

UNIVERSITE PARIS XIII

THESE

Présentée pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS XIII
en Biologie du comportement
par
Jean-Luc MERCIER

LES COMMUNICATIONS SOCIALES CHEZ LA FOURMI <i>POLYRHACHIS LABORIOSA</i> (HYMENOPTERA : FORMICIDAE)

soutenue le 26 septembre 1997 devant le jury composé de :

A. DEJEAN	Professeur.....	Président (Université Paris XIII)
D. CHERIX	Professeur.....	Rapporteur (Musée zoologique de Lausanne, Suisse)
A. HEFETZ	Professeur.....	Rapporteur (Université de Tel-Aviv, Israël)
J. PASTEELS	Professeur.....	Rapporteur (Université Libre de Bruxelles, Belgique)
P. JAISON	Professeur.....	Examineur (Université Paris XIII)
A. LENOIR	Professeur.....	Examineur (Université de Tours)
		(Directeur de thèse)

Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, CNRS URA 2214

RESUME

Polyrhachis laboriosa est une formicine arboricole de la forêt équatoriale africaine, qui forme des sociétés polycaliques comprenant jusqu'à 8000 individus. Cette espèce pratique un **fourragement individuel** ainsi qu'un **fourragement avec recrutement de groupe sans leader**. La stratégie de récolte alimentaire et d'exploration du milieu sont en relation étroite avec les capacités d'apprentissage et de mémorisation des ouvrières. Le type de stratégie employée est déterminé par le comportement de la première ouvrière découvreuse. L'exploitation des petites sources fait appel à une **orientation visuelle**. Face à des sources de grande taille, il existe une **synergie d'action entre le repérage visuel et le marquage chimique issu de l'ampoule rectale**, qui joue un rôle dans l'**orientation** des ouvrières vers la source de nourriture. La **stimulation** des ouvrières lors du recrutement est assurée par un **comportement d'invitation** à l'intérieur du nid et sur la piste. L'importance du repérage visuel se manifeste aussi par l'existence d'un **comportement de saut**, qui est la résultante d'une décision individuelle appropriée en réponse aux variations du milieu. Ce comportement n'émerge que s'il est nécessaire pour une meilleure exploitation de la nourriture ou l'exploration d'un territoire plus vaste et sa pérennité temporelle est le fruit d'un apprentissage individuel en relation directe avec les capacités de l'individu à mémoriser la structure du milieu. L'optimisation de l'exploitation des ressources du milieu se manifeste aussi dans les relations que *P. laboriosa* maintient avec les autres fourmis en compétition. Bien que très agressive au niveau intraspécifique, elle manifeste vis-à-vis de certaines espèces syntopiques des **comportements ritualisés** qui lui permettent de détourner l'agressivité des espèces compétitrices et de mieux exploiter des ressources occupées par d'autres. Elle développe aussi ce même type de comportement sur son territoire vis-à-vis de reines fondatrices homospécifiques. Cette stratégie lui permet de se maintenir et de se développer dans un milieu où elle n'est pas dominante, et **d'acquérir dans certaines conditions un statut d'espèce dominante**.

SUMMARY

Polyrhachis laboriosa is an arboreal formicine ant of the African equatorial forest. Colonies are **polycalic** and contain up to 8 000 individuals. Foraging strategy of this species is double : **individual foraging** and **group recruitment without a leader**. The trail pheromone is originating from the **hindgut**. The kind of strategy employed depends on the individual behaviour of the first forager. Foraging on small food-sources is based on **visual orientation**, while both **visual and chemical orientation** are used during the exploitation of large food-sources. The recruiter stimulates several workers in the nest with an invitation behaviour. Visual orientation remains also through a **jumping behaviour**, which results from an individual decision to environmental variations. It appears only when necessary, for a best exploitation of a food-source or for the exploration of new territories. Optimization of the exploitation of environmental resources is also facilitated by **ritualized displays** developed by *P. laboriosa*, in response to the aggressive behavior of other ant species in competition. Such behaviours also arise when facing homospecific founding queens on its own territory, and permit this **usually non dominant species** to be maintained on the territories of dominant species and sometimes to become itself **dominant**.

REMERCIEMENTS

Encore quelques lignes et la page sera tournée ! S'il me fallait retirer une impression et une seule de ces quelques années de travail, ce serait sans conteste la joie que j'ai retirée à travailler sur *Polyrhachis laboriosa*, une espèce animale si belle et si peu agressive ! Elle est à l'image de la plupart des gens que j'ai côtoyés dans ma recherche et de tous ceux avec lesquels j'ai réellement travaillé !

Je voudrais tout d'abord remercier très vivement le Professeur Alain Dejean, qui a gentiment accepté de présider le jury, mais aussi et surtout pour les échanges aussi bien scientifiques qu'amicaux qu'il m'a témoignés tout au long de ma recherche.

J'aimerais remercier tout particulièrement le Professeur Alain Lenoir, qui a cru en moi jusqu'au bout et s'est battu pour que je puisse mener ce travail à son terme dans les meilleures conditions. Au delà de la connaissance qu'il m'a transmise, il m'a toujours manifesté gentillesse et générosité, (comme il a coutume de le faire avec les gens qui l'entourent), même lorsqu'il lui fallait resserrer les boulons.

Je tiens à remercier le Professeur Jacques Pasteels qui, bien que déjà sollicité à maintes et maintes reprises par les ex-futurs Docteurs de l'Université Paris XIII, a eu la gentillesse de bien vouloir être rapporteur et venir une fois de plus participer aux débats.

J'exprime aussi toute ma gratitude au Professeur Daniel Chérix, qui a accepté de juger ce travail en tant que rapporteur et de me faire part de ses critiques et réflexions.

C'est un réel plaisir de compter le Professeur Abraham Hefetz parmi les membres du jury, comme rapporteur aussi bien que comme chercheur érudit que j'ai appris à connaître au cours de ses multiples séjours au laboratoire.

Je remercie aussi le Professeur Pierre Jaisson qui, il y a quelques années, a bien voulu me donner ma chance en m'accueillant dans son laboratoire, et pour son humour au cours de nos échanges non scientifiques.

J'aimerais aussi remercier les personnes qui m'ont aidées directement dans la réalisation technique de ce travail :

- Le Professeur Johan Billen et le Docteur Éric Schoeters, pour leur collaboration dans la recherche de glandes tarsales au MET.

- Marie-Claire Malherbe, pour ses coups de main expérimentés au MEB et sa gentillesse, ainsi que M. Chiron, qui nous a formés et facilité l'accès au microscope de son propre laboratoire.

- Le Professeur Jean-Louis Amiet, qui par sa gentillesse et sa connaissance inégalée du terrain, m'a été d'une aide matérielle et morale précieuse lors de mes séjours au Cameroun. Je n'oublierai pas non plus l'équipe Camerounaise à laquelle son nom reste associé en même temps que celui des Dejean : Champlain, Martin (Le Prince), Maurice, Paul-Robinson et Ruth, qui m'ont souvent donné de sacrés coups de mains, mais aussi offert leur amitié.

- Messieurs Dusselier, Devernoux et Berry, détachées du CIRAD auprès de l'IRA au Cameroun, qui m'ont autorisés à travailler sur la plantation expérimentale de Minkomeyos.

- Mesdames Endjineayo et Nkouendjin, secrétaires de la Mission de Coopération Française à Yaoundé, ainsi que Monsieur André Protopopov, Directeur de l'IIJS, qui m'ont grandement aidés dans le soutien logistique de mes différentes missions au Cameroun.

- Le Docteur Jean-Luc Durand (l'autre!), qui a toujours répondu à mes problèmes de statistique quelle que soit l'heure à laquelle je l'appelais.

- Raphaële Durand et Estelle Dubourg, qui m'ont aidé dans la réalisation de certaines expériences.

- Jérôme Orivel, pour les multiples services qu'il m'a rendus ces derniers temps et pour son amitié.

- Andréa Dejean, pour les traductions d'articles, mais aussi pour son hospitalité.

Je veux adresser des remerciements très profonds à Monique et aux "Vamps", sans lesquelles, il faut le dire, le travail de chercheur serait bien plus difficile encore ! Merci à Monique pour son sourire et sa disponibilité même sous les tonnes de dossiers ; à Denise, pour son aide dans la recherche bibliographique ; à Alice, pour sa compétence à résoudre tous nos problèmes de gestion et à Martine, pour l'impression de calme qui émane de son regard. J'y associerai aussi Simone (toujours attentionnée !), Germaine et son accent, ainsi bien sûr que l'incontournable pilier du 5^e, Yvonnick, avec qui j'ai partagé de nombreux moments de réflexion, sans oublier le roi de l'informatique (Alain, alias "touche-pas à l'écran !"), qui m'a toujours laissé sa porte ouverte.

Bien sur, je tiens aussi à remercier très vivement Christine (à propos, tu connais l'histoire de la taupe qui...), Dominique et Patrick, qui manient humour et sérieux avec talent, et dont la générosité m'a souvent été d'un grand réconfort !

Je tiens aussi à exprimer toute ma gratitude au personnel du Laboratoire de Tours qui m'abrite en ce moment, chercheurs, enseignants, techniciens et administratifs, pour l'accueil très chaleureux qu'ils ont réservé à ma famille et à moi-même lorsque nous sommes arrivés l'année dernière. Je pense aussi à Raphaël, exilé comme moi de Villetaneuse, que j'ai réellement découvert cette année, ainsi qu'à Anne. Ils ont partagé avec moi les moments les plus durs de cette histoire et ont grandement contribué à la réalisation de ce travail. Je suis heureux de les avoir pour amis ! Merci aussi à David pour les derniers moments, passés en sa présence.

Je tiens à exprimer toute mon amitié à mes compagnons de galère, Ana et Omar (exilés encore plus loin !), Thibaud (exilé moins loin, mais tout de même !), Abdallah (qui ne va pas tarder à l'être !), Renée (seule fidèle au poste !), Cathy (que l'on espère voir revenir de son exil !), Nathalie (qui pourrait bien partir aussi !), Véro, Bruno, Valérie et Catherine. J'espère une seule chose : celle de ne pas vous perdre de vue !

Je pense aussi tout particulièrement à mon frère Charles, qui m'a toujours soutenu malgré les moments difficiles qu'il traverse quotidiennement au Cameroun.

Enfin, j'exprimerai ma plus vive gratitude à mes parents, qui ont patiemment contribué durant de longues années à édifier les fondations qui ont permis la réalisation de ce travail, ainsi qu'à toute ma famille et à ma belle-famille, pour leur soutien moral et matériel.

Je dédie cette thèse à Claire, Camille, Emmanuelle et Lucie, pour tous les moments passés à supporter, endurer et surtout attendre...Je vous aime !

TABLE DES MATIERES

RÉSUMÉ.....	2
SUMMARY	3
INTRODUCTION GÉNÉRALE	10
1 PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE <i>POLYRHACHIS LABORIOSA</i> (F. SMITH) (1858)	15
<i>1.1 CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ESPÈCE.....</i>	<i>15</i>
1.1.1 SYSTÉMATIQUE	15
1.1.2 CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DE L'ESPÈCE.....	16
1.1.3 DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE	16
1.1.4 SITES D'ÉTUDE	18
1.1.5 CLIMATOLOGIE DE LA RÉGION DE YAOUNDÉ.....	19
1.1.6 HABITAT	20
1.1.7 TECHNIQUES D'ÉLEVAGE.....	20
1.1.7.1 CONDITIONS D'ÉLEVAGE AU LABORATOIRE	20
1.1.7.2 CONDITIONS D'ÉLEVAGE AU CAMEROUN	20
<i>1.2 STRUCTURE DES SOCIÉTÉS DE POLYRHACHIS LABORIOSA</i>	<i>20</i>
1.2.1 STRUCTURE DES NIDS	20
1.2.2 COMPOSITION DES COLONIES	25
1.2.2.1 DÉFINITIONS	25
1.2.2.2 ANALYSE DE LA COMPOSITION DES NIDS	25
<i>1.3 ÉVALUATION DE LA TAILLE DES SOCIÉTÉS DE P. LABORIOSA.....</i>	<i>26</i>
1.3.1 DISTRIBUTION DES NIDS.....	29
1.3.1.1 DISTRIBUTION DES NIDS DE <i>P. LABORIOSA</i> DANS LA PLANTATION.....	29
1.3.2 ETUDE DE L'AGRESSIVITÉ ENTRE OUVRIÈRES ISSUES DE NIDS DIFFÉRENTS LORS DE RENCONTRES DYADIQUES EN LABORATOIRE.	30
1.3.3 DISTRIBUTION DES SOCIÉTÉS SUR LA PLANTATION.	31
<i>1.4 DISCUSSION GÉNÉRALE DU CHAPITRE 1</i>	<i>35</i>

