris, X + 576 p. Traduction de *Gundriss der Vergleichenden Verhaltensforschung*, Verlag, Munich, 1967.
- EISNER (T.), 1957. — A comparative morphological study of the proventriculus of Ants *Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Coll.*, 116, 439-490, 25 pls.
- EISNER (T.) et HAPP (G. M.), 1963. — The infrabuccal pocket of a formicine Ant: social filtration device. *Psyche*, 69, 107-116 (d'après WILSON, 1971, p. 285).
- FAGEN (R. M.) et GOLDMAN (R. N.), 1977. — Behavioural catalogue analysis method *Anim. Behav.*, 25, 261-274.

- FLETCHER (D. J. C.), 1971. — The glandular source and social functions of trail pheromones in two species of Ants (*Leptogenys*). *J. Entomol. (A)*, 46, 27-37.
- FOREL (A.), 1874. — *Les Fourmis de la Suisse*. H. Georg, Bâle, Genève, Lyon, IV + 452 + V p. + 2 pl. h. t. — 1921-1923. — *Le monde social des Fourmis du globe*. Genève, Kundig, 5 vol.
- FRANCFORT (R.), 1945. — Quelques phénomènes illustrant l'influence de la fourmière sur les Fourmis isolées. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 50, 95-96.
- FREE (J. B.), 1955 a. — The division of labour within Bumblebee colonies. *Insectes sociaux*, 2, 195-212. — 1955 b. — The behaviour of egg-laying workers of Bumblebee colonies. *Brit. J. Anim. Behav.*, 3, 147-153. — 1956. — A study of the stimuli which release the food begging and offering responses of worker Honeybees. *Brit. J. Anim. Behav.*, 4, 94-101. — 1958. — The transmission of food between workers Honeybees. *Brit. J. Anim. Behav.*, 5, 41-47. — 1961 — Hypopharyngeal gland development and division of labour in Honey-bee (*Apis mellifica* F.) colonies. *Proc. Roy. Entomol. Soc. London (A)*, 36, 5-8. — 1965. — The allocation of duties among workers Honeybees. *Symp. Zool. Soc. London*, 14, 39-59.
- FREELAND (J.), 1958. — Biological and social patterns in the Australian bulldog Ants of the genus *Myrmecia*. *Australian J. Zool.*, 6, 1-18.
- FRESNEAU (D.) et CHARPIN (A.), 1977. — Une solution photographique au marquage individuel des petits Insectes. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 13, 423-426.
- FRESNEAU (D.) et JAISSON (P.), 1975. — Note préliminaire sur la période sensible intervenant dans la mise en place des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Först). *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 280, 351-354.
- FRICH (K. Von), 1921. — Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. *Zool. Jahrb. (Abt. Zool. Physiol.)* 38, 449-516 (d'après WHEELER, 1926, p. 286).
- FUCHS (S.), 1976. — An informational analysis of the alarm communication by drumming behavior in nests of Carpenter Ants (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 315-336.
- GALLAIS-HAMMONO (F.) et CHAUVIN (R.), 1972. — Simulation sur ordinateur de la construction du dôme et du ramassage des brindilles chez une Fourmi (*Formica polyctena*). *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 275, 1275-1278.
- GALLIOT (G.) et AZOEF (P.), 1979. — Étude quantitative des transferts de nourriture entre ouvrières d'âge connu chez l'Abeille domestique (*Apis mellifera mellifera* L.) *Insectes sociaux*, 26, 39-49.
- GASPAR (C.), 1965. — La monogynie chez *Lasius niger*. Résultat d'une sélection des femelles par les jeunes ouvrières. *Bull. Institut Agron. Gembloux*, 33, 217-220.
- GAUTIER (J. Y.), 1974. — Processus de différenciation de l'organisation sociale chez quelques espèces de Blattes du genre *Blaberus* : aspects écologiques et éthologiques *Thèse Doct. État*, Université de Rennes, 270 p.
- GAUTIER (J. Y.), LEFEUVRE (J. C.), RICHARD (G.) et TREHEN (P.). 1978. — *Écoéthologie*. Masson, Paris, 166 p.
- GENTRY (J. B.), 1974. — Response to predation by colonies of the Florida Harvester Ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 55, 1328-1338.
- GERVET (J.), 1964. — Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hym. Vesp.). *Insectes sociaux*, 11, 343-382.

- GLANCEY (R. M.), STRINGER (C. E.) et BISHOP (P. M.), 1973. — Trophic egg production in the imported fire Ant, *Solenopsis invicta*. *J. Georgia Ent. Soc.*, 8, 217-220.
- GLANCEY (R. M.), STRINGER (C. E.), CRAIG (C. H.), BISHOP (P. M.) et MARTIN (B. B.), 1970. — Pheromone may induce brood-tending in the fire Ant, *Solenopsis saevissima* (Hym., Formicidae). *Nature*, 226, 863-864.
- GOETSCH (W.), 1959. — *La cité des Fourmis*. Hachette, Paris.
- GOETSCH (W.) et EISNER (H.), 1930. — Beiträge zur Biologie Körnersammelnder Ameisen, II. Teil. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 16, 371-452 (d'après WILSON, 1971, p. 168).
- GOLDBERG (J.), 1973. — Le comportement de détour dans l'activité constructrice du termite de Saintonge (*Reticulitermes lucifugus santonenensis*). *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 277, 1049-1051.
- GOLLEY (F. B.) et GENTRY (J. B.), 1964. — Bioenergetics of the southern harvester Ant *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 45, 217-225.
- GÖSSWALD (K.) et KLOFT (W.), 1960. — Untersuchungen mit radioaktiven Isotopen an Waldameisen. *Entomophaga*, 5, 33-41.
- GOTWALD (W. H.), 1968. — Food gathering behavior of the Ant *Camponotus noveboracensis* (Fitch) (Hymenoptera, Formicidae). *J. New York Entomol. Soc.*, 76, 278-296.
- GOULD (W.), 1747. — *An account of English Ants*. Millar, London, 109 p. (d'après LE MASNE, 1953, p. 4).
- GRASSÉ (P. P.), 1946. — Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia*, 2, 77-82. — 1949. — Ordre des Isoptères ou Termites. In *Traité de Zoologie*, P. P. GRASSÉ, éd., Masson, Paris, 9, 408-544. — 1952. — La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. In *Struct. et Physiol. Soc. Animales*, Colloq. Int. C.N.R.S., Paris, 1950, 323-331. — 1959. — La reconstruction du nid et la coordination interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs. *Insectes sociaux*, 6, 41-83. — 1967. — Nouvelles expériences sur le Terme de Müller (*Macrotermes mülleri*) et considérations sur la théorie de la stigmergie. *Insectes sociaux*, 14, 73-102.
- GRASSÉ (P. P.) et CHAUVIN (R.), 1944. — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes. *Rev. Scient.*, 82, 461-464.
- GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (C.), 1945. — La transmission des flagellés symbiotiques et les aliments des Termites. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 79, 273-292. — 1947. — Le polymorphisme social du Terme à cou jaune (*Calotermes flavicollis*). Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 224, 219-221.