2 ADAPTATION DE L'EXPLORATION ET DE LA RÉCOLTE ALIMENTAIRE PAR LES OUVRIÈRES DE <i>POLYRHACHIS LABORIOSA</i> AUX CONDITIONS DU MILIEU.....	37
2.1 INTRODUCTION.....	37
2.2 DYNAMIQUE DU FOURRAGEMENT SUR UNE SOURCE DE TAILLE IMPORTANTE ...	41
2.2.1 INTRODUCTION	41
2.2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	41
2.2.2.1 DYNAMIQUE DU FOURRAGEMENT EN FONCTION DU TEMPS	41
2.2.2.2 ANALYSE COMPORTEMENTALE DU MARQUAGE	43
2.2.2.3 TESTS STATISTIQUES.....	45
2.2.3 RÉSULTATS	45
2.2.3.1 DYNAMIQUE DU FOURRAGEMENT EN FONCTION DU TEMPS	45
2.2.3.2 ANALYSE COMPORTEMENTALE DU MARQUAGE	46
2.2.4 DISCUSSION	47
2.3 ADAPTATION COMPORTEMENTALE DES FOURRAGEUSES À L'EXPLOITATION D'UNE SOURCE ALIMENTAIRE SUCRÉE	50
2.3.1 INTRODUCTION	50
2.3.2 ANALYSE COMPORTEMENTALE EN FONCTION DE LA NATURE DE LA SOURCE.....	50
2.3.2.1 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	50
2.3.2.2 RÉSULTATS	52
2.3.3 ANALYSE COMPORTEMENTALE EN FONCTION DE LA TAILLE DE LA SOURCE.....	54
2.3.3.1 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	54
2.3.3.2 RÉSULTATS	57
2.3.4 DISCUSSION	71
2.4 ANALYSE COMPORTEMENTALE DU FOURRAGEMENT EN NATURE.....	74
2.4.1 INTRODUCTION	74
2.4.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	74
2.4.3 RÉSULTATS	75
2.4.3.1 INITIATION DU RECRUTEMENT	75
2.4.3.2 ÉVOLUTION DU FOURRAGEMENT	77
2.4.4 DISCUSSION	82
2.5 INFLUENCE DU MARQUAGE SUR LE COMPORTEMENT DES FOURRAGEUSES.....	83
2.5.1 DÉTERMINATION DE L'ORIGINE GLANDULAIRE DU MARQUAGE DE PISTE	84
2.5.1.1 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	86
2.5.1.2 RÉSULTATS	88
2.5.1.3 DISCUSSION	93
2.5.2 RÔLE DU MARQUAGE DANS L'ORIENTATION DES OUVRIÈRES.....	94
2.5.2.1 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	95
2.5.2.2 RÉSULTATS	97
2.5.2.3 DISCUSSION	103
2.5.3 RÔLE DU MARQUAGE DANS LA STIMULATION DES OUVRIÈRES.....	106
2.5.3.1 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	106
2.5.3.2 RÉSULTATS	107
2.5.4 DISCUSSION	110
2.6 DISCUSSION GÉNÉRALE DU CHAPITRE 2	111

3 IMPORTANCE RELATIVE DU MARQUAGE CHIMIQUE ET DU REPÉRAGE VISUEL SUR LE SYSTÈME D'EXPLORATION ET DE FOURRAGEMENT DE <i>POLYRHACHIS LABORIOSA</i>.	116
3.1 INTRODUCTION.....	116
3.2 IMPORTANCE DU REPÉRAGE VISUEL PAR RAPPORT AU MARQUAGE CHIMIQUE	119
3.2.1 INTRODUCTION	119
3.2.2 MATÉRIEL ET METHODE	119
3.2.3 RÉSULTATS	122
3.2.3.2 ANALYSE DU COMPORTEMENT DE MARQUAGE	124
3.2.3.3 ANALYSE DE LA FRÉQUENCE DES DEMI-TOURS	124
3.2.4 DISCUSSION	125
3.3 EMERGENCE D'UN COMPORTEMENT ADAPTÉ AU MILIEU ENVIRONNANT : LE SAUT	126
3.3.1 INTRODUCTION	126
3.3.2 OBSERVATIONS COMPORTEMENTALES	127
3.3.2.1 OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES.....	127
3.3.2.2 ANALYSE COMPORTEMENTALE DU SAUT	128
3.3.3 ÉMERGENCE SPONTANÉE DU COMPORTEMENT DE SAUT EN LABORATOIRE AU COURS DE L'EXPLORATION ET DU FOURRAGEMENT.....	129
3.3.3.1 MATÉRIEL ET MÉTHODE	129
3.3.3.2 RÉSULTATS	129
3.3.3.3 DISCUSSION	130
3.3.4 APPRENTISSAGE DU SAUT EN LABORATOIRE, AU COURS DE L'EXPLORATION ET DU FOURRAGEMENT.....	132
3.3.4.1 MATÉRIEL ET MÉTHODE	132
3.3.4.2 RÉSULTATS	134
3.3.4.3 DISCUSSION	138
3.3.5 ÉMERGENCE DU COMPORTEMENT DE SAUT EN MILIEU NATUREL.....	139
3.3.5.1 MATÉRIEL ET MÉTHODE	139
3.3.5.2 RÉSULTATS	141
3.3.5.3 DISCUSSION	146
3.4 DISCUSSION GÉNÉRALE DU CHAPITRE 3	148
4 ÉTUDE DE L'AGRESSIVITÉ INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUE DE <i>POLYRHACHIS LABORIOSA</i> : EMERGENCE DE COMPORTEMENTS RITUALISÉS	154
4.1 INTRODUCTION.....	154
4.2 RÉSUMÉ	156
4.3 DISCUSSION GÉNÉRALE DU CHAPITRE 4	157

4.4 RITUALISED VERSUS AGGRESSIVE BEHAVIOURS DISPLAYED BY POLYRHACHIS LABORIOSA (F. SMITH) DURING INTRASPECIFIC COMPETITION. (ARTICLE 1)	161
4.5 RITUALIZED BEHAVIOR DURING COMPETITION FOR FOOD BETWEEN TWO FORMICINAE. (ARTICLE 2)	174
4.6 AGRESSIVE BEHAVIOR AMONG AFRICAN ARBOREAL FORMICINE ANTS DURING INTERSPECIFIC COMPETITION (ARTICLE 3)	188
5 ÉTUDE DES ASSOCIATIONS ENTRE POLYRHACHIS LABORIOSA ET LES ESPÈCES ENVIRONNANTES.	209
5.1 INTRODUCTION.....	209
5.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES	210
5.3 RÉSULTATS.....	213
5.3.1 ÉVOLUTION GLOBALE DE LA MOSAÏQUE DE FOURMIS SUR LA PLANTATION EN FONCTION DU TEMPS	213
5.3.1.1 ÉVOLUTION DE LA PLANTATION AU COURS DU TEMPS.....	213
5.3.1.2 LISTE DES ESPÈCES TROUVÉES.....	214
5.3.2 ÉVOLUTION DE L'ESPÈCE P. LABORIOSA AU SEIN DE LA MOSAÏQUE EN FONCTION DU TEMPS	216
5.3.2.1 DISTRIBUTION DES NIDS DE P. LABORIOSA SUR LA PLANTATION.....	216
5.3.2.2 ASSOCIATIONS DE P. LABORIOSA AVEC LES ESPÈCES ENVIRONNANTES.....	216
5.3.3 ANALYSE DU STATUT DES ESPÈCES EN PRÉSENCE	222
5.4 DISCUSSION GÉNÉRALE DU CHAPITRE 5	223
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES.....	229
BIBLIOGRAPHIE.....	234

INTRODUCTION GENERALE

Le succès écologique des sociétés supérieures d'insectes est incontestablement lié à leur mode d'organisation caractérisée par trois critères fondamentaux, définis par Wilson (1971).

- le chevauchement des générations.
- la coopération des individus dans l'élevage des jeunes.
- la division du travail conduisant à l'élaboration de sous-castes fonctionnelles spécialisées dans la reproduction, l'entretien du nid, l'élevage des jeunes ou la récolte de la nourriture.

Les sociétés de fourmis comptent un nombre variable d'individus selon les espèces, allant d'une douzaine chez la fourmi primitive *Amblyopone pallipes*, à quelques dizaines de millions chez la fourmi rousse des bois *Formica lugubris*, voire 307 millions d'individus dans les super colonies de *F. yessensis* (Francoeur, 1965 ; Gris et Chérix, 1977 ; Higashi et Yamauchi, 1979).

Mais quelle que soit la taille de ces sociétés, de tels regroupements d'individus impliquent la mise en place de systèmes de communication multiples et performants, qui régissent non seulement les relations des individus entre eux (cohésion de la société, coopération de plusieurs individus dans la réalisation des tâches principales), mais aussi les relations de la société avec le milieu environnant (occupation de l'espace ; compétition intra et interspécifique). Quatre principaux canaux de communication sont utilisés par les fourmis (revue dans Passera, 1984 ; Hölldobler et Wilson, 1990).

- **La communication chimique.** Cette voie de communication fait de loin l'objet du plus grand nombre de travaux sur les fourmis à l'heure actuelle. Elle s'exprime à travers tous les aspects de la vie sociale, depuis la reproduction jusqu'à la recherche de nourriture, en passant par les interactions entre individus issus de sociétés ou d'espèces différentes. Les signaux chimiques utilisés sont regroupés sous le terme de **composés sémiochimiques**, qui caractérisent toute substance servant de moyen de communication entre deux individus issus ou non de la même espèce (Law et Régnier, 1971). Ils sont classés en fonction de la nature de l'émetteur et du récepteur entre lesquels ils circulent (Nordlund et Lewis, 1976 ; Jackson et Morgan, 1993). On distingue ainsi deux groupes de composés :

♦ **les phéromones** : substances chimiques sécrétées par un individu et induisant une réponse comportementale à distance d'un individu-cible de la même espèce (Karlson et Lüscher, 1959). Elles peuvent avoir un effet immédiat et réversible sur le comportement ("**releaser pheromones**") ou agir à long terme sans provoquer de réponse comportementale immédiate ("**primer pheromones**") (Wilson, 1963).

♦ **les composés allelochimiques** : ils agissent entre deux individus d'espèce différente et sont divisés en quatre catégories.

les allomones : substances chimiques de même nature que les phéromones, mais bénéfiques uniquement à l'émetteur (Brown et coll., 1970). (Ex : phéromones d'apaisement des insectes myrmécophiles (Blum et coll., 1971)).

les kairomones : classe plus particulière de composés chimiques profitant uniquement à l'espèce receveuse (Brown et coll., 1970). (Ex : pistes suivies par les insectes myrmécophiles).

les synomones : ces substances chimiques sont bénéfiques à la fois à l'émetteur et au receveur. (Ex : substances odorantes des fleurs attirant les insectes pollinisateurs).

les apneumones : ces substances sont émises par la matière organique morte. Elles attirent l'espèce qui y trouve son hôte.

- **La communication tactile.** Elle s'exprime plus particulièrement par l'intermédiaire des contacts antennaires. Découverte chez les fourmis par Huber en 1810, elle intervient essentiellement dans la reconnaissance interindividuelle, les échanges trophallactiques et les processus de recrutement (Lenoir et Jaisson, 1982).

- **La communication visuelle.** Les yeux composés et les trois ocelles situés sur la tête des reines et des ouvrières de certaines espèces leur permettent de se déplacer par rapport à une source lumineuse comme les étoiles ou le soleil, mais aussi d'utiliser la lumière polarisée ou des repères physiques proximaux ou distaux pour s'orienter vers leur nid (Lubbock, 1883 ; Santschi, 1911, 1923 ; Wehner, 1976 ; Hölldobler, 1980 ; Collett et coll., 1992). De nombreuses études portant sur l'orientation visuelle ont mis en évidence les capacités de mémorisation et d'apprentissage individuels des fourmis et ont permis de construire différents modèles de représentation spatiale (Beugnon, 1989 ; Beugnon et Lachaud, 1992).

- **La communication acoustique.** Elle apparaît sous deux formes distinctes, caractérisées par l'existence ou non d'un organe spécialisé (Markl, 1983) :

la stridulation : cette forme de communication existe surtout chez les Myrmicinae et les Ponerinae, grâce à un appareil stridulatoire situé la plupart du temps à la jonction entre le pétiole et l'abdomen (Janet, 1894 ; Markl, 1968, 1973). Il est constitué d'un grattoir qui vient frotter sur une plaque stridulatoire bombée et présentant de fines stries parallèles et régulièrement espacées. Le signal acoustique émis est caractéristique de l'espèce et sert de signal de détresse (Le Roux, 1976, 1977). Il intervient aussi dans le recrutement alimentaire ou dans la régulation des échanges trophallactiques (Markl et Hölldobler, 1978 ; Baroni-Urbani et coll., 1988 ; Le Roux et coll., 1993).

le tambourinage : les Dolichoderinae et les Formicinae sont dépourvues d'appareil stridulatoire. Néanmoins, certaines espèces émettent une série de signaux acoustiques en frappant de manière répétitive le substrat à l'aide d'une partie de leur corps (Markl et Fuchs, 1972 ; Markl, 1973). Ces signaux ont une fonction d'alarme.

Tous ces systèmes de communication ont particulièrement été étudiés dans le cadre de l'établissement des règles déterminant l'organisation des sociétés de fourmis. Deux approches complémentaires ont été développées pour tenter d'expliquer les mécanismes de décisions aboutissant à l'optimisation de l'exploitation des ressources du milieu.

La première approche repose sur un déterminisme comportemental individuel, par lequel la société est perçue comme une addition d'actes individuels, réalisés par des individus agissant de manière indépendante. On retrouve généralement ce modèle d'organisation chez les espèces peu peuplées qui, par leur mode de fourragement solitaire, sont constamment confrontées à des choix décisionnels individuels. Elles montrent une importante capacité d'apprentissage et de traitement complexe de l'information (Fresneau, 1985, 1994 ; Aron et coll., 1988, 1989 ; Beugnon et Lachaud, 1992 ; Beugnon et coll., 1996 ; Schatz, 1997).

La deuxième approche s'appuie sur le concept d'auto-organisation, qui suggère que l'organisation sociale est basée sur l'interaction continue d'un grand nombre d'individus au comportement simple (Deneubourg et coll., 1986, 1987a, 1990 ; Pasteels et coll., 1987a, b ; Detrain et coll., 1991 ; Beckers, 1992). Ce modèle fait surtout référence aux espèces très peuplées, utilisant au cours du fourragement un système de communication essentiellement basé sur des signaux chimiques (recrutement de groupe ou de masse). L'optimisation du fourragement se fait grâce à la modulation du marquage de piste en fonction des sources rencontrées. Le système n'est pas efficace à 100%. Néanmoins, les ouvrières inefficaces représentent une erreur adaptative très avantageuse pour la société, dans la mesure où celles qui se perdent favorisent la découverte de nouvelles sources de nourriture (Deneubourg et coll., 1983, 1987b).

En réalité, la majorité des systèmes utilisés par les sociétés de fourmis font appel à une multiplicité de signaux de communication (Hölldobler, 1995). Ils impliquent souvent des processus complexes de mémorisation et d'apprentissage leur permettant d'ajuster leur comportement de façon appropriée aux variations du milieu, en tenant compte de leur expérience vécue. Le comportement des fourmis ne peut plus être assimilé à un modèle behavioriste de type stimulus-réponse simple, dans lequel l'animal n'a qu'un rôle passif ou minime (Watson, 1913 ; Guthrie, 1935). Il s'inscrit bien mieux dans le cadre de la théorie cognitive développée par Tolman (1948), qui laisse une grande part à l'individu dans l'ajustement de ses propres comportements. Tolman a ainsi mis en valeur les capacités d'apprentissage de l'animal en proposant un modèle selon lequel l'individu se construit progressivement une "carte mentale" de l'espace dans lequel il se déplace.

L'importance des comportements individuels se manifeste aussi à travers un autre mode de communication, encore marginal.

- **La ritualisation des comportements.** Mc Farland (1981) définit la ritualisation comme un processus évolutif par lequel un comportement initialement existant est modifié pour servir de moyen de communication entre deux individus. Il devient alors incomplet dans sa forme ou son exécution, change de fonction, ou implique un changement de motivation de la part des protagonistes. Il est aussi souvent accompagné de l'émergence de marquages spéciaux. La ritualisation existe à priori au niveau intraspécifique, émetteur et récepteur étant mieux à même de comprendre le message s'ils appartiennent à la même espèce. Toutefois, nous verrons qu'un tel moyen de communication peut aussi exister au niveau interspécifique.

Notre travail de recherche fondamentale s'inscrit dans le cadre du projet CAMPUS n° 108/CD/90 concernant l'étude de l'impact des fourmis tropicales arboricoles sur les espèces végétales présentant un intérêt économique. Nous avons choisi pour notre étude l'espèce *Polyrhachis laboriosa* dont la biologie était jusqu'alors pratiquement inconnue et dont le statut au sein des mosaïques de fourmis, variait selon les auteurs. Nous avons cherché à déterminer les moyens de communication mis en oeuvre par cette espèce, à travers l'étude des différentes stratégies d'exploitation du milieu environnant.

Ce travail est constitué de cinq chapitres. **Le premier chapitre** correspond à la présentation des caractéristiques principales de l'espèce et de l'habitat dans lequel elle évolue ; il met aussi en évidence la structure des sociétés de *P. laboriosa*.

Le deuxième et le troisième chapitre considèrent **les relations entre l'espèce et l'habitat**. Ils répondent à la question suivante :

Comment <i>P. laboriosa</i> exploite-t-elle les ressources du milieu ?

Dans le deuxième chapitre, nous avons donc développé l'étude des différents types de signaux utilisés par l'espèce au cours du fourragement, en essayant de faire ressortir l'importance du comportement individuel dans le choix du signal émis et la réponse qui en découle.

Le troisième chapitre est consacré plus particulièrement à la mise en évidence de la prépondérance de l'utilisation de repères visuels au cours des déplacements de *P. laboriosa* et des capacités d'apprentissage de cette espèce, à travers l'étude d'un comportement particulier : le saut.

Les deux derniers chapitres tiennent compte **des relations entre *P. laboriosa* et les espèces qui exploitent le même environnement**. Ils tentent de répondre à la question suivante :

Comment *P. laboriosa* réagit-elle en situation de compétition ?

Le **quatrième chapitre** concerne les interactions comportementales développées par *P. laboriosa* dans une situation de compétition intra et interspécifique. Il s'articule autour de trois articles montrant comment l'espèce utilise une forme particulière de communication, les comportements ritualisés.

Enfin, le **cinquième chapitre** considère l'espèce dans son écosystème. Notre étude tente de définir la structure et l'évolution d'une mosaïque de fourmis, ainsi que le statut de *P. laboriosa* au sein de la mosaïque, en faisant ressortir les associations qu'elle développe avec les autres espèces.

1 PRESENTATION DE L'ESPECE *POLYRHACHIS LABORIOSA* (F. SMITH) (1858)

1.1 CARACTERISTIQUES GENERALES DE L'ESPECE

1.1.1 SYSTEMATIQUE

Les fourmis du genre *Polyrhachis* appartiennent à la sous-famille des Formicinae et à la tribu des Camponotini (Hölldobler et Wilson, 1990). Le nom *Polyrhachis* est issu des mots grecs "polys" (plusieurs) et "rhachis" (épine). Smith (1857) fut le premier à donner une description détaillée du genre : "Body more or less armed with spines. Antennae elongate, usually nearly as long as the body...Abdomen globose". Dorow (1995) a retenu une combinaison de critères qui définissent bien le genre :

- taille du corps comprise entre 5 et 12 mm ;
- polymorphisme peu prononcé ;
- thorax et(ou) pétiole très souvent armé d'épines ou de dents ;
- premier segment abdominal couvrant au moins la moitié de la longueur totale du gastre ;
- tergite du premier segment abdominal plus grand que le deuxième ;
- absence de glandes métapleurales ;
- de nombreuses espèces sont arboricoles et(ou) utilisent la soie de leurs propres larves pour construire leur nid.

L'étude systématique du genre *Polyrhachis* est très controversée. Billberg (1820), Smith (1857) et Gerstaecker (1859) ont respectivement donné au genre les noms de *Myrma*, *Polyrhachis* et *Hoplomyrmus*. A l'heure actuelle, la communauté scientifique internationale n'a toujours pas tranché entre *Myrma* et *Polyrhachis*, même si *Myrma* est communément considéré comme un sous-genre de *Polyrhachis*. De plus, la limite entre *Camponotus* et *Polyrhachis* n'est pas toujours très nette. Certains caractères communs à toute ou partie des espèces des deux genres (existence d'épines ; absence de glandes métapleurales ; absence de polymorphisme net de la caste ouvrière ; premier segment abdominal représentant plus de la moitié de la longueur de l'abdomen ; existence d'espèces arboricoles et de nids en soie) ont amené les systématiciens à reclasser quelques espèces d'un genre à l'autre.

Le genre *Polyrhachis* comprend actuellement 469 espèces réparties en 12 sous-genres différents (Dorow, 1995). La difficulté de leur classification au sein du genre réside dans la diversité de leur morphologie, de leur habitat ainsi que de leurs stratégies de reproduction et de fourragement.

Mayr (1879), Emery (1896, 1898, 1925), Wheeler (1911) et Forel (1915) ont tenté, selon des critères morphologiques, de découper le genre en sous-genres. Mais ceux-ci n'étant pas clairement délimités et leur origine monophylétique non établie, Hung (1967) a préféré classer les espèces en fonction de leur habitat, selon le type d'écosystème et la strate qu'elles occupent, depuis le sol jusqu'à la canopée. Jusqu'à présent, aucun des deux types de classification n'est entièrement satisfaisant ; il est fort possible que le genre *Polyrhachis* ne soit pas réellement monophylétique, mais soit apparu plusieurs fois à partir d'ancêtres ressemblant à un *Camponotus*.

Polyrhachis laboriosa F. Smith (1958) appartient au sous-genre *Myrma* Billberg (comme toutes les espèces africaines) et au groupe *militaris* (Bolton, 1973). Le sous-genre *Myrma* regroupe des espèces à caste ouvrière monomorphe de moyenne et grande taille (4,4 à 14,1 mm), dont le pronotum et le propodeum sont toujours armés d'une paire d'épines. Les espèces du groupe *militaris* sont caractérisées par des critères morphologiques très précis tels que " a complete margination of the pronotum, mesonotum and in all but one species (*sulcata*) the propodeum, and the markedly impressed metanotal groove".

1.1.2 CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DE L'ESPECE

P. laboriosa ne présente aucun polymorphisme marqué ; les ouvrières mesurent entre 10,2 et 11,6 mm, antennes non comprises. Celles-ci sont aussi longues que le corps. Les ouvrières n'ont pas d'ocelles. Le thorax est armé de deux longues épines encadrant l'arrière de la tête, et de deux petites dents tournées vers l'abdomen. Le pétiole, caractéristique de l'espèce, supporte deux longues épines recourbées en crochet vers l'arrière. L'abdomen est jaune doré et recouvert d'une pubescence dense. Le premier segment abdominal recouvre la moitié de la longueur totale de l'abdomen.

Les femelles sont légèrement plus grosses que les ouvrières et sont surtout reconnaissables, lorsqu'elles sont désaillées, à la forme arrondie du thorax, dont les épines sont réduites. Les mâles sont nettement plus petits, et leurs yeux sont proportionnellement plus gros. Leurs pattes sont très fines, leurs antennes coudées et leur abdomen allongé.

1.1.3 DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

Le genre *Polyrhachis* est inféodé aux régions tropicales et subtropicales de l'Afrique, de l'Asie et de l'Australie (Figure 1.1). On trouve la plupart des espèces en Extrême-Orient (Asie du sud-est) et en Australie. Quelques espèces ont colonisé des régions plus septentrionales (Chine Centrale ; Corée ; Japon), ainsi que les contrées du Moyen-Orient. Le genre est totalement absent du continent Américain, de Madagascar, de la Nouvelle Zélande et de quelques îles du Pacifique à l'est de Rotuma. Quarante-deux espèces ont été décrites sur le continent Africain (Bolton, 1973).

L'aire de répartition de l'espèce *P. laboriosa* se situe principalement en Afrique de l'Ouest. On la trouve en Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Nigeria, Cameroun, Guinée Équatoriale, Congo, Angola, Zaïre, et Ouganda (Figure 1.2).

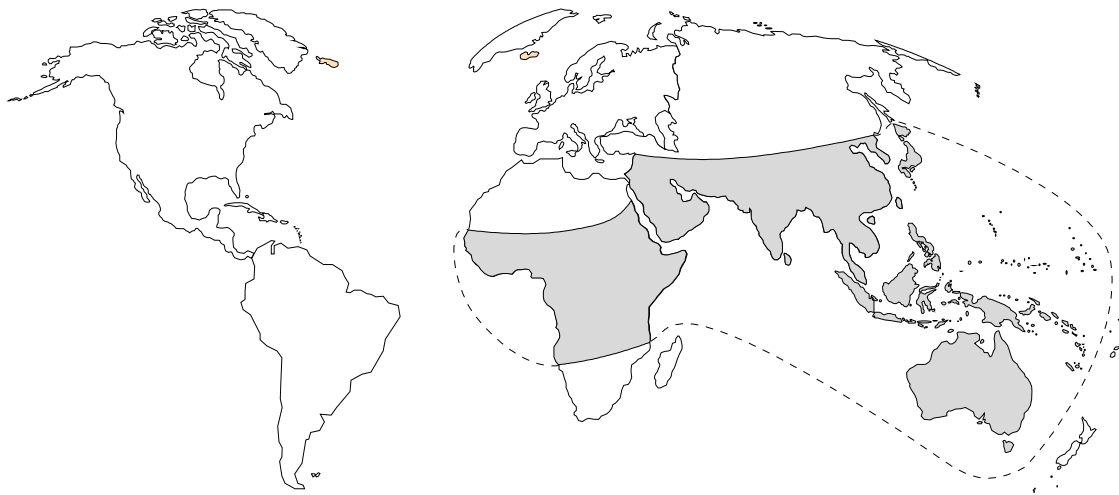


Figure 1.1 : Distribution du genre *Polyrhachis* dans le monde

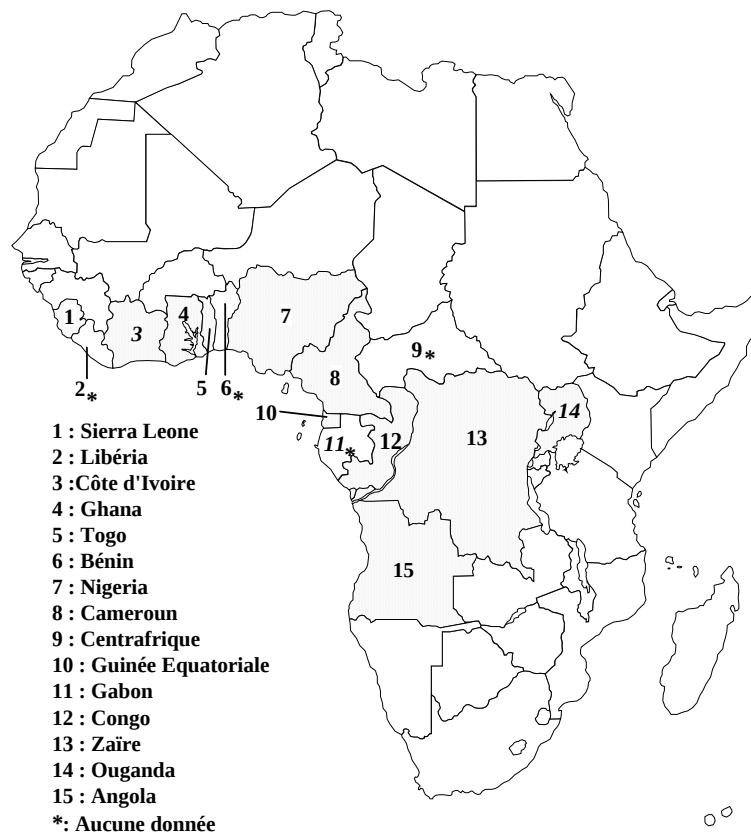


Figure 1.2 : Aire de répartition de l'espèce *Polyrhachis laboriosa* (d'après Bolton, 1973)

1.1.4 SITES D'ETUDE

Notre travail s'est déroulé dans la moitié sud du Cameroun, principalement dans la région de Yaoundé (Figure 1.3). Cette région est recouverte d'une forêt de type I et II appartenant au bloc forestier Congolais. De 1993 à 1996, nous avons régulièrement effectué des observations sur une plantation expérimentale de l'IRA (Institut de Recherche Agronomique) à Minkomeyos ("la colline aux fourmis"), à 10 km de Yaoundé. Cette plantation comporte les parcelles de culture suivantes :

- une parcelle de manguiers de 2,6 ha ;
- une parcelle de goyaviers de 4,6 ha ;
- deux parcelles de safoutiers, respectivement de 1,3 et 1,8 ha ;
- trois parcelles d'agrumes (citronniers, pamplemoussiers, mandariniers), respectivement de 0,9 ; 1,5 et 1,7 ha ;
- une parcelle expérimentale d'arbres fruitiers "exotiques" non endémiques de 0,5 ha.