- GRASSI (B.) et SANDIAS (A.), 1893-1894. — Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. *Atti Accad. Gioenia*, 4 (6-7), 151 p., 5 pl. (d'après WHEELER, 1926, p. 280).
- HALDANE (J. B. S.) et SPURWAY (H.), 1954. — A statistical analysis of communication in *Apis mellifera* and a comparison with communication in other animals. *Insectes sociaux*, 1, 247-283.
- HAMILTON (W. D.), 1964. — The genetical theory of social behaviour. *J. Theor. Biol.*, 7, 1-52 (d'après WILSON, 1975, p. 415-418). — 1972. — Altruism and related phenomena, mainly in social Insects. *Ann. Rev. Ecol. System*, 3, 193-232.
- HANGARTNER (W.), 1970. — Control of pheromone quantity in odor trails of the Ant *Acanthomyops interjectus* Mayr. *Experientia*, 26, 664-665. — 1967. — Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromons von *Lasius fuliginosus* Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. *Z. Vergl. Physiol.*, 57, 103-136.

- HANGARTNER (W.), REICHSON (J. M.) et WILSON (E. O.), 1970. — Orientation to nest material by the Ant, *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Anim. Behav.*, 18, 331-334.
- HARKNESS (R. D.), 1976. — The relation between an Ant, *Cataglyphis bicolor* (F.) and a spider, *Zodarium frenatum* (Simon). *Entomol. Mon. Mag.*, 111, 1975, 1334-1336.
- HASKINS (C. P.) et HASKINS (E. F.), 1950. — Notes on the biology and social behaviour of the archaic ponerine Ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 43, 461-491.
- HASKINS (C. P.) et WHELDEN (R. M.), 1954. — Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia*. *Insectes sociaux*, 1, 33-37.
- HAYDAK (M. H.), 1963. — Age of nurse Bees and brood-rearing. *J. Apicult. Research*, 2, 101-103.
- HEMMINGSSEN (A. M.), 1973. — Nocturnal weaving on nest surface and division of labour in weaver Ants (*Oecophylla smaragdina* Fabricius, 1775). *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren. Kbh.*, 136, 49-56.
- HENQUELL (D.) et ABDI (H.), 1978. — Données nouvelles sur les facteurs qui règlent l'exploitation des sources de nourriture chez *Formica polyctena*. *Bull. Int. Sect. Franç. U.I.E.I.S.*, 1978, 55-57.
- HEYDE (H. C.), 1920. — Quelques observations sur la psychologie des Fourmis. *Arch. Neerland Physiol. Homme et Animaux*, Amsterdam, 4, 259-281. — 1924. — Die Entwicklung der psychischen Fähigkeiten bei Ameisen und ihr Verhalten bei abgeänderten biologischen Bedingungen. *Biol. Zentralbl.*, 44, 623-654.
- HIGASHI (S.), 1974. — Worker polyethism related with body size in a polydomous red wood Ant *Formica (Formica) yessensis* (Forel). *J. Fac. Sc. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool., 19, 695-705. — 1976. — Nest proliferation by budding and nest growth pattern in *Formica (Formica) yessensis* in Ishikari Share. *J. Fac. Sc. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool., 20, 359-389.
- HINDE (R. A.), 1966. — *Animal behaviour*. McGraw-Hill, New York. Traduction française : *Le comportement animal*, 2 tomes, X + 971 + IV p., PUF, Paris, 1975.
- HINGSTON (R. W. G.), 1931. — *Problèmes de l'instinct et de l'intelligence chez les Insectes*. Payot, Paris, 302 p.
- HÖLDOBLER (B.), 1966. — Futterverteilung durch Männchen im Ameisenstaat. *Z. Vergl. Physiol.*, 52, 430-455 (d'après HÖLDOBLER, 1977, p. 451). — 1970. — Zur Physiologie der Gast-Wirte Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gast verhältnis der imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris (Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). *Z. Vergl. Physiol.*, 66, 215-250. — 1971 a. — Recruitment behavior in *Camponotus socius*. *Z. Vergl. Physiol.*, 75, 123-142. — 1971 b. — Communication between Ants and their guests. *Scientific Amer.*, 224, 86-93. — 1972. — Verhalten-physiologische Adaptationen an Ökologische Nischen in Ameisennestern. *Verh. Deuts. Zool. Ges.*, 65, 137-144. — 1973 a. — Zur Ethologie der chemischen Verteidigung bei Ameisen. *Nova Acta Leopoldina*, n° 208, 259-292. — 1973 b. — *Formica sanguinea* (Formicidae) : Futterbetteln. *Encyclopaedia Cinematographica*, E₂. — 1976. — Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in Harvester Ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 3-44. — 1977. — Communication in social Hymenoptera. In *How Animal communicate*, T. A. SEBEOK, éd., Indiana Univ. Press, 418-471.
- HÖLDOBLER (B.) et WILSON (E. O.), 1977. — The number of queens : an important trait in Ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.

- HORSTMANN (K.), 1970. — Studies on food-consumption in *Formica polyctena* Foerster (Hym., Formicidae) in an oak wood. I. Composition of the food, and effects of climatic conditions and time of day. *Oecologia*, 5, 138-157. — 1972. — Studies on the food-consumption of *Formica polyctena* Foerster in oak (*Quercus*) forest. II. Relationship to season and food-supply (Hym., Formicidae). *Oecologia*, 8, 371-390. — 1973. — Untersuchungen zur Arbeitsteilung unter den Aussendienst-arbeiterinnen der Waldameise *Formica polyctena* Foerster. *Z. Tierpsychol.*, 32, 532-543.
- HOWARD (D. H.) et TSCHINKEL (W. R.), 1976. — Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Behaviour*, 56, 157-180.
- HUBER (P.), 1810. — *Recherche sur les mœurs des Fourmis indigènes*. Pashaud, Paris' Genève, 328 p., 2 pl. h. t.
- ISHAY (J.) et IKAN (R.), 1968. — Gluconeogenesis in the oriental hornet *Vespa orientalis* F. *Ecology*, 49, 169-171.
- ISHAY (J.) et LANDAU (E. M.), 1972. — *Vespa* larvae send out rythmic hunger signals. *Nature*, 237, 286-287.
- JACOB (F.), 1977. — Évolution et bricolage. *Le Monde*, 6, 7 et 8 septembre 1977.
- JAISSON (P.), 1969. — Étude de la distribution des organes sensoriels de l'antenne et de leurs relations possibles avec le comportement chez 2 Fourmis Myrmicines : *Myrmica laevinodis* Nyl. et *Aphaenogaster gibbosa* Latr. récoltées dans la région des Eyzies. *Insectes sociaux*, 16, 279-312. — 1970. — Note préliminaire sur le polymorphisme sensoriel et l'existence d'un nouveau type de sensillum chez la Fourmi champignon-niste *Atta laevigata* Fred. Smith. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 271, 1192-1194. — 1971. — Expériences sur l'agressivité chez les Fourmis. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 273, 2320-2323. — 1972. — Note préliminaire sur l'ontogenèse du comportement de soin au couvain chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Först) : rôle d'un mécanisme probable d'imprégnation. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 275, 2721-2723. — 1973. — L'imprégnation dans l'ontogenèse du comportement de soins aux cocons chez les Formicines. *Proc. VII Int. Congr. I.U.S.S.I.*, London 1973, 176-181. — 1974. — Étude du développement des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica Polyctena* Först) élevée en milieu précoce hétérosécificque. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 279, 1205-1207. — 1975. — L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Först.). *Behaviour*, 52, 1-37.