La parcelle sur laquelle nous avons principalement travaillé se situe à flanc de colline. Elle est orientée selon l'axe Nord-Sud et bordée d'un chemin sur toute sa longueur, au delà duquel s'étendent les autres parcelles d'arbres fruitiers. Le bas de la parcelle laisse place à une zone marécageuse étendue constituée essentiellement d'*Alchornea cordifolia* (Euphorbiaceae), de *Pennisetum purpureum* (Graminaceae) et de *Chromolaena odorata* (Asteraceae). Elle est constituée de 34 rangées de 6 à 9 manguiers alignés et espacés de 10 mètres, plantés entre 1984 et 1988 à l'âge de trois ans. Elle comprend au total 284 à 295 arbres selon les années. Elle a été régulièrement entretenue jusqu'en 1990, année au cours de laquelle une grève des employés a mis fin aux traitements chimiques. De 1990 à 1996, un entretien minimal de débroussaillage mécanique ou chimique par herbicides a été effectué au pied des arbres.

Les études sur la plantation ont été complétées par des observations ponctuelles par une équipe de 2 à 6 chercheurs, entre 1990 et 1996, dans les localités de Akok, Ebodjié (dans le cadre de l'expédition scientifique "radeau des cimes" sur l'étude de la canopée des forêts tropicales), Ebogo (bord de rivière), Kala (forêt, bordure de chemin et de rivière), Matomb, Ndupé (bordure de chemin), Nkolbisson (bordure de chemin et marécage), Nzi (savane et forêt-galerie), Ottotomo, Pan-Pan (bordure de piste en forêt) et Yaoundé (bord de route et zone d'habitation). Quelques relevés ponctuels ont été réalisés dans le cadre du tournage du film "L'arbre et les fourmis" réalisé par Jean-Yves Collet (1993) avec la collaboration scientifique du Professeur Alain Dejean et d'une équipe de chercheurs à laquelle nous nous sommes intégrés (Figure 1.3).

1.1.5 CLIMATOLOGIE DE LA REGION DE YAOUNDE

La région de Yaoundé présente un climat de type équatorial à quatre saisons peu marquées :

- une petite saison des pluies de mars à juin ;
- une petite saison sèche de juin à août ;
- une grande saison des pluies de août à novembre ;
- une grande saison sèche de novembre à mars de l'année suivante.

La température moyenne est légèrement supérieure à 24°C. Le minima est de 23,5°C et le maxima de 26,5°C.

Le degré d'hygrométrie s'élève à 65% au milieu de la grande saison sèche (janvier et février). Il atteint 85% au milieu de la grande saison des pluies (septembre et octobre).

Le jour s'étale entre 6H30 et 18H30.

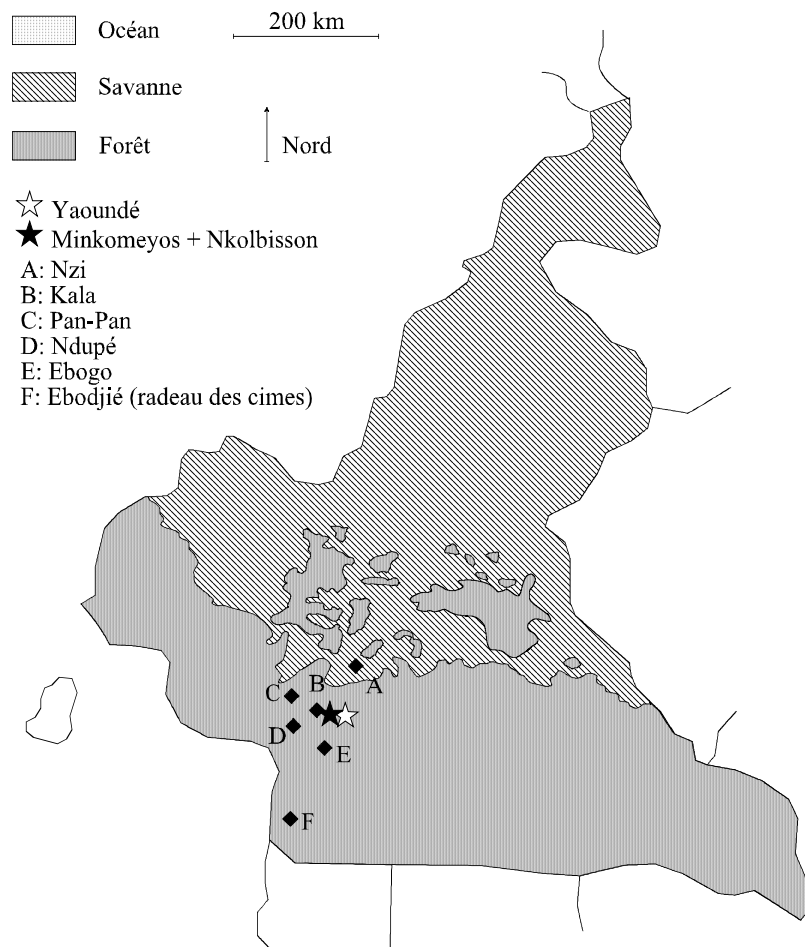


Figure 1.3 : Localisation des principales stations d'étude de *Polyrhachis laboriosa* au Cameroun

1.1.6 HABITAT

Les espèces du genre *Polyrhachis* occupent deux types d'écosystèmes dans la région Éthiopienne : les zones arides de savanes, et les zones humides de forêts tropicales. Hung (1967) a classé les espèces en quatre groupes, selon la strate arboricole qu'elles occupent :

- les espèces arboricoles, qui construisent des nids en carton ou en soie dans le feuillage ;
- les espèces lignicoles, qui s'installent dans les cavités des troncs et des branches ;
- les espèces de surface, qui s'installent sous les pierres ou les souches d'arbres morts ;
- les espèces souterraines, qui creusent leur nid en profondeur.

P. laboriosa est une espèce arboricole de la forêt équatoriale africaine, fréquente dans les formations pionnières, ou zones de cicatrisation, à partir desquelles la forêt se reconstitue (lisière de forêt, en bordure de piste ou de rivière) (Dejean et al., 1992). On la trouve aussi dans les plantations d'arbres fruitiers. Elle est totalement absente des zones arides (sauf en lisière des forêts galeries de la savane de Nzi), ainsi que des zones de chablis et des clairières situées au cœur de la forêt tropicale (Tableau 1.1).

1.1.7 TECHNIQUES D'ELEVAGE

1.1.7.1 CONDITIONS D'ELEVAGE AU LABORATOIRE

Les colonies récoltées sont installées dans des nids en plâtre de type Janet, munis de cinq chambres reliées les unes aux autres ; pour cela, il est nécessaire d'ouvrir chaque nid entièrement et d'en retirer les fourmis une à une à l'aide d'une pince souple. Une fois installées, les colonies sont placées sous une serre, où les conditions de température, d'humidité et de photopériode naturelles sont respectées. Elles sont alimentées deux fois par semaine avec un mélange de pomme-miel, et des larves de grillons ou des asticots de mouche.

1.1.7.2 CONDITIONS D'ELEVAGE AU CAMEROUN

Les fourmis sont laissées dans des conditions de semi-liberté ; leur nid est installé sur un arbre ou une branche et elles sont libres d'explorer et de fourrager.

1.2 STRUCTURE DES SOCIÉTÉS DE *POLYRHACHIS LABORIOSA*

1.2.1 STRUCTURE DES NIDS

P. laboriosa construit ses nids dans les feuillages en agglomérant des débris végétaux entre les feuilles, parfois dans les cavités naturelles des troncs d'arbre, le plus souvent à la face inférieure des feuilles lorsque celles-ci sont larges, ou à l'extrémité des branches, au niveau du rameau apical.

(Figure 1.4). La branche constitue l'axe central du nid autour duquel rayonnent les feuilles du rameau. Elle assure le maintien de la structure. Les feuilles sont incorporées dans l'édifice dans leur position initiale. Elles favorisent l'étanchéité du nid en servant de toit et de mur. La cohésion de l'ensemble est garantie par l'édification entre les feuilles de cloisons à base de débris végétaux agglomérés (brindilles ; graines ; fragments de feuilles mortes ; bourre de feuille de palmier, terre), qui forment un véritable labyrinthe en trois dimensions (Collart, 1932 ; Bolton, 1973). De nombreuses espèces de *Polyrhachis* utilisent la soie de leurs larves dans l'édification de leur nid (Santschi, 1909 ; Ofer, 1970 ; Lévieux, 1976c ; Hölldobler et Wilson, 1983 ; Takamine, 1983 ; Yamauchi et coll., 1987 ; Dorow et Maschwitz, 1990 ; Dorow et coll., 1990 ; Chen et Tang, 1990). Cette caractéristique est aussi partagée par des espèces appartenant à des genres proches de la même tribu des Camponotini, comme *Camponotus* et *Dendromyrmex*, mais aussi à des genres plus éloignés comme *Oecophylla*, ou encore *Dolichoderus* (Hölldobler et Wilson, 1977, 1978 ; Wilson, 1981 ; Maschwitz et coll., 1985, 1991 ; Dumpert et coll., 1989). Sur les 22 espèces appartenant au groupe *militaris*, seules *Polyrhachis fissa* et *P. laboriosa* construisent leur nid avec de la soie (Bolton, 1973). Mais contrairement aux affirmations de Wheeler (1922) et Ledoux (1958), nous n'avons jamais observé d'ouvrière de *P. laboriosa* participer à l'élaboration du nid en se servant d'une larve pour tisser les cloisons comme chez *Oecophylla longinoda*, que ce soit au cours de nos sorties sur le terrain ou lors de nos observations en laboratoire. Les reines fondatrices construisent, le plus souvent sous une feuille, un petit dôme constitué de débris végétaux et percé d'une entrée circulaire, bien avant d'avoir une larve à leur disposition (Lenoir et Dejean, 1994). De plus, certaines colonies ne comportant pas de couvain construisent un nid spontanément sans aucune difficulté. Dans les mêmes conditions, les ouvrières d'*Oecophylla longinoda* semblent incapables d'élaborer un nid autrement qu'en maintenant elles-mêmes les feuilles en place. Par ailleurs, une étude comparative de la structure de la paroi du nid et de celle d'un cocon par microscopie électronique à balayage, ne laisse voir aucune structure semblable (Figure 1.5 et Figure 1.6). La soie des cocons est lisse, rectiligne, d'une épaisseur variant de 0,2 à 1,8 μm . À part les morceaux de cocons nettement identifiables parfois incorporés dans l'amalgame de débris, les seules structures analogues visibles dans la paroi sont des fibres de coton, plus épaisses, des filaments de mycelium, et des fils de soie d'araignées, dont la récolte a été observée à plusieurs reprises (Collart, 1932 ; observation personnelle). L'ouvrière utilise la soie de toiles d'araignées abandonnées ou non. Elle récolte les fils de soie en les tirant vers elle, forme une pelote en s'aidant de son abdomen, puis la rapporte au nid ; elle est alors étirée et incorporée dans la structure de la paroi. Le comportement de récolte est semblable à celui que nous avons filmé lors de la récupération de bourre de feuille de palmier (Collet, 1993).

Plante	Site	Année	Nombre d'arbres avec nids	Nombre d'arbres observés
Monocotylédones				
Zingiberaceae				
<i>Costus albus</i>	Ebodjié (piste 500m)	1991	1	
	Kala	1993	1	
Dicotylédones				
Anacardiaceae				
<i>Mangifera indica</i>	Kala	1993	4	
	Minkomeyos (plantation)	90-96		(Voir chapitre 5)
Annonaceae				
<i>Xylopia aethiopica</i>	Kala	1991	1	
Combretaceae				
<i>Combretum sp.</i>	Pan-Pan (piste 1km)	1991	1	
Cyperaceae				
<i>Scleria barteri</i>	Pan-Pan	1993	1	
Euphorbiaceae				
<i>Alchornea cordifolia</i>	Ebogo (rive du fleuve Nyong)	1992	3	100
	Pan-Pan (piste)	1993	9	
	Kala (piste)	1993	5	179
	Matomb	1993	0	25
	Minkomeyos (hors plantation)	1993	0	101
	Ndupé (piste 405m)	1991	7	81
	Nkaobang	1993	0	72
	Nkolbisson (piste 250m)	1992	0	50
		1993	0	120
	Nkolbisson (marécage)	1993	0	100
	Nzi (savane ; 1er site)	1992	0	45
	Nzi (savane ; 2e site)	1992	0	35
	Ebodjié	1991	9	116
		1993	5	139
	Yaoundé (bord de route)	1991	2	100
		1992	6	42
<i>Bridelia micrantha</i>	Nkolbisson	1993	1	
	Pan-Pan (piste 1km)	1991	0	15
<i>Macaranga monandra</i>	Pan-Pan (piste 1km)	1991	1	33
Mimosaceae				
<i>Albizia sp.</i>	Pan-Pan (piste)	1993	2	
<i>Albizia zygia</i>	Pan-Pan (piste 1km)	1991	4	17
	Kala	1993	1	
Moraceae				
	Kala	1993	1	
Ochnaceae				
<i>Lophira alata</i>	Ebodjié (piste 500m)	1991	5	34
Rubiaceae				
<i>Canthium sp.</i>	Pan-Pan (piste)	1993	1	
<i>Hallea stipulosa</i>	Ebodjié (piste 500m)	1991	1	7
<i>Anthocleista vogelii</i>	Ebodjié (piste)	1993	6	
<i>Eloeis guineensis</i>	Pan-Pan (piste)	1993	1	
	Minkomeyos	1993	1	1
	Nzi (forêt galerie)	1993	1	
<i>Musanga cecropioides</i>	Kala	1993	1	1
Myrtaceae				
	Minkomeyos (plantation)	1994	1	2
		1995	2	2
		1996	2	2
Pommier de chine	Minkomeyos (plantation)	1995	1	2
		1996	1	2

Tableau 1.1 : Répartition des nids de *Polyrhachis laboriosa* recensés en fonction du type de plante hôte.