- JAISSON (P.) et FRESNEAU (D.), 1978. — The sensivity and responsiveness of Ants to their cocoons in relation to age and methods of measurement. *Anim. Behav.* 26, 1064-1071.
- JANET (C.), 1895. — Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. 9^e note. Sur *Vespa Crabro* L. Histoire d'un nid depuis son origine. *Mém. Soc. zool. Fr.* 8, 1-140. — 1903. — *Observations sur les Guêpes*. Paris, CARRÉ et NAUD, 85 p. — 1907. — *Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la Fourmi (Lasius niger)*. Decourtioux et Gout, Limoges, 149 + 20 p., 13 pl. h. t.
- JONES (R. G.), DAVIS (W. L.), HUNG (A. C. F.) et VINSON (S. B.), 1978. — Insemination-induced histolysis of the flight musculature in fire Ants. *Amer. J. Anat.*, 151, 603-610.
- KASTON (B. J.), 1965. — Some little known aspects of spider behavior. *American Midland Naturalist*, 73, 336-356.
- KELLY (A. F.), 1973. — High densities and brood rearing in the Ant *Myrmica rubra*. *Insectes sociaux*, 20, 109-124.

- KERR (W. E.) et HEBLING (N. J.), 1964. — Influence of weight of worker bee on division of labor. *Evolution*, 18, 267-270.
- KHAMALA (C. P. M.) et BUSCHINGER (A.), 1971. — Effect of temperature and season on food-transmission: activity of three Ant species as shown by radioactive tracers (Hym., Formicidae). *Z. Angew. Entomol.*, 67, 337-342.
- KIIL (V.), 1934. — Untersuchungen über Arbeitsteilung bei Ameisen (*Formica rufa* L., *Camponotus herculeanus* L., und *C. ligniperda* Latr.). *Biologisches Zentralblatt.*, 54, 114-146 (d'après WILSON, 1971, p. 163).
- KNEITZ (G.), 1964. — Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena* Foerst (Formicidae, Gen. *Formica*). *Insectes sociaux*, 11, 105-129.
- KONDOH (M.), 1968. — Bioeconomic studies on the colony of an Ant species, *Formica japonica* Motschulsky. 1. Nest structure and seasonal change of the colony members. *Jap. Journ. Ecol.*, 18, 124-133. — 1976. — Seasonal changes in the amount of syrup absorption by *Formica japonica* colonies. *Mem. Shiraume Gakuen Coll.*, 12 (Nat. Sc.), 29-33.
- KRAFT (B.), 1970. — Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). 1^{re} partie. *Biologia Gabonica*, 6, 197-301.
- KÜHME (W.), 1965. — Communal food distribution and division of labour in African hunting Dogs. *Nature*, 205, 443-444.
- KUKUK (P. F.), BREED (M. D.), SOBTI (A.) et BELL (W. J.), 1977. — The contributions of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition in a primitively eusocial Bee, *Lasioslossum zephyrum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 319-327.
- KULLMANN (E.), 1968. — Soziale phänomene bei spinnen. *Insectes sociaux*, 15, 289-298. — 1972. — Evolution of social behavior in spiders (Araneae, Eresidae and Theridiidae) (Arach.). *Amer. Zool.*, 12, 419-426.
- KUMMER (H.), 1967. — Tripartite relations in Hamadryas baboons. In *Social communication among Primates*. S. A. Altmann, éd., Univ. Chicago Press, 63-71.
- KUMMER (H.), GOTZ (W.) et ANGST (W.), 1970. — Cross-species modifications of social behaviour in Baboons. In *Old World Monkeys*. NAPIER P. M. and NAPIER I. R., éd., Academic Press New York, 351-364. — 1974. — Triadic differentiation: an inhibitory process protecting pair bonds in Baboons. *Behaviour*, 49, 62-87.
- KUSZTOS-LEMOINE (C.), 1978. — Contribution à l'étude des interactions sociales chez *Formica polyctena*. Publications scientifiques autogérées, n° 1, 117 p.
- LANGE (R.), 1960. — Über die Futterweitergabe zwischen Angehörigen verschiedener Waldameisenstaaten (Zugleich im Beitrag zum Problem des Nestduftes bei dem Ameisen). *Zeitschr. Tierpsychol.*, 17, 389-401 (d'après WILSON, 1971, p. 275).
- LAPPANO (E. R.), 1958. — A morphological study of larval development in polymorphic all-worker broods of the army-ant *Eciton burchelli*. *Insectes sociaux*, 5, 31-66.
- LAWICK (H. VAN) et LAWICK-GOODALL (J. VAN), 1971. — Innocent killers. Houghton Mifflin, Boston, 222 p. (d'après WILSON, 1975, p. 128).
- LEBART (L.) et FENELON (J. P.), 1971. — *Statistique et informatique appliquées*. Dunod, 2^e éd., 1973, 458 p.
- LECOMTE (J.), 1963. — Étude des échanges de nourriture de la colonie de Bourdons au moyen de radio-isotopes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 257, 3664-3665.
- LEDoux (A.), 1952. — Recherches préliminaires sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* Latr. (Hym., Formicidae). *Ann. Sc. nat., Zool.*, (11), 14, 231-248.

- LE MASNE (G.), 1951. — Échanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les Fourmis. In *Traité de Zoologie*, P. P. GRASSÉ, éd., X, fasc. 2, Masson, Paris, 1104-1119. — 1952. — Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Ponera eduardi*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 235, 1549-1551. — 1953. — Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. *Ann. Sc. nat., Zool.* 11^e sér., 15, 1-56.
- LE MASNE (G.) et BONAVIDA (A.), 1969. — La fondation des sociétés selon un type archaïque par une Fourmi appartenant à une sous-famille évoluée. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 269, 2373-2376.
- LE MOLI (F.) et PASSETTI (M.), 1977. — The effect of early learning on recognition, acceptance and care of cocoons in the Ant *Formica rufa* L. *Att. Soc. Ital. Sc. Nat. Museo Civ. Nat. Milano*, 118, 49-64.