Figure 1.4 : *Nid de Polyrhachis laboriosa.*

L'utilisation de la soie d'araignée dans l'édification du nid a été décrite chez deux autres espèces, *Polyrhachis doddi* et *Polyrhachis pilosa* (Dwyer et Ebert, 1994). D'après les auteurs, l'utilisation de la soie d'araignée résulterait de l'utilisation de la soie des larves dans la construction du nid. Elle permettrait une réduction substantielle du coût de production de soie par les larves et éviterait leur exposition prolongée à l'extérieur du nid lors du tissage. Elle pallierait aussi à l'absence de larves lors de l'initiation des fondations.

Il est probable que Wheeler et Ledoux aient confondu certaines structures filamenteuses avec de la soie de cocon et aient été trompés par l'aspect très lisse des parois internes du nid de *P. laboriosa*. En fait, les débris végétaux sont enchevêtrés, et leur cohésion est renforcée par de la soie d'araignée et de la salive.

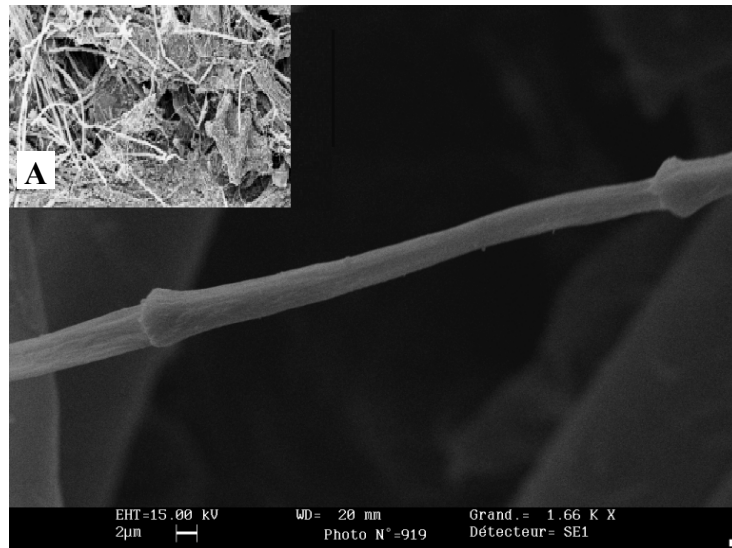


Figure 1.5 : Observation de la paroi du nid au microscope électronique à balayage. L'encart A représente une vue de la paroi du nid

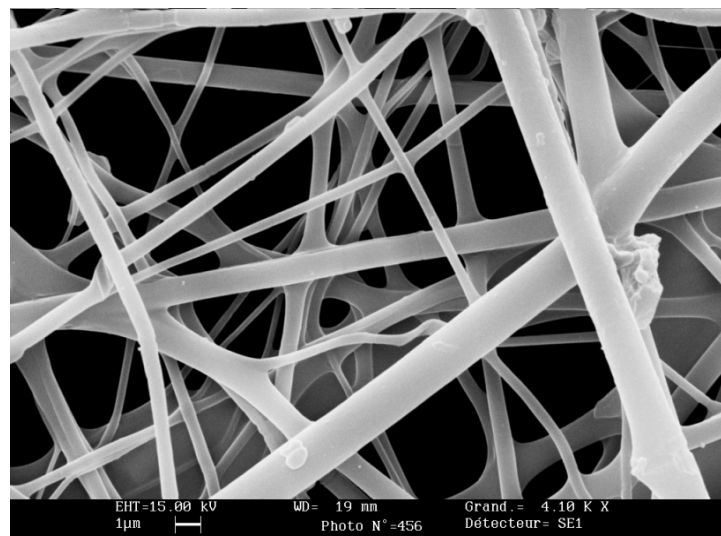


Figure 1.6 : Observation de la paroi d'un cocon au microscope électronique à balayage.

1.2.2 COMPOSITION DES COLONIES

1.2.2.1 DEFINITIONS

Reine : gyne désailée. Elle peut être fécondée et pondreuse (elle présente alors une couronne d'ouvrières autour d'elle), ou être non fécondée et non pondreuse (elle adopte alors un comportement d'ouvrière).

Ailée : gyne ailée. Elle n'a pas encore participé à un essaimage (elle est le plus souvent inactive).

Les nids de *P. laboriosa* sont de taille relativement petite ; les plus gros d'entre eux forment une sphère d'environ 15 cm de diamètre. Ils peuvent contenir entre 25 (nid n°1) et 1919 individus adultes (nid n°50), soit une moyenne de 400 individus par nid (Tableau 1.2). Le nombre et le stade des larves varie beaucoup d'un nid à l'autre, probablement en fonction de facteurs physiologiques et environnementaux. La forme et la taille des œufs varient selon leur origine. En effet, les œufs de reine sont identifiables par leur taille allongée et leur diamètre plus gros à une extrémité (longueur = $1,48 \pm 0,01$ mm ; largeur maximale = $0,58 \pm 0,01$ mm ; N=33). Les œufs d'ouvrière sont chorionnés, de forme ellipsoïde et 1/3 plus petits que les œufs de reine (longueur = $1,08 \pm 0,01$ mm ; largeur maximale = $0,66 \pm 0,01$ mm ; N=219) (comparaison par test t (df = 250) : longueur : test t = 35,01 ; p = 10^{-6} ; largeur : test t = -12,39 ; p = 10^{-6}).

1.2.2.2 ANALYSE DE LA COMPOSITION DES NIDS

Trois types de nids ont été observés :

- des nids sans reine (nids 1 à 40) ; ce sont les plus nombreux. Ils sont essentiellement constitués d'ouvrières et sexués mâles et femelles (nombre moyen d'adultes : $277,48 \pm 263,12$).

- des nids avec une reine à couronne (nids 41 à 52) (nombre moyen d'adultes : $881,25 \pm 505,29$). Ce sont les nids les plus gros (test des médianes de Kruskal-Wallis $H_{1,56} = 16,30$; p = 0,0001 / $\chi^2 = 9,25$, p = 0,0024) dans lesquels on retrouve peu d'individus ailés (nombre d'ailées plus faible dans les nids à reine à couronne : $H_{1,15} = 2,20$; p = 0,1376 / $\chi^2 = 6,23$; p = 0,0125).

- des nids sans reine à couronne mais avec plusieurs femelles désailées (nids 53 à 56) (nombre moyen d'adultes : $193,25 \pm 123,70$). On retrouve de manière significative les femelles désailées dans les nids plus petits (nombre d'ouvrières plus faible dans les nids à femelles désailées : $H_{1,15} = 7,89$; p = 0,0050 / $\chi^2 = 4,77$; p = 0,0289).

Certains indices laissent penser que les colonies de *P. laboriosa* sont monogynes.

- Les fondations sont semi-claustrales, principalement monogynes, même si deux cas de pléométrie à deux reines ont été observés (Lenoir et Dejean, 1994).

- La couronne n'a jamais été observée chez les reines ailées.

- Nous avons trouvé deux nids présentant plusieurs reines désailées (nids n°51 et 52), dont l'une d'elles présentait la couronne et la posture de dominance caractéristiques, sans jamais sortir. Les œufs étaient des œufs de reine. Les autres reines désailées ne présentaient pas de couronne, respectaient celle de la première et sortaient à l'extérieur.

- Dans les 4 autres nids contenant plusieurs reines désailées (nids 53 à 56), toutes sortaient à l'extérieur du nid, se comportant comme des ouvrières. Aucune d'entre elles ne présentait de couronne d'ouvrières autour d'elle. Les œufs trouvés étaient des œufs d'ouvrière.

- Lorsque les ailées restent trop longtemps dans la colonie, elles perdent spontanément leurs ailes et adoptent un comportement d'ouvrière.

- Les reines ailées non-sœurs se tolèrent très bien et ont tendance à se regrouper.

Tout laisse donc penser que les colonies de *P. laboriosa* sont bien monogynes et que les reines fécondées peuvent être différenciées par l'existence d'une couronne d'ouvrières autour d'elles. Ce phénomène est bien connu chez les abeilles, qui forment une véritable cour, attentives aux moindres mouvements de leur reine (Allen, 1955, 1960). Cependant, la majorité des nids de *P. laboriosa* récoltés sont constitués d'ouvrières sans reine et de couvain sexué et leur effectif est relativement peu important.

1.3 EVALUATION DE LA TAILLE DES SOCIÉTÉS DE *P. LABORIOSA*

Jusqu'à présent, on ne connaissait de la structure des sociétés de *P. laboriosa* que leur mode de fondation semi-claustrale principalement monogyne et l'observation de vols nuptiaux nocturnes (Lenoir et Dejean, 1994 ; Burnat et Godzinska, 1997). Mais de multiples indices récoltés tout au long de nos travaux nous ont amenés à penser qu'un nid ne constituait pas forcément une société entière :

- Sur les 56 nids inventoriés entre décembre 1990 et juin 1996, seuls 11 nids contenaient une reine fécondée (reine à couronne ; Tableau 1.2).

- Plusieurs sociétés ont été élevées en semi-liberté au Cameroun et au laboratoire. Dans ces conditions, nous avons constaté une tendance spontanée de petits groupes d'ouvrières à édifier de petits nids à quelque distance du nid principal. Nous avons ainsi pu retrouver des nids dans des endroits aussi insolites qu'une serrure, une crémaillère de loupe binoculaire ou encore derrière une affiche murale.

Nid N°	Sexués			Ouv.	Total Adultes	Cocon	Nymphe	Larves					Œufs	Rq
	Reine	Ailée	Mâle					L5	L4	L3	L2	L1		
1	0	0	0	25	25	1	0	1	2	2	<	<	0	8A+4M cs
2	0	0	0	28	28	4	0	5	0	5	0	10	1	oo
3	0	0	0	39	39	13	2	0	0	0	0	0	0	
4	0	0	0	44	44	1	0	4	2	2	3	0	0	7A+2M cs
5	0	0	0	55	55	5	0	29	0	12	0	>	0	
6	0	0	0	100	100	2	0	3	0	<	0	<	0	
7	0	0	0	145	145	42	2	11	35	11	Moy	Moy	>	
8	0	0	0	208	208	300	2	20	38	54	5	>	5	oo
9	0	0	0	232	232	8	0	15	5	1	0	0	0	
10	0	0	0	406	406	40	0	>	>	>	Moy	Moy	0	
11	0	0	0	670	670	161	1	25	75	9	35	36	0	
12	0	0	1	98	99	0	0	4	0	6	0	1	0	
13	0	0	2	133	135	53	0	>	0	12	0	59	0	
14	0	0	3	365	368	160	2	15	115	21	41	190	<>50	
15	0	0	11	118	129	0	0	2	11	8	<	<	0	
16	0	0	20	135	155	181	4	18	160	2	0	0	0	
17	0	0	36	253	289	55	29	1	23	47	Moy	Moy	0	5A+1** oo / cs
18	0	1	1	109	111	19	1	3	4	4	2	Moy	Moy	
19	0	2	22	265	289	119	3	19	0	20	0	2	0	
20	0	3	0	153	156	19	5	16	28	16	18	59	12	
21	0	3	0	218	221	5	0	50	0	>	0	>	0	
22	0	3	2	674	679	153	0	16	10	10	3	0	<	
23	0	5	0	130	135	50	1	0	<	Moy	<	0	0	
24	0	7	3	176	186	74	0	9	6	18	5	0	0	23A+4** +1I / cs
25	0	7	83	259	349	58	2	16	16	17	1	Moy	0	
26	0	8	0	317	325	350	0	<	Moy	Moy	<	<	0	
27	0	8	73	483	564	158	8	13	39	147	25	>	0	
28	0	9	91	53	153	4	0	2	5	16	13	0	0	
29	0	11	0	358	369	16	5	0	0	4	14	0	<	
30	0	12	1	125	138	112	0	13	0	8	0	3	0	
31	0	14	22	58	94	0	0	17	7	0	1	0	10	oo
32	0	18	94	409	521	349	0	<	<	Moy	Moy	Moy	0	
33	0	21	0	92	113	0	0	1	2	4	3	2	0	
34	0	23	0	91	114	21	0	9	14	3	5	4	6	oo
35	0	25	0	186	211	67	1	16	24	14	4	5	5	oo
36	0	28	7	233	268	0	0	13	0	25	0	>	0	
37	0	35	11	267	313	12	0	26	4	0	8	15	0	
38	0	48	18	711	777	0	1	24	12	7	19	24	0	
39	0	62	48	332	442	0	0	<	0	0	0	0	0	
40	0	394	75	975	1444	264	3	37	120	64	<	<	0	
Moyenne	0	18,68	15,60	243,20	277,48	71,90	1,80	-	-	-	-	-	-	
Ecart-type	0	61,68	27,77	209,59	263,12	97,91	4,70	-	-	-	-	-	-	