- LENOIR (A.), 1972 a. — Note sur le comportement de sollicitation chez les ouvrières de *Myrmica scabrinodis* Nyl. (Hym., Formicidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 274, 705-707. — 1972 b. — Sur le rôle de l'odorat dans le comportement de sollicitation chez les ouvrières de *Myrmica scabrinodis* Nyl. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 274, 906-908. — 1973 a. — Les communications antennaires durant la trophallaxie entre ouvrières du genre *Myrmica*. *Proc. VII Congr. I.U.S.S.I.*, London 1973, 226-233. — 1973 b. — Influence de sections de tarsi antérieurs sur le comportement de trophallaxie de deux espèces de Fourmis (*Myrmica scabrinodis* Nyl. et *Lasius emarginatus* O1.). *C. R. 96^e Congrès nat. Soc. Savantes*, Toulouse, 1971, Sciences, 3, 531-540. — 1973 c. — Les communications antennaires durant la trophallaxie entre ouvrières de Fourmis du genre de *Myrmica*. Film couleur 16 mm, muet, durée 12 mn; production Ofrateme, Service du Film de Recherche scientifique. — 1974. — Les relations trophallactiques au sein des jeunes sociétés de *Lasius niger* L. (Hyménoptères, Formicidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 279, 1781-1784. — 1977 a. — Sur un nouveau test éthologique permettant d'étudier la division du travail chez la Fourmi *Lasius niger* L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 284, 2557-2559. — 1977 b. — Plasticity of behaviours in relation with social environment. *Abstracts XVth Intern. Ethol. Conf.*, Bielefeld, W-Germany, 1977, p. 104. — 1979. — Feeding behaviour in young societies of the Ant *Tapinoma erraticum* L. : trophallaxis and polyethism. *Insectes sociaux*, 26, 19-37.
- LENOIR (A.) et JAISSON (P.), 1974. — Les communications tactiles interindividuelles au cours des relations trophiques dans les sociétés de Fourmis. *Bull. Audiophonologie*, 4, 107-120.
- LENOIR (A.) et MARDON (J. C.), 1978. — Note sur l'application de l'analyse des correspondances à la division du travail chez les Fourmis. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 287, 555-558.
- LENOIR (A.) et MEUDEC (M.), 1976. — *Quelques observations de petites sociétés de Fourmis : trophallaxie et transport du couvain, marquage individuel*. Film couleur 16 mm, muet, durée 10 mn; Production Laboratoire de Psychophysiologie Faculté des Sciences de Tours.
- LE ROUX (A. M.) et LE ROUX (G.). — Activité et agressivité chez des ouvrières de *Myrmica laevinodis* Nyl. Modification en fonction du groupement et de l'expérience individuelle. *Insectes sociaux*, sous presse.

- LEUTHOLD (R. H.) et SCHLUNEGGER (U.), 1973. — The alarm behaviour from the mandibular gland secretion in the Ant *Crematogaster scutellaris*. *Insectes sociaux*, 20, 205-214.
- LEWIS (T.), POLLARD (G. V.) et DIBLEY (G. C.), 1974. — Rhythmic foraging in the leaf-cutting Ant *Atta cephalotes* (L.). *Bull. Entomol. Res.*, 43, 129-141.
- LINDAUER (M.), 1952. — Eim Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Zeitschr. Vergl. Physiol.*, 34, 299-345. Translation: Division of labour in the Honeybee colony, *Bee World*, 34, 63-73, 85-90 (1953). — 1961. — *Communication among social Bees*. Harvard University Press, Cambridge Mass., IX + 161 p. — 1962. — Ethology. *Ann. Rev. Psychol.*, 13, 35-70. — 1965. — Social behavior and mutual communication. In *The Physiology of Insecta*, M. ROCKSTEIN, éd., Academic Press, II, 123-186. — 1977. — Super-individual aspects of social functions, nutrition, care of offspring and homeostasis. *Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, The Netherlands, 92-94.
- LITTE (M.), 1977. — Aspects of the social biology of the Bee *Halictus ligatus* in New York State (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes sociaux*, 24, 9-36.
- LUBBOCK (J.), 1883. — *Fourmis, Abeilles et Guêpes*. Baillière, Paris, tome I : XI + 196 p. + 1 pl. h. t., tome II : 200 p.
- LUCOTTE (G.), 1977. — *Le polymorphisme biochimique et les facteurs de son maintien*. Masson, Paris, VI + 63 p.
- MCMAHAN (E. A.), 1969. — Feeding relationships and radioisotopes techniques. In *Biology of Termites*, KRISHNA K. et WEESNER F. M., éd., Academic Press, 1, 387-406.
- MALLET (C.) et DEWANDEL (J. Y.), 1970. — Études de laboratoire sur les Fourmis. Recherche des meilleurs appâts et des meilleurs formicides. 7^e Congr. Intern. Protection Plantes, Paris, septembre 1970, 10 p.
- MARKIN (G. P.), 1968. — Nest relationship of the argentine Ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 41, 511-516. — 1970. — Food distribution within laboratory colonies of the Argentine Ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr.). *Insectes sociaux*, 17, 127-158.
- MARKIN (G. P.), COLLINS (H. L.) et DILLIER (J. H.), 1972. — Colony founding by queens of the red imported fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Ann. ent. Soc. Amer.* 65, 1053-1058.
- MARKL (H.) et HÜLLDOBLER (B.), 1978. — Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). II. Vibration signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4, 183-216.
- MASCHWITZ (U.), 1964. — Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei Sozialen Hymenopteren. *Z. Vergleich. Physiol.*, 47, 596-655. — 1966. — Das Speichelsekret der Wespenlarven und seine biologische Bedeutung. *Z. Vergl. Physiol.*, 53, 228-252 (d'après WILSON, 1971, p. 283).
- MASCHWITZ (U.) et MASCHWITZ (E.), 1974. — Platzen der Arbeiterinnen : Eine neue Art der Feindabwehr bei sozialen Hautflüglern. *Oecologia*, 14, 289-294.
- MASCHWITZ (U.) et HÜLLDOBLER (B.), 1970. — Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr. *Z. Vergl. Physiol.*, 66, 176-189.
- MASSON (C.), 1974. — Codage de l'information par les cellules des récepteurs olfactifs de l'antenne de *Camponotus vagus*. *J. Insect Physiol.*, 20, 763-782.
- METCALF (R. A.) et WHITT (G. S.), 1977 a. — Intranest relatedness in the social wasp *Polistes metricus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 339-351. — 1977 b. — Relative inclusive fitness in the social wasp *Polistes metricus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 353-360.

- MEUDEC (M.), 1973 a. — Note sur les variations individuelles du comportement de transport du couvain chez les ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 277, 357-360. — 1973 b. — Expérience de transport du couvain par les ouvrières chez *Tapinoma erraticum* Latr. (Formicidae, Dolichoderinae). *C. R. 96^e Congr. nat. Soc. Savantes*, Toulouse, 1971, 3, Sc., 521-530. — 1973 c. — Sur les variations temporelles du comportement de transport du couvain dans un lot d'ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. (Formicidae, Dolichoderinae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 277, 437-440. — 1974. — Comportement de transport de jeunes ouvrières de *Tapinoma erraticum* L. marquées individuellement dans une colonie avec reine et dans une colonie rendue orpheline. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 279, 779-782. — 1976. — Rôle des stimulations provenant du couvain sur le comportement de transport des nymphes par les ouvrières de *Tapinoma erraticum*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 282, 1041-1043. — 1977. — Le comportement de transport du couvain lors d'une perturbation du nid chez *Tapinoma erraticum*. Rôle de l'individu. *Insectes sociaux*, 24, 345-352. — 1978. — Response to and transport of brood by workers of *Tapinoma erraticum* (Formicidae, Dolichoderinae) during nest disturbance. *Behavioural Processes*, 3, 199-209. — 1979. — *Comportement d'émigration chez la Fourmi Tapinoma erraticum (Latreille); Un exemple de régulation*. Thèse Doct. État, Université de Tours, in 4°, (1) IX + 204 p.; (2) XXIX + 43 fig. + 12 p. Bibliogr.
- MEYER (J. A.), 1966. — Essai d'application de certains modèles cybernétiques à la coordination chez les Insectes sociaux. *Insectes sociaux*, 13, 127-138.
- MICHENER (C. D.), 1966. — The bionomics of a primitively social Bee, *Lasiglossum versatum* (Hymenoptera, Halictidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 39, 193-217. — 1974. — *The social behavior of the Bees. A comparative study*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, XII + 404 p.
- MICHENER (C. D.), CROSS (E. A.), DALY (H. V.), RETTENMEYER (C. W.) et WILLE (A.), 1955. — Additional techniques for studying the behavior of wild Bees. *Insectes sociaux*, 2, 237-246.
- MILOJEVIC (B. D.), 1940. — A new interpretation of the social life of the honey Bee. *Bee World*, 21, 39-41.
- MINCHIN (A. K.), 1937. — Notes on the weaning of a young Koala (*Phascolarctes cinereus*). *Rec. South Austr. Museum, Adelaide*, 6, 1-3 (d'après WILSON, 1975, p. 207).
- MÖGLICH (M.) et HÜLLDOBLER (B.), 1974. — Social carrying behavior and division of labor during nest moving in Ants. *Psyche*, 81, 219-236. — 1975. — Communication and orientation during foraging and emigration in the Ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.*, 101, 275-288.
- MOLES (A.), 1963. — Animal language and information theory. In *Acoustic Behaviour of Animals*, éd. Busnel R. G., Elsevier, 112-131. — 1968. Perspectives for communication theory. In *Animal communication*, Sebeok T.A., éd., Indiana University Press, 627-642.
- MONTAGNER (H.), 1963. — Étude préliminaire des relations entre les adultes et le couvain chez les Guêpes sociales du genre *Vespa* au moyen d'un radio-isotope. *Insectes sociaux*, 10, 153-166. — 1964. — Étude du comportement alimentaire et des relations tropholactiques des mâles au sein de la société de Guêpes, au moyen d'un radio-isotope. *Insectes sociaux*, 11, 301-316. — 1966. — *Le mécanisme et les conséquences des compor-*

- tements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. Thèse Doctorat, Université de Nancy, 143 p.
- MONTAGNER (H.) et PAIN (J.), 1971 a. — Analyse du comportement trophallactique des jeunes Abeilles (*Apis mellifera* L.) par l'enregistrement cinématographique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 272, 297-300. — 1971 b. — Étude préliminaire des communications entre ouvrières d'Abeilles au cours de la trophallaxie. *Insectes sociaux*, 18, 177-192. — 1973. — Étude comparative des communications antennaires dans les sociétés de Guêpes *Vespa* et la société d'Abeilles domestiques. *Proc. VII Congr. I.U.S.S.I.*, London 1973, 281-286.
- MORGAN (B. J. T.), SIMPSON (M. J. A.), HANBY (J. P.) et HALL-CRAGGS (J. H.), 1976. — Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour*, 56, 1-43.
- MOSER (J. C.), BROWNLEE (R. C.) et SILVERSTEIN (R.), 1968. — Alarm pheromones of the Ant *Atta texana*. *J. Insect Physiol.*, 14, 529-535.
- NAARMAN (H.), 1963. — Untersuchungen über Bildung und Weitergabe von Drüsensekreteten bei *Formica* (Hym., Formicidae) mit Hilfe der Radioisotopenmethode. *Experientia*, 19, 412-413 (d'après WILSON, 1971, p. 287).
- NAGEL (U.), 1973. — A comparison of anubis baboons, hamadryas Baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia. *Folia primatologica*, 19, 104-165 (d'après WILSON, 1975, p. 518).
- NOLAN (W. J.), 1924. — The division of labour in the Honeybee. *N. C. Beekeeper*, 10-15 oct., (d'après FREE, 1965).
- O'NEAL (J.) et MARKIN (G. P.), 1973. — Brood nutrition and parental relationships of the imported fire Ant *Solenopsis invicta*. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 8, 294-303.
- ORÖSI-PAL (Z.), 1956. — Az épito alkalom katasa a viaszmirigy muködéséne. *Mékeszet*, 4, p. 105, (d'après FREE, 1965).
- OTTO (D.), 1958. — Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufo pratensis* minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen : Ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. *Wissenschaftliche Abhandlungen der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin*, 30, 1-169.
- PAIN (J.), ROGER (B.), DOUAULT (P.) et AZOEUF (P.), 1973. — Étude quantitative réalisée au moyen d'un radio-isotope (¹⁹⁸Au) des transferts de nourriture de la reine à l'ouvrière et de l'ouvrière à la reine chez l'Abeille domestique (*Apis mellifica ligustica* S.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 277, 209-212.
- PAIN (J.), ROGER (B.) et DOUAULT (P.), 1975. — Variation saisonnière des transferts de nourriture marquée avec ¹⁹⁸Au, de l'ouvrière à la reine chez l'Abeille domestique (*Apis mellifica ligustica* S.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 280, 2677-2681. — 1978. — Les transferts de nourriture chez les Abeilles (*Apis mellifica ligustica* S.) des trois castes dont les deux antennes ont été amputées de quatre articles distaux. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 286, 1455-1458.
- PAMILO (P.) et VEPSÄLÄINEN (K.), 1977. — Heretical notes on the taxonomy of *Formica* s. str. (Hym.). *Proc. VIIIth Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, The Netherlands, 128-129.

- PASSERA (L.), 1963. — Les relations sociales chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym., Formicoidea, Formicidae). *Insectes sociaux*, 10, 103-110. — 1969. — Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latreille et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis xene* Stårcke (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Sc. nat. Zool.*, 11 (12^e sér.), 327-482. — 1974. — Différenciation des soldats chez la Fourmi *Pheidole pallidula* Nyl. *Insectes sociaux* 21, 71-86. — 1977. — Production de soldats dans les sociétés sortant d'hibernation chez la Fourmi *Pheidole pallidula*. *Insectes sociaux*, 24, 131-146. — 1978. — Une nouvelle catégorie d'œufs alimentaires : les œufs alimentaires émis par les reines de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes sociaux*, 25, 117-126. — 1978. — Mise en évidence d'une phérome inhibitrice de la ponte des ouvrières chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera Formicidae). *C. R. Acad. Sc. Paris* D, 286, 1507-1509.
- PAVAN (M.), 1963. — Aspects du comportement chez les Fourmis. *Symposia Genetica Biol. Ital.*, 12, 122-131.
- PEREGRINE (D. J.), PERCY (H. C.) et CHERRETT (J. M.), 1972. — Intake and possible transfer of lipid by the post-pharyngeal glands of *Atta cephalotes* L. (Hym., Formicidae). *Entomol. Exp. Appl.*, 15, 248-249.
- PERSHAD (B. S.), 1966. — L'influence de l'âge sur les échanges de nourriture entre les ouvrières d'*Apis mellifica*. *Insectes sociaux*, 13, 323-328.
- PETERSEN-BRAUN (M.) et BUSCHINGER (A.), 1975. — Entstehung und Funktion eines Thorakalen Kropfes bei Formiciden-Königinnen. *Insectes sociaux*, 22, 51-66.