(suite)

Nid N°	Sexués			Ouv.	Total Adultes	Total		Larves					Œufs	Rq
	Reine	Ailée	Mâle			Cocon	Nymphe	L5	L4	L3	L2	L1		
41	1*	0	0	189	190	138	0	20	32	1	>	>	>	
42	1*	0	0	442	443	21	12	8	75	138	10	>	>	
43	1*	0	0	707	708	16	0	27	77	43	Moy	Moy	Moy	
44	1*	0	0	1092	1093	50	0	>	>	>	>	>	<	
45	1*	0	2	1044	1047	66	15	2	25	>	>	>	>	
46	1*	0	88	352	441	129	3	0	0	Moy	>	>	Moy	
47	1*	1	140	508	650	60	5	Moy	Moy	Moy	Moy	>	>	
48	1*	4	17	642	664	20	2	2	2	1	>	>	>	
49	1*	32	0	813	846	232	4	5	71	130	>	>	>	
50	1*	380	100	1438	1919	423	6	<	>	>	>	>	>	
51	1*+ 2**	126	87	528	744	133	>	20	0	14	0	<	0	
52	1*+ 20**	328	17	1464	1830	375	24	57	105	310	267	110	57	
Moyenne	1*+ 1,83**	72,58	37,58	768,25	881,25	138,58	6,45	-	-	-	-	-	-	
Ecart-type	5,51**	130,9	48,77	395,38	505,29	131,61	7,24	-	-	-	-	-	-	

Nid N°	Sexués			Ouv.	Total Adultes	Total		Larves					Œufs	Rqs
	Reine	Ailée	Mâle			Cocon	Nymphe	L5	L4	L3	L2	L1		
53	2**	5	0	17	24	1	0	4	0	6	0	3	1	oo
54	2**	19	2	155	178	1	0	0	0	1	>	<	<	oo
55	4**	5	0	189	198	39	2	47	0	21	0	>	>	oo
56	9**	62	129	173	373	74	1	3	28	17	28	45	13	oo
Moyenne	4,25	22,75	32,75	133,50	193,25	28,75	0,75	-	-	-	-	-	-	
Ecart-type	2,86	23,37	55,58	68,33	123,70	30,38	0,83	-	-	-	-	-	-	
Moyenne totale	0,27*+ 0,70**	30,52	21,54	347,88	400,84	83,11	2,65	-	-	-	-	-	-	
Ecart-type	0,45* / 2,93**	83,15	37,02	337,91	410,68	108,64	5,50	-	-	-	-	-	-	

Tableau 1.2 : Composition des nids de *P. laboriosa* récoltés ($N = 56$).

* : Reine à "couronne" ; ** : Reine désailée sans "couronne" ; cs. : couvain ayant donné des ailés par la suite :

A : Ailées ; M : Mâles ; I : Intercaste ; oo : œufs d'ouvrières.

- Au cours de nos sorties sur le terrain, nous avons observé à de nombreuses reprises des nids situés dans un même arbre, et nous avons pu suivre des ouvrières transportant du couvain sur quelques dizaines de mètres, descendant au sol et passant d'un arbre à l'autre.

Par ailleurs, de nombreuses espèces sont polycaliques. Ainsi, *Oecophylla longinoda* est une formicine arboricole vivant dans le même type d'écosystème que *P. laboriosa*. Elle a le même type de nidification et forme des sociétés monogynes polycaliques comprenant jusqu'à 192 nids différents pour une même colonie (Vanderplanck, 1960). Way (1954) a pour sa part estimé la population

d'une société à 480 000 ouvrières. Tous ces éléments associés les uns aux autres et comparés à la structure des sociétés d'*O. longinoda*, nous ont donc amenés à émettre l'hypothèse suivante :

A l'instar des grosses sociétés de fourmis arboricoles vivant dans le même type d'écosystème avec le même type de nidification, comme *Oecophylla longinoda*, les sociétés de *P. laboriosa* sont polycaliques.

Afin de vérifier notre hypothèse, nous avons mené deux types de travaux. Dans un premier temps, nous avons réalisé un inventaire des espèces de fourmis occupant chaque manguier de la plantation de Minkomeyos ; nous avons tout particulièrement cherché à déceler la présence de *P. laboriosa* et tenté de repérer les nids. Dans un deuxième temps, sachant que l'agressivité intraspécifique est très développée en milieu naturel chez *P. laboriosa* (le sujet sera traité dans le chapitre 4), nous avons d'abord testé en laboratoire l'agressivité entre des ouvrières issues de nids plus ou moins éloignés. Cette étude a été complétée par une série de rencontres dyadiques *in situ* entre ouvrières des différents nids de la plantation.

1.3.1 DISTRIBUTION DES NIDS

1.3.1.1 DISTRIBUTION DES NIDS DE *P. LABORIOSA* DANS LA PLANTATION.

En 1993, la parcelle de manguiers de la plantation expérimentale de l'IRA est constituée de 290 arbres de variétés différentes plantés à flanc de colline à Minkomeyos, près de Yaoundé ; ils sont âgés de 8 et 12 ans et mesurent entre 2,5 et 6 mètres de hauteur. Les manguiers sont alignés sur 34 rangées de 6 à 9 arbres et sont espacés de 10 mètres.

Chaque arbre est inspecté de manière approfondie, en commençant par le sol, puis le tronc, les branches principales et le feuillage. Lorsqu'une ouvrière de *P. laboriosa* est aperçue, elle est suivie dans l'arbre dans le but de repérer l'emplacement de son nid.

Nous avons trouvé des ouvrières de *P. laboriosa* sur 59 des 290 arbres de la plantation (Figure 1.7) ; 40 d'entre eux abritaient au moins un nid ; nous avons répertorié jusqu'à 6 nids différents dans l'arbre n°293. La moyenne du nombre de nid par arbre occupé s'élève à 1,5 nid par arbre.

Sur 19 arbres, il ne nous a pas toujours été possible de suivre les ouvrières de *P. laboriosa* jusqu'à leur nid. En effet, elles s'installent souvent à l'extrémité des branches (trop minces pour supporter la masse d'un homme), au delà d'un premier rideau de feuilles qui les cachent à la vue de l'observateur. Dans ce cas, seule une observation attentive du feuillage à quelques mètres de l'arbre a

parfois permis de déceler la présence du nid. Dans le cas contraire, soit le nid existait mais n'a pas été détecté, soit l'arbre était simplement visité par les ouvrières.

1.3.2 ETUDE DE L'AGRESSIVITE ENTRE OUVRIERES ISSUES DE NIDS DIFFERENTS LORS DE RENCONTRES DYADIQUES EN LABORATOIRE.

Pour mener à bien ce travail, nous avons postulé le fait suivant :

Les ouvrières issues de nids très proches appartiennent à la même société ; elles ne doivent donc pas être agressives entre elles. A l'inverse, les ouvrières issues de nids éloignés n'appartenant pas à la même société, doivent développer des comportements agressifs entre elles.

Trois nids ont été récoltés dans la plantation en fonction de leur emplacement et de leur accessibilité (Figure 1.7).

- Deux nids issus des arbres n°182 et 192, distants de 10 mètres (nids A et B).
- Un nid issu de l'arbre n°44, éloigné des deux autres de 150 mètres (nid C).

70 rencontres dyadiques de 5 minutes sont réalisées entre des ouvrières issues d'un même nid ou d'un nid différent. Le dispositif expérimental est constitué d'une arène neutre de 8 cm de diamètre et de 5 cm de hauteur, dont les parois sont recouvertes d'un lubrifiant siliconé (Figure 1.8). Les conditions détaillées du test sont développées dans le premier article du chapitre 4. Le comportement de chaque ouvrière est noté toutes les 10 secondes ; les items comportementaux sont classés en cinq catégories (fuite ; comportements non agressifs ; ouverture des mandibules ; morsure ; projection d'acide formique).

Trois types de rencontres sont expérimentés :

- rencontres entre deux ouvrières issues du même nid : A-A ; B-B ; C-C (30 tests).
- rencontres entre ouvrières issues des nids proches : A-B (20 tests).
- rencontres entre ouvrières issues de nids éloignés : A-C ; B-C (20 tests).

Les rencontres dyadiques ont été testées entre elles à l'aide de tests t de Student.

Les résultats de ces tests sont plus longuement exposés dans le premier article du chapitre 4. Nous nous contenterons donc d'en énoncer les grandes lignes (Figure 1.9).

Durant les rencontres entre ouvrières issues du même nid (A-A ; B-B ; C-C), aucun comportement agressif n'est apparu. Seules trois ouvrières ont ouvert très brièvement leurs mandibules. De même les ouvrières issues des deux nids voisins (A-B) n'ont montré aucune agressivité significative. Les nids A et B, proches de 10 mètres, appartiennent à la même société. En revanche, les ou-

vrières issues de nids éloignés (A-C ; B-C) ont montré une agressivité significativement plus importante que dans les précédents types de rencontres. Nous avons observé des fuites (inexistantes dans les deux autres types de rencontres), ainsi que de nombreux comportements agressifs allant jusqu'à la projection d'acide. Si ce comportement particulier est apparu uniquement dans ce type de rencontre, le nombre de cas observés n'est pas significativement différent des autres rencontres. Ce phénomène est dû aux conditions expérimentales (rencontres dyadiques sur terrain neutre) qui ne favorisent pas l'émergence de comportements agressifs. Ce problème est longuement discuté dans le chapitre 4.

Le postulat précédemment émis étant vérifié, les sociétés de *P. laboriosa* sont donc bien polycaliques (Mercier et coll., 1994). Un nid correspond donc à une calie et non à une société entière.

1.3.3 DISTRIBUTION DES SOCIÉTÉS SUR LA PLANTATION.

Le postulat précédemment énoncé aurait pu se révéler inexact. En effet, si les deux nids testés n'appartiennent pas à la même société, bien qu'issues de nids très proches, elles sont alors très agressives. L'agressivité intraspécifique en milieu naturel étant très forte, les réactions agressives contre l'intruse sont presque immédiates. Après avoir recensé les différents nids de *P. laboriosa* existant sur les arbres de la plantation, et confortés dans notre démarche par les résultats des tests d'agressivité, nous avons décidé de cerner l'étendue de chaque société sur la plantation en introduisant une ouvrière issue d'un nid sur le territoire d'un autre nid. En procédant de proche en proche, nous avons effectué des séries de tests croisés entre les nids, qui nous ont permis de délimiter l'étendue des différentes colonies de *P. laboriosa* installées sur la plantation. Chaque test a été renouvelé trois fois de suite, même lorsqu'aucune réaction n'était visible. Nous avons pu réaliser une cartographie des sociétés de *P. laboriosa* sur la plantation. (Figure 1.10). Neuf sociétés ont été trouvées en 1993. La plus petite est constituée de deux calies réparties sur deux arbres différents, tandis que la plus grosse comprend 18 calies réparties sur une surface de 4500 m². Nous n'avons pas trouvé de société monocalique.

Si l'on considère que chaque calie comprend en moyenne 400 ouvrières, la taille des colonies peut être estimée entre 100 et 8000 individus.

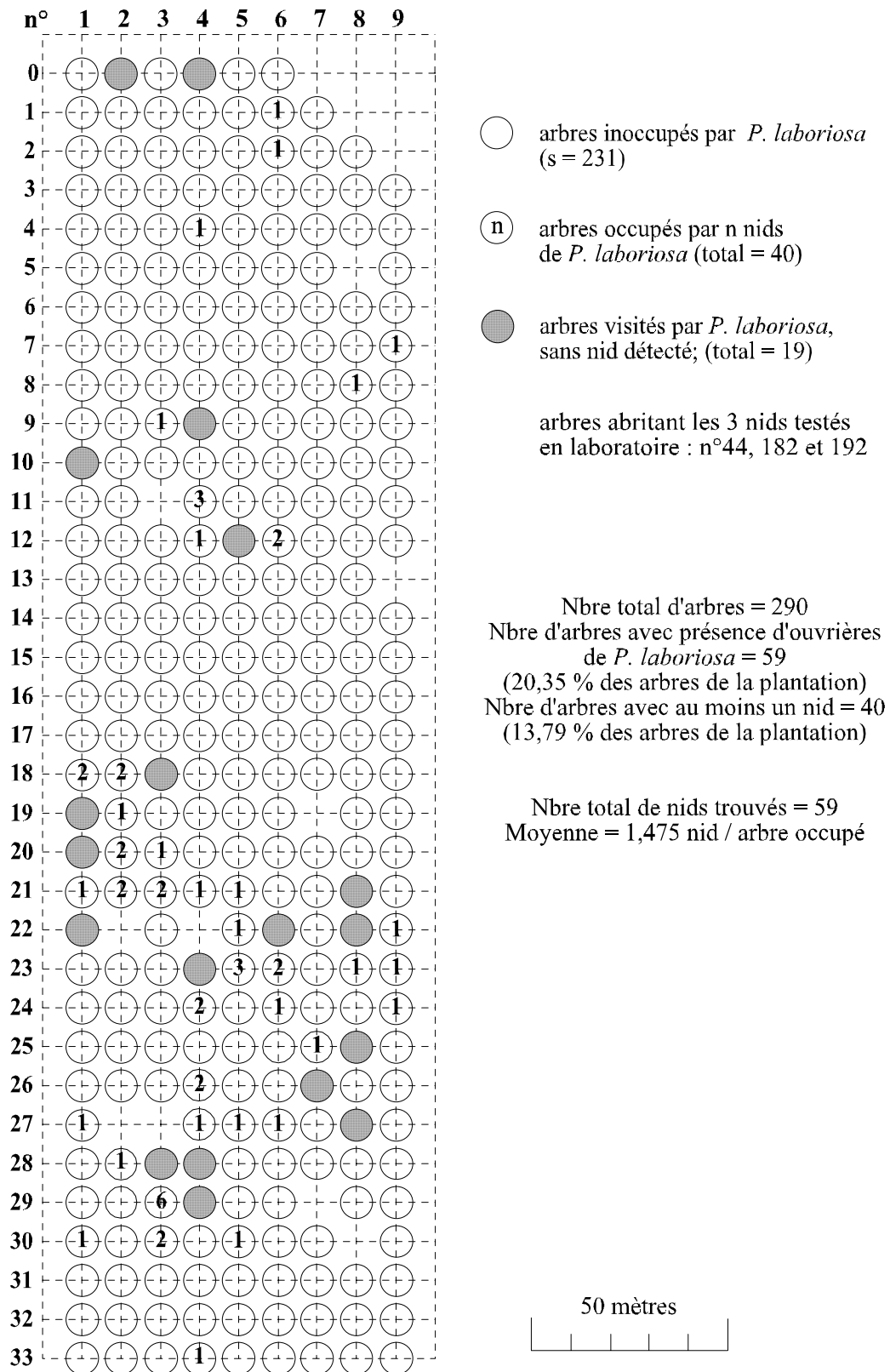


Figure 1.7 : Répartition des nids de *P. laboriosa* sur la parcelle de manguiers de Minkomeyos (1993).

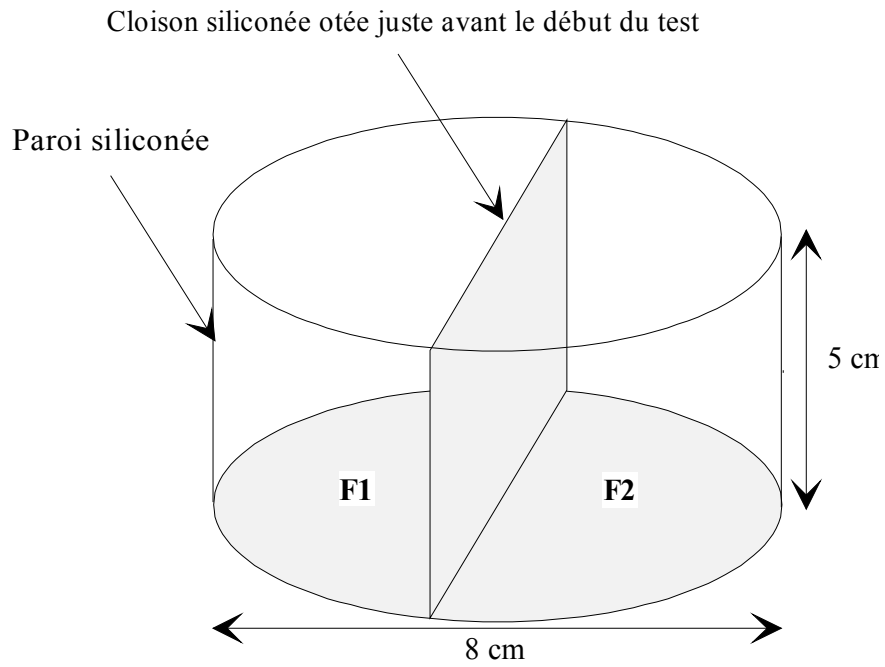


Figure 1.8 : Dispositif expérimental utilisé lors des rencontres dyadiques entre ouvrières de *P. laboriosa*.

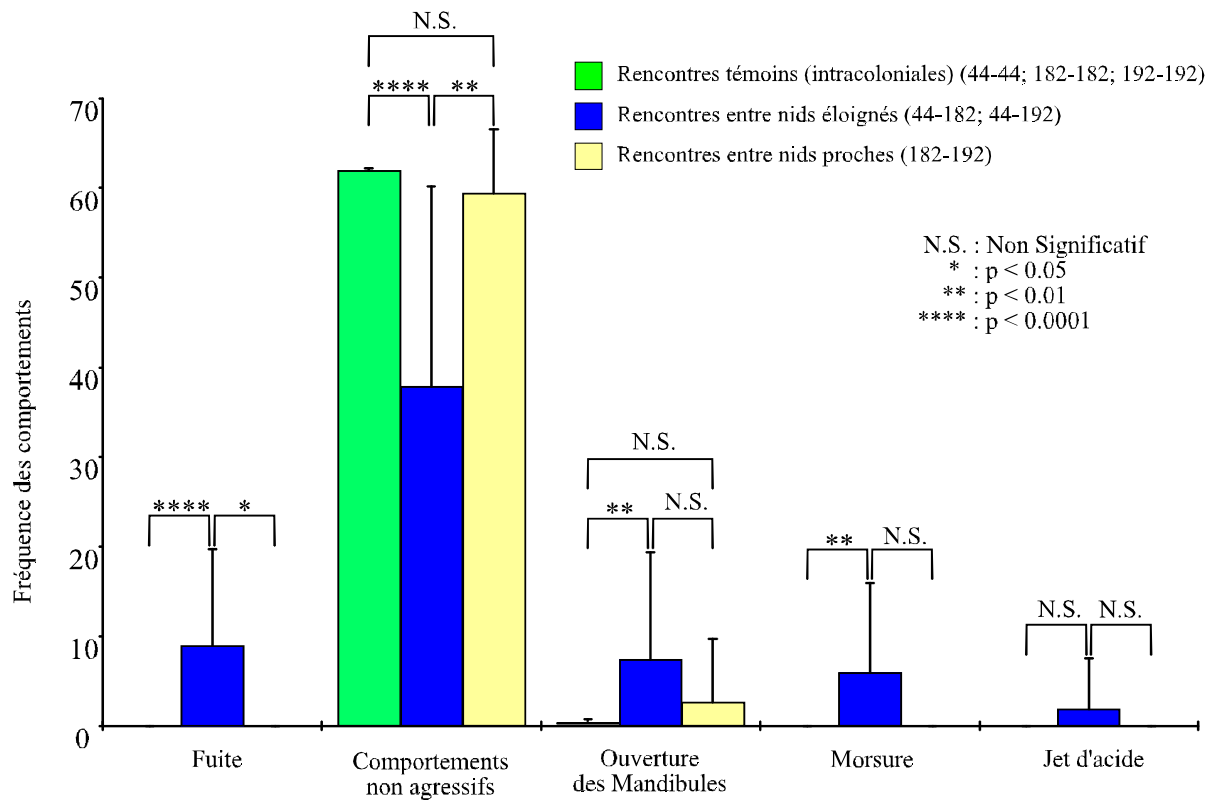


Figure 1.9 : Comparaison des fréquences des comportements agressifs lors de rencontres dyadiques entre ouvrières issues de différents nids de *P. laboriosa*.

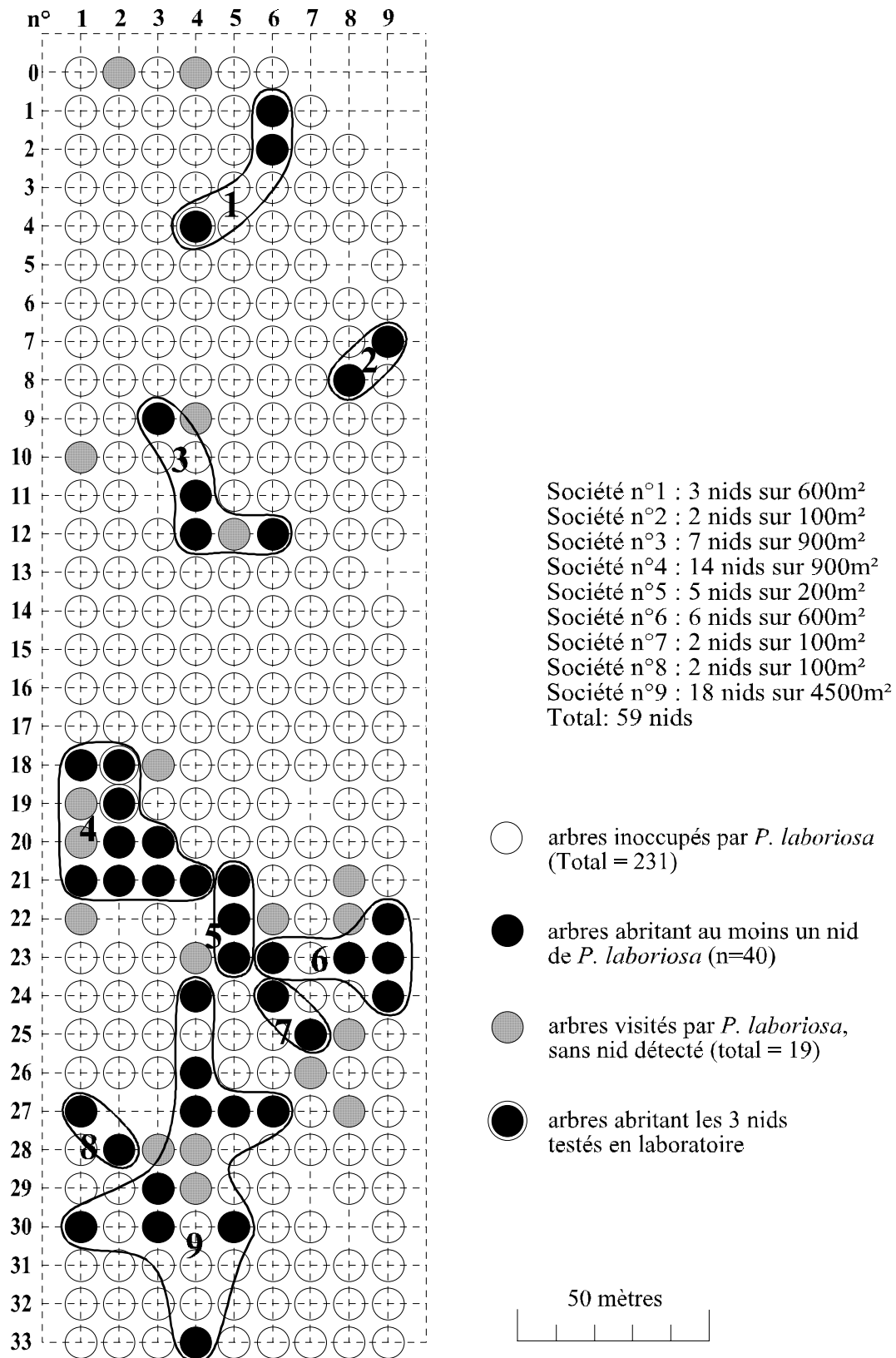


Figure 1.10 : Localisation des sociétés de *P. laboriosa* dans la plantation de Minkomeyos (1993).

1.4 DISCUSSION GENERALE DU CHAPITRE 1

P. laboriosa présente de nombreux points communs avec des espèces de genres relativement proches comme *Camponotus* ou *Oecophylla*. Chez *Oecophylla smaragdina*, (espèce présente en Extrême-Orient et en Australie, probablement identique à *Oecophylla longinoda* exclusivement africaine), la fondatrice s'installe sous une feuille, et commence sa fondation sans aucune protection physique. Seule sa couleur verte lui permet de se dissimuler aux yeux des prédateurs (Peeters et Andersen, 1989). Une coopération peut s'installer entre plusieurs reines pour élever le couvain. Chez *O. longinoda*, on retrouve des variations de couleur entre jaune et marron chez des reines et des ouvrières appartenant à des sociétés différentes (obs. pers.).

P. laboriosa a un mode de fondation semi-claustrale, fait inédit dans la sous-famille des Formicinae, décrit aussi chez *P. militaris*, une autre espèce du sous-genre *Myrma* (Lenoir et Dejean, 1994). Il a aussi été cité de manière anecdotique chez *Cataglyphis bicolor nigra* mais n'a pas été confirmé (Fridman et Avital, 1983). Ce mode de fondation est considéré comme primitif car il implique la sortie de la fondatrice à l'extérieur de son nid. Elle s'expose alors à d'éventuels prédateurs. A l'inverse d'*Oecophylla*, *P. laboriosa* a développé des structures morphologiques (épines du thorax et du pétiole) et aposématiques particulières (pilosité et coloration jaune du gastre) qui, selon Dummer (1981) et Guilford (1990), pourraient permettre de limiter l'impact d'éventuels prédateurs, notamment sur les populations de fondatrices (ces facteurs semblent toutefois jouer un rôle peu important dans la survie de l'espèce, puisque certaines espèces de *Polyrhachis* ne sont connues que grâce à la découverte de spécimens retrouvés dans l'estomac de crapauds). D'autre part, la fondatrice se protège en élaborant une loge sur la face inférieure d'une feuille. Elle doit pour cela trouver du matériel végétal. En plus de ce type de fondation particulier, Lenoir et Dejean (1994) ont décrit deux cas de fondations à deux reines sur un total de 18 récoltées. De même, Sasaki et coll. (1996) ont démontré l'existence d'une pléométrie chez *Polyrhachis moesta*. Ils ont observé que les fondations à plusieurs reines grandissaient plus vite que les fondations en solitaire, grâce à une coopération réciproque de ces reines pourtant génétiquement différentes. Ce phénomène est connu dans de nombreux cas de pléométrie (Peeters et Andersen, 1989 ; voir aussi Hölldobler et Wilson, 1990). L'intérêt d'une telle pléométrie est grand pour les fondatrices de *P. laboriosa*, si l'on considère que le temps nécessairement passé à l'extérieur pour fourrager, chasser ou rapporter du matériel de construction au nid sera divisé par le nombre de participantes. Les colonies adultes étant toujours monogynes, il ne serait pas étonnant de constater que dans ces fondations en association, la future reine "à couronne" reste constamment dans le nid tandis que d'autres assurent le ravitaillement de l'ensemble du groupe. Par ailleurs, les reines se tolèrent très bien, et plusieurs tentatives d'essaimage en laboratoire ont montré que les reines ailées avaient tendance à se regrouper quelque soit leur

origine. De plus, les deux seuls vols nuptiaux observés jusqu'à présent (en laboratoire ; température : 20-21°C ; lumière < 2 lux), ont montré que les ailées de la colonie testée (à l'origine sans reine) ayant participé au vol nuptial étaient toutes très bien réacceptées par les ouvrières au sein de la colonie (Burnat et Godzinska, 1997).