- PICHON (Y.), ETCHETO (M.), PAIN (J.) et ROGER (B.), 1977. — Différences individuelles de sensibilité olfactive au butanol chez l'Abeille (*Apis mellifica ligustica*). *J. Physiol. Paris*, 126 A.
- PISARSKI (B.), 1972. — La structure des colonies polycaliques de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. *Ekol. Polska*, 20, 111-116.
- PISARSKI (B.) et CZECHOWSKI (W.), 1978. — Influence de la pression urbaine sur la myrmécophage. *Memorabilia Zool.*, 29, 109-128.
- PLATEAUX (L.), 1960. — Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents. I. *Leptothorax nylanderi* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Insectes sociaux*, 7, 163-170. — 1970. — Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. Morphologie et biologie comparée des castes. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 12 (12^e sér.), 373-478. — 1971. — Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II. Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 13 (12^e sér.), 1-90. — 1976. — Hybridation expérimentale de deux espèces de Fourmis *Leptothorax*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 117, 255-271.
- PLATEAUX-QUENU (C.), 1962. — Biology of *Halictus marginatus* Brullé. *J. Apicult. Res.*, 1, 41-51. — 1972. — *La biologie des Abeilles primitives*. Masson, Paris, 200 p.
- POLDI (B.), 1963. — Studi sulla formazione dei nidi nei formicidi. I. *Tetramorium caespitum* L. *Symposia Genetica Biol. Ital.*, 12, 132-199. — 1965. — Études sur la fondation des nids chez les Fourmis. II. Élevage artificiel d'une larve de *Tetramorium caespitum* L. *Proc. V Congr. I.U.S.S.I.*, Toulouse, 1965, 323-329.
- PRADO (L.), 1973. — Le comportement de découpage des feuilles chez *Atta sexdens*. *Insectes sociaux*, 20, 133-144.
- PRATTE (M.) et GERVET (J.), 1978. — Stimulations sociales et persistance du comportement de fondation chez la Guêpe *Polistes*. *Bull. Int. Sect. Franç. U.I.E.I.S.*, 1978, 52-53.

- PROVOST (E.), 1978. — Étude de la fermeture du groupe social et de l'approvisionnement de la société chez quelques Fourmis : rôle éventuel de la reine. *Bull. Int. Sect. Franç. U.I.E.I.S.*, 1978, 72-73.
- PUKOWSKI (E.), 1933. — Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Zeitsch. Morphol. Ökol. Tiere*, 27, 518-586 (d'après WILSON, 1971, p. 130).
- RABAUD (E.), 1937. — *Phénomène social et sociétés animales*. F. Alcan, Paris, XI + 321 p.
- RAIGNIER (A.), 1952. — *Vie et mœurs des Fourmis*. Payot, Paris, 224 p.
- RÉAUMUR (R. A. F. de), 1742 a. — *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*. 6, Imprimerie Royale, Paris, 608 p. (d'après ROUBAUD, 1916, p. 123). — 1742 b. — *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*. VII, *Histoire des Fourmis*. 1^{re} éd. anglaise par W. M. WHEELER, 1926 (Londres, Knoff, 280 p.). 2^e éd. par Ch. PEREZ, 1929 (Paris, Lechevalier, 116 p., 2 pl. h. t.).
- REUTER (O. M.), 1913. — *Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte*. R. Friedländer und Sohn Ver. Berlin, 448 p., 84 fig. (d'après BARONI-URBANI, 1966, p. 173).
- RIECHERT (S. E.), 1978. — Games spiders play : behavioral variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 135-162.
- RISSING (S. W.) et WHEELER (J.), 1976. — Foraging responses of *Veromessor pergandei* to change in seed production (Hym., Formicidae). *Pan-Pac. Entomol.*, 52, 63-72.
- ROBINSON (S. W.) et CHERRETT (J. M.), 1974. — Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood pheromones of the leaf-cutting Ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae, Attini) as a component in an attractive bait. *Bull. Ent. Res.*, 63, 519-529.
- ROGER (B.), DOUAULT (P.) et PAIN (J.), 1978. — Étude des transferts de nourriture au cours des saisons chez les mâles d'Abeilles (*Apis mellifica ligustica* S.) au moyen d'un radio-isotope (¹⁹⁸Au). Comparaison entre les trois castes. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 286, 1149-1152.
- ROGER (B.), PAIN (J.) et DOUAULT (P.), 1975. — Étude quantitative réalisée au moyen d'un radio-isotope (¹⁹⁸Au) des transferts de nourriture de l'ouvrière à un mâle d'Abeille (*Apis mellifica ligustica* S.). *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 280, 1587-1591.
- ROLAND (C.), 1969. — Note préliminaire à l'étude de la répartition des tâches chez les ouvrières de l'espèce *Paravespula vulgaris* L. *Insectes sociaux*, 16, 149-158.
- RÖSCH (G. A.), 1925-1930. — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I and II. *Zeitschr. Vergl. Physiol.*, 2, 571-631; 12, 1-71 (d'après LINDAUER, 1961, p. 15).
- RÖSELER (P. F.), 1967. — Arbeitsteilung und Drüsenzustände in Hummelvölkern. *Naturwissenschaften*, 54, 146-147 (d'après MICHENER, 1974, p. 123).
- ROSENGREN (R.), 1971. — Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood Ants of the genus *Formica*. *Acta Zool. Fennica*, 133, 1-106. — 1977. — Foraging strategy of wood Ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zool. Fennica*, 149, 1-30.
- ROTHENBUHLER (W. C.), 1967. — Genetic and evolutionary considerations of social behavior of Honeybees and some related Insects. In *Behavior-Genetic Analysis*, J. HIRSCH, éd., McGraw Hill, 61-106.
- ROUBAUD (E.), 1908. — Gradation et perfectionnement de l'instinct chez les Guêpes solitaires d'Afrique du genre *Synagris*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 147, 695-697. — 1910 a. — Recherches sur la biologie des *Synagris*. Évolution de l'instinct chez les Guêpes solitaires. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 79, 1-21. — 1910 b. — Évolution de l'instinct chez les Vespides : aperçus biologiques sur les Guêpes sociales d'Afrique du genre *Belonogaster*

- Sauss. C. R. *Acad. Sc. Paris*, 151, 553-556. — 1916. — Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. *Ann. Sc. Nat.*, 10 (1), 1-160. — 1924 — Histoire des Anacamptomyies, Mouches parasites des Guêpes sociales d'Afrique. *Ann. Sc. nat., Zool.*, 7, 197-248, 2 pl.
- RUFFIÉ (J.), 1977. — Entretien avec J. RUFFIÉ. Dans « Les grilles du temps », *Le Monde*, 20 et 21 décembre 1977.
- SAKAGAMI (S. F.), 1953. — Arbeitsteilung der Arbeiterinnen in einem Zwergwolk, bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (6, Zool.), 11, 343-400 (d'après MICHENER, 1974, p. 126).
- SAKAGAMI (S. F.) et FUKUDA (H.), 1968. — Life tables for worker Honeybees. *Researches on Population Ecology*, 10, 127-139 (d'après WILSON, 1971).
- SAKAGAMI (S. F.) et HAYASHIDA (K.), 1962. — Work efficiency in heterospecific ant groups composed of hosts and their labour parasites. *Anim. Behav.*, 10, 96-104.
- SCHLEIDT (W. M.), 1976. — On individuality: the constituents of distinctiveness. In *Perspectives in Ethology*, P. P. G. BATESON et P. H. KLOPFER, éd., 2, 299-310.
- SCHMIDT (A.), 1938. — Geschamacksphysiologische Untersuchungen an Ameise. *Zeits. Vergl. Physiol.*, 25, 351-378 (d'après HOWARD et TSCHINKEL, 1976, p. 176).
- SCHMIDT (G. H.), 1969. — Ein Beitrag zur Frühjahrsaktivierung der hügelbauenden Waldameisen. *Zool. Beitr.*, 15, 171-183.
- SCHNEIDER (P.), 1972. — Versuche zur frage der individuellen Futterverteilung bei der Kleinen rote waldameise (*Formica polyctena* Foerst.). *Insectes sociaux*, 19, 279-299.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1933. — Studies on army Ants in Panama. *J. Comp. Psychol.*, 15, 267-299 (d'après LE MASNE, 1951, p. 1106). — 1938. — A theory of army-ant behavior based upon the analysis of activities in a representative species. *J. Comp. Psychol.*, 25, 51-90 (d'après SCHNEIRLA, 1971). — 1945. — The army-Ant behavior pattern: nomad-statory relations in the swarmers and the problem of migration. *Biol. Bull*, 88, 166-193 (d'après LE MASNE, 1951, p. 1106). — 1971. — *Army ants. A study in social organization*. H. R. TOPOFF, éd., Freeman and Co, San Francisco, XX + 349 p.
- SCHREIBER (J. R.), 1974. — Isolation of *Attini* brood from the social environment (Hymenoptera, Formicidae). *Ent. News*, 85, 303-314.
- SIEBOLD (C. T. E.) VON, 1871. — *Beitrage zur Parthenogenesis der Arthropoden*. Leipzig (d'après JANET, 1903, p. 72).
- SITBON (G.), 1967 a. — L'effet de groupe chez l'Abeille I. L'Abeille d'hiver, survie et consommation de candi des Abeilles isolées ou groupées. *Ann. Abeille*, 10, 67-82. — 1967 b. — L'effet de groupe et la mortalité des Abeilles d'hiver et d'été, isolées et groupées. *Ann. Abeille*, 10, 203-212.
- SMITH (M. V.), 1972. — Marking bees and queens. *Bee World*, 53, 9-13.
- SPRADBERY (J. P.), 1973. — *Wasps*. Seattle, Univ. Washington Press, 408 p. (d'après HÖLLDOBLER, 1977, p. 450).
- STRADLING (D. J.), 1970. — The estimation of worker ant (Hym., Formicidae) populations by the mark-release-recapture method: an improved marking technique. *J. Anim. Ecol.*, 39, 575-591. — 1978. — Food and feeding habits of Ants. In *Production ecology of Ants and Termites*, M. V. BRIAN, éd. Cambridge University Press, 81-106.

- STEINER (R.), 1970. — Étude descriptive de quelques activités et comportements de base de *Spermophilus colombianus colombianus* (Ord) I. Locomotion, soins du corps, alimentation, fouissage, curiosité et alarme, reproduction. II. Vie de groupe *Rev. Comp. Anim.* 4, (1), 3-21; (2), 23-42.
- STUMPER (R.), — 1954. — Deux grandes figures de la science des Insectes sociaux. E. WASMANN et A. FOREL, *Insectes sociaux*, 1, 345-369. — 1962. — Sur un effet de groupe chez les femelles de *Camponotus vagus* (Scopoli). *Insectes sociaux*, 9, 329-333.
- SUDD (J. H.), 1957. — Communication and recruitment in Pharaoh's Ant *Monomorium pharaonis* (L.). *J. Anim. Behav.*, 5, 104-109. — 1967. — *An introduction to the behaviour of Ants*. R. Cunningham and Sons Ltd, Alva, VIII + 200 p., 2^e éd., 1970, Arnold Ltd Ed.
- TOHME (G.), 1972. — *Écologie, Biologie de la reproduction et éthologie de Messor ebeninus* (Forel). Thèse Doct. Sc. Nat., Toulouse, II + 336 p.
- TOPOFF (H.), BOSHERS (M.) et TRAKIMAS (W.), 1972. — A comparison of trail following between follow and adult workers of the army Ant (*Neivamyrmex nigrescens*). *Anim. Behav.*, 20, 361-366.
- TOPOFF (H.), LAWSON (K.) et RICHARDS (P.), 1973. — Trail following in two species of the army ant genus *Eciton*: comparison between major and intermediate-sized workers. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 66, 109-111.
- TOROSSIAN (C.), 1959. — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*. *Insectes sociaux*, 6, 369-374. — 1960. — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez *Tapinoma erraticum*. *Insectes sociaux*, 7, 171-174. — 1961. — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi d'Argentine : *Iridomyrmex humilis*. *Insectes sociaux*, 8, 189-191. — 1967. — Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. II. Éthologie et comportement alimentaire de *Dolichoderus quadripunctatus*. : les échanges trophallactiques proctodéaux des Dolichoderidae. *Rev. du comportement*, n° 5, 73-90. — 1972. — Étude des communications antennaires chez les Formicoidea. Analyse par enregistrement photo-cinématographique du comportement trophallactique des ouvrières de *Dolichoderus quadripunctatus* lors d'échanges alimentaires pratiqués au bénéfice du couvain. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 275, 2759-2761. — 1973 a. — Étude des communications antennaires chez les Formicoidea. Analyse du comportement trophallactique lors d'échanges alimentaires pratiqués entre ouvrières de la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 277, 1381-1384. — 1973 b. — Étude des communications antennaires chez les Formicoidea. Analyse du comportement trophallactique des ouvrières de *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) lors d'échanges alimentaires pratiqués au bénéfice des sexués de la colonie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 277, 2073-2075. — 1978. — Formation des œufs abortifs trophiques (œufs « alimentaires »), chez la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 286, 1889-1892.
- TRANIELLO (J.F.A.), 1977. — Recruitment behavior, orientation and the organization of foraging in the Carpenter Ant *Camponotus pennsylvanicus* De Geer. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 61-79.
- TRICOT (M. C.), PASTEELS (J. M.) et TURSCH (B.), 1972. — Phéromones stimulant et inhibant l'agressivité chez *Myrmica rubra*. *J. Insect Physiol.*, 18, 499-509.
- TURILLAZZI (S.) et PARDI (L.), 1977. — Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). *Monit. Zool. Ital.* 11, 101-112.