A l'intérieur du sous-genre *Myrma*, seule *P. fissa* est connue pour tisser son nid avec la soie de ses propres larves (Bolton, 1973). Même si la pléométrese observée chez *P. laboriosa* ne représente que 11% des fondations observées, cette stratégie minoritaire pourrait s'être maintenue non seulement grâce à l'avantage d'être à deux, mais aussi de par l'absence d'un tel comportement de tissage. L'utilisation des larves éviterait certes aux fondatrices un grand nombre de sorties pour se procurer des matériaux, mais il faut attendre un certain temps avant de disposer de larves et les fondatrices ont rarement un abri disponible. Les reines d'*Oecophylla smaragdina* ne se protègent pas tant qu'elles n'ont pas de larves (Peeters et Andersen, 1989). Chez *P. laboriosa*, la pléométrese, associée à la récolte d'une substance à haut pouvoir de cohésion présente en abondance dans le milieu (la soie d'araignée), pourrait être une bonne alternative entre le danger de récolter du matériau de construction à l'extérieur et l'avantage très coûteux d'utiliser son propre couvain pour construire un abri : les sorties sont limitées et rentabilisées. L'utilisation de la soie des araignées dans la construction du nid a été décrite chez *P. doddi* et *P. pilosa*, mais semble inexistante chez *Oecophylla* (Dwyer et Ebert, 1994).

La polycalie est déjà connue dans le genre *Polyrhachis*, chez des espèces tisseuses (Yamauchi et coll., 1987 ; Dorow et Maschwitz, 1990 ; Dorow et coll., 1990 ; Chen et Tang, 1990). Les sociétés adultes de *P. laboriosa*, tout comme les sociétés d'*O. longinoda*, sont polycaliques. Elles sont toutefois bien moins populeuses (Vanderplank, 1960 ; Way, 1954). La polycalie semble bénéfique pour la société car elle permet de se rapprocher des sources de nourriture, d'occuper et de défendre efficacement un territoire et de trouver refuge dans l'un des multiples nids de la société en cas de besoin. Dorow et coll. (1990) considèrent que le tissage des nids par les larves a facilité l'émergence de la polycalie. Dwyer et Ebert (1994) renforcent cette hypothèse en expliquant que l'utilisation de la soie d'araignée favorise la polycalie en permettant l'économie de fabrication de la soie, du transport des larves, et en limitant les risques de prédation liés à une exposition répétée des larves à l'extérieur du nid.

De par la structure de ses sociétés et les comportements particuliers qu'elle semble pouvoir développer, *P. laboriosa* pourrait être amenée à jouer un rôle non négligeable dans le milieu qu'elle a colonisé.

2 ADAPTATION DE L'EXPLORATION ET DE LA RECOLTE ALIMENTAIRE PAR LES OUVRIERES DE *POLYRHACHIS LABORIOSA* AUX CONDITIONS DU MILIEU

2.1 INTRODUCTION

L'organisation sociale du fourragement chez les fourmis fait l'objet de très nombreuses recherches depuis ces trente dernières années. Jusqu'à 48 stratégies différentes ont été dénombrées, dont la classification est basée sur la prise en compte de la méthode de chasse, du transport de la nourriture vers le nid et de la défense des aires de récolte (Hölldobler et Wilson, 1990). Pour notre étude, nous prendrons en considération la classification simplifiée de Oster et Wilson (1978), à laquelle de Biseau (1993) a apporté quelques précisions.

Parmi les différents types de stratégies de récolte alimentaire, on distingue les stratégies de fourragement solitaire, qui s'établissent autour de comportements totalement individuels, et les stratégies de fourragement collectif, qui sont caractérisées par des mécanismes comportementaux mettant en jeu plusieurs individus dans une recherche coopérative et collective de la nourriture.

- **Le fourragement solitaire** : ce mode de fourragement est basé sur la recherche de nourriture par des ouvrières agissant seules et se répartissant au hasard sur l'aire de récolte de la société. Diverses espèces comme *Formica fusca*, *Cataglyphis* spp, *Manica rubida*, *Pachycondyla apicalis*, ou encore *Hagensia havilandi* en sont les exemples type (Möglich et Hölldobler, 1975 ; Wehner et coll., 1983 ; Schmid-Hempel et Schmid-Hempel, 1984 ; Fresneau, 1985 ; Lenoir et coll., 1990 ; Duncan et Crew, 1994).

- **Les stratégies collectives de fourragement** : elles sont toutes structurées autour d'un mécanisme particulier désigné sous le terme de recrutement, qui vise à concentrer les individus d'une société sur un ou plusieurs sites de récolte, en vue d'une exploitation collective de la nourriture. Le recrutement implique donc le transfert des informations concernant la source alimentaire, de la découvreuse vers une ou plusieurs congénères, par l'intermédiaire de contacts physiques et (ou) de signaux chimiques.

- **Le recrutement par course en tandem** : le recrutement alimentaire par course en tandem (« tandem-running ») est basé sur un mode de recherche en solitaire, mais fait appel à des signaux chimiques permettant de mobiliser une partie de la colonie pour l'exploitation d'une source de nourriture. Il est considéré comme l'un des plus primitifs, car une seule ouvrière est recrutée à la fois. Lorsqu'elle revient au nid, après avoir marqué ou non une piste entre le nid et la source de nourri-

ture, la recruteuse invite une congénère à la suivre (*Camponotus sericeus* ; Hölldobler et coll., 1974). Lorsque la recrutée touche l'abdomen de la recruteuse avec ses antennes, cette dernière sort du nid et la conduit vers la source en s'appuyant sur des repères visuels. Le contact entre les deux ouvrières est obligatoire. La recrutée signale sa présence par des signaux tactiles antennaires sur l'abdomen de la recruteuse. Lorsque le contact est rompu, la recruteuse s'arrête et émet un signal chimique (« tandem-calling »), grâce à des glandes situées dans l'abdomen, destiné à guider la recrutée vers elle (*Leptothorax acervorum* ; Möglich et coll., 1974). Elle ne reprend sa course que lorsque le contact est rétabli entre son propre abdomen et les antennes de la suiveuse. L'échange d'informations tactiles et chimiques entre les deux congénères permet un recrutement très précis, mais très lent. Il est donc surtout utilisé par les espèces formant de petites sociétés.

- **Les pistes permanentes** : cette forme particulière de recrutement est basée sur l'existence de larges pistes ramifiées qui persistent sur plusieurs jours. Elles facilitent le transit rapide de très nombreuses ouvrières vers des sources permanentes, comme c'est le cas chez les fourmis du groupe *Formica rufa* (Rosengren , 1971, 1977a, b), chez *Lasius fuliginosus* (Quinet et Pasteels, 1991), ou encore chez les fourmis moissonneuses *Pogonomyrmex spp* (Hölldobler et Wilson, 1970 ; Hölldobler, 1976).

- **Les raids** : cette méthode de chasse collective implique la participation de véritables armées d'ouvrières qui dévastent littéralement les ressources du milieu. Elle est organisée selon différentes modalités de ratissage du terrain et de défense du territoire. Son efficacité est telle qu'elle épuise rapidement le milieu. Elle est étroitement liée au cycle biologique de l'espèce, qui impose à la société des phases migratoires en alternance avec des phases sédentaires, en relation avec le développement du couvain. Elle est utilisée par des espèces populeuses et nomades appartenant aux sous-familles des Dorylinae et des Ecitoninae (Moffett, 1987a ; revue de Passera, 1984).

Les trois types de recrutement suivants sont classés dans la même catégorie par Oster et Wilson (1978). Ils diffèrent en fait les uns des autres par l'importance relative des stimuli tactiles et chimiques intervenant dans chaque recrutement (de Biseau, 1993).

- **Le recrutement de groupe avec leader** : une recruteuse induit la sortie du nid de 5 à 30 fourrageuses selon la taille de la société, grâce à un comportement d'invitation à l'intérieur du nid ; elle les guide ensuite jusqu'à la source. La cohésion du groupe d'ouvrières recrutées persiste ou non derrière la recruteuse. *Camponotus socius*, *Myrmica rubra*, *Tetramorium impurum* et *T. bicarinatum* utilisent ce mode de recrutement (Hölldobler, 1971b ; Cammaerts-Tricot, 1974a ; Cammaerts, 1977 ; Verhaeghe, 1982 ; de Biseau et coll., 1994).

- **Le recrutement de groupe sans leader** : le comportement d'invitation des ouvrières par la

recruteuse n'est plus obligatoire. Mais une fois dehors, les recrutes sont uniquement guidées par la piste chimique laissée précédemment par l'initiatrice du recrutement. Cette dernière n'est plus en tête, même si elle continue à renforcer la piste. Cette stratégie a notamment été décrite chez *Campopnotus pennsylvanicus* et *Myrmica scabrinodis* (Traniello, 1977 ; Cammaerts, 1980).

- **Le recrutement de masse** : la piste laissée par la première recruteuse est suffisamment attractive pour induire la sortie de 20 à 40 ouvrières sans que la présence d'un leader soit nécessaire (*Solenopsis saevissima* ; Wilson, 1962 ; *Myrmica ruginodis* ; Cammaerts et Cammaerts, 1980 ; *M. sabuleti* ; de Biseau et coll., 1992 ; de Biseau et Pasteels, 1994 ; *Lasius niger* ; Beckers, 1992 ; Beckers et coll., 1992). Les premières ouvrières recrutées renforcent alors la piste initiale, impliquant la participation d'un grand nombre d'ouvrières au fourragement. Il n'y a plus de comportement d'invitation. Une forte proportion d'exploratrices est essentielle à l'initiation du recrutement ; toutefois, nombre de ces éclaireuses reviennent au nid sans avoir rien transporté. C'est la raison pour laquelle le recrutement de masse n'est utilisé que par les espèces formant des sociétés populeuses (Jaffé, 1980 ; Jaffé et Deneubourg, 1992).

Il serait toutefois simpliste de vouloir classer toutes les espèces dans telle ou telle catégorie. En effet certaines espèces sont capables d'utiliser plusieurs types de stratégies différentes et d'adopter le mode de fourragement le mieux adapté aux conditions du moment par simple modification de leur comportement. Cette flexibilité comportementale a été observée maintes fois lors du choix de stratégies de prédation (Dejean, 1991 ; Dejean et coll., 1993b ; Lachaud et Dejean, 1994). On la retrouve ainsi par exemple chez *Pachycondyla caffraria*, *P. harpax* ou *P. obscuricornis* (fourragement solitaire et « tandem-running » ; Hölldobler et Traniello, 1980a ; Agbogba, 1984 ; Traniello et Hölldobler, 1984), *P. laevigata* (« tandem-running » et recrutement de masse ; Hölldobler et Traniello, 1980b), *Paraponera clavata* (chasse solitaire, « tandem-running » et recrutement de masse selon la taille de la proie rencontrée ; Breed et Bennett, 1985 ; Breed et Harrison, 1987 ; Breed et coll., 1987), *Ectatomma ruidum* (fourragement solitaire, coopératif et recrutement de groupe ; Levings et Francks, 1982 ; Lachaud et coll., 1984 ; Schatz et coll., 1996a, b), ou encore *Megaponera foetens* (« tandem-running » et chasse collective ; Longhurst et Howse, 1979). Cette capacité d'adaptation comportementale aux conditions environnementales illustre très bien la notion de « fourragement optimal », qui définit à la fois les contraintes et les règles minimales des choix des aliments et des comportements permettant d'optimiser l'exploitation du milieu. Le développement de cette théorie a surtout porté sur l'établissement de modèles mathématiques rendant compte de l'ensemble des règles de décision optimisant l'approvisionnement de sociétés très populeuses (Taylor, 1978 ; Jaffé, 1980 ; Verhaeghe et Deneubourg, 1983 ; Deneubourg et coll., 1984, 1986 ; de Bi-

seau et coll., 1992 ; Beckers, 1993 ; Edelstein-Keshet, 1994 ; Edelstein-Keshet et coll., 1995). Bien que largement critiquée, elle est depuis vérifiée dans un certain nombre de cas (Fowler, 1987 ; Pasteels et coll., 1987b ; Dejean et coll., 1993b ; de Biseau et coll., 1997).

Bien que le genre *Polyrhachis* comprenne 469 espèces différentes, très peu d'entre elles ont fait l'objet d'études approfondies concernant leur mode de fourragement et leurs habitudes alimentaires. *P. simplex* et *P. vicina* exploitent ainsi le miellat de certaines espèces d'Homoptères ou capturent de petits insectes (Degen et coll., 1986 ; Degen et Gersani, 1989 ; Wang et Tang, 1994). La récolte est adaptée à la variation de la disponibilité des différentes sources de nourriture selon la période de l'année. *P. militaris* et *P. muelleri* fourragent en solitaires (Bolton, 1973 ; Dorow et coll., 1990), tandis que *P. hogsoni* et *P. arachne* ont un recrutement rapide et efficace (Dorow et Maschwitz, 1990).

P. laboriosa est une espèce chasseuse de la canopée, qui se nourrit de petites proies et de cadavres d'insectes. Elle exploite aussi, comme bon nombre d'espèces, les nectaires extrafloraux de différentes plantes, en particulier sur *Alchornea cordifolia* (Mull. Arg.) (Euphorbiaceae), *Abizia