- VERRON (H.), 1963. — Rôle des stimuli chimiques dans l'attraction sociale chez *Calotermes flavicollis* (Fabr.). *Insectes sociaux*, 10, 167-335. — 1973. — Comportement olfactif de *Lasius niger*. *Insectes sociaux*, 20, 65-70. — 1974. — Note sur l'évolution temporelle de l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 279, 1389-1391. — 1976 a. — Note sur la stabilité de certains traits éthologiques chez les ouvrières de *Lasius niger*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 283, 671-674. — 1976 b. — Note sur quelques caractéristiques éthologiques des ouvrières de diverses espèces d'Hyménoptères Formicidae : *Lasius flavus*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 282, 659-661. — 1976 c. — Note sur quelques caractéristiques éthologiques des ouvrières de diverses espèces d'Hyménoptères Formicidae : *Formica fusca*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 283, 841-843. — 1976 d. — Note sur quelques caractéristiques éthologiques des ouvrières de diverses espèces d'Hyménoptères Formicidae : *Dendrolasius*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 282, 581-583. — 1977. — Note sur la manifestation de traits éthologiques distinctifs chez les ouvrières de *Lasius niger*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 285, 419-421.
- VERRON (H.) et BARREAU (S.), 1974. — Une technique de marquage des Insectes de petite taille. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 108, 259-262.
- VOWLES (D. M.), 1952. — Individual behaviour patterns in Ants. *Adv. Sc.*, X, 37, 18-21. — 1955. — The foraging of Ants. *British J. Anim. Behav.*, 3, 1-13.
- WALLIS (D. I.), 1961. — Food-sharing behaviour of the Ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca*. *Behaviour*, 17, 17-47. — 1962 a. — Behaviour patterns of the Ant *Formica fusca*. *Anim. Behav.*, 10, 105-111. — 1962 b. — The relation between hunger activity and worker function in an Ant colony. *Proc. Zool. Soc. London*, 139, 589-695. — 1964. — The foraging behaviour of the Ant *Formica fusca*. *Behaviour*, 23, 149-176. — 1965. — Division of labour in Ant colonies. *Symp. Zool. Soc. London*, 14: *Social Organization of Animal Communities*, 97-112.
- WALOFF (N.), 1957. — The effect of the number of queens of the Ant *Lasius flavus* on their survival and the rate of development in the first brood. *Insectes sociaux*, 4, 391-408.
- WALSH (J. P.) et TSCHINKEL (W. R.), 1974. — Brood recognition by contact pheromone in the imported fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Anim. Behaviour*, 22, 695-704.
- WASMANN (E.), 1899. — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. *Zoologica*, 26, 132 p., 3 pls. — 1910. — Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. *Biol. Centralbl.*, 30, 453-464, 475-496, 515-524 (d'après BARONI-URBANI, 1966, p. 173). — 1920. — *Die Gaetpflege der Ameisen ihre biologischen und philosophischen Probleme*. Heft 1, Shaxel's Abhandl. zur. theoret. Biol., XVII + 176 p., 2 pls. (d'après WHEELER, 1926, p. 277).
- WATKINS (J. F.), 1964. — Laboratory experiments on the trail following of army Ants of the genus *Neivamyrmex* (Formicidae, Dorylinae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 37, 22-28.
- WATKINS (J. F.) et COLE (T. W.), 1966. — The attraction of army Ant workers to secretions of their queens. *Texas Journ. Sc.*, 18, 254-265.
- WAUTIER (V.), 1971. — Un phénomène social chez les Coléoptères : le gréganisme des *Brachinus* (Caraboidea Brachinae). *Insectes sociaux*, 18, n° 3 bis, 84 p.
- WEHNER (R.), 1969. — Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). *Revue Suisse Zool.*, 76, 371-381.

- WEIR (J. S.), 1957. — Effects of anaesthetics on workers of the Ant *Myrmica*. *J. Exp. Biol.*, 34, 464-468. — 1958 a. — Polyethism in workers of the Ant *Myrmica*. *Insectes sociaux*, 5, 97-127. — 1958 b. — Polyethism in workers of the Ant *Myrmica* (Part II). *Insectes sociaux*, 5, 315-339. — 1959. — Egg-masses and early larval growth in *Myrmica*. *Insectes sociaux*, 6, 187-201.
- WEST EBERHARD (M. J.), 1969. — The social biology of polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 140, 1-101.
- WHEELER (W. M.), 1910. — *Ants, their structure, development and behaviour*. Columbia University Press, New York, 14^e éd., 1965, XXV + 663 p. — 1918. — A study of some Ant larvae, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among Insects. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 57, 293-343. — 1926. — *Les sociétés d'Insectes. Leur origine. Leur évolution*. Doin, Paris, 468 p., 61 figs. *The social Insects, their origin and evolution*. Bruce and Co, New York, XVIII + 378 p., 48 pl. + 1 fig. (1928).
- WHITFORD (W. G.), 1976. — Foraging behavior of Chihuahuan Desert harvester Ants. *Amer. Midl. Nat.*, 95, 455-458.
- WHITFORD (W. G.), JOHNSON (P.) et RAMIREZ (J.), 1976. — Comparative ecology of the harvester Ant *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *Insectes sociaux*, 23, 117-132.
- WICKLER (W.), 1971. — *Les lois naturelles du mariage*. Flammarion, Paris, 268 p.
- WILSON (E. O.), 1962 a. — Chemical communication among workers of the fire Ant *Solenopsis saevissima* (F. Smith). 2. An information analysis of the odour trail. *Anim. Behav.*, 10, 148-158. — 1962 b. — Chemical communication among workers of the fire Ant *Solenopsis saevissima* (F. Smith). 3. The experimental induction of social responses. *Anim. Behav.*, 10, 159-164. — 1963. — The social biology of Ants. *Ann. Rev. Entomol.*, 8, 345-368. — 1966. — Behaviour of social Insects. *Symp. Roy. Entomol. Soc. London*, 3, 81-96. — 1967. — The superorganism concept and beyond. In *L'effet de groupe chez les Animaux*, Colloq. Intern. C.N.R.S., Paris, 173, 1967, 27-39. — 1968. — The ergonomics of caste in the Social Insects. *Amer. Naturalist*, 102, 41-66. — 1971. — *The Insect Societies*. Belknap Press Harvard, Cambridge, X + 548 p. — 1974. — Aversive behavior and competition within colonies of the Ant *Leptothorax curvispinosus*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 67, 777-780. — 1975 a. — *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, IX + 698 p. — 1975 b. — *Leptothorax duloticus* and the beginnings of slavery in Ants. *Evolution*, 29, 108-119. — 1976 a. — A social ethogram of the neotropical arboreal Ant *Zacryptocerus varians* (F. Smith). *Anim. Behav.*, 24, 354-363. — 1976 b. — Behavioral discretization and the number of castes in an Ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 141-154.
- WILSON (E. O.) et EISNER (T.), 1957. — Quantitative studies of liquid food transmission in Ants. *Insectes sociaux*, 4, 157-166.
- WILSON (E. O.) et FAGEN (R. M.), 1974. — On the estimation of total behavioral repertoires in Ants. *New York Entomol. Soc.*, 82, 106-112.
- WILSON (E. O.) et HUNT (G. L.), 1966. — Habitat selection by the queens of two field-dwelling species of Ants. *Ecology*, 47, 485-487.
- WÜST (M.), 1973. — Stomodale und proctodeale sekrete von ameisenlarven und ihre biologische bedeutung. *Proc. VII Int. Congr. I.U.S.S.I.*, London, 1973, 412-418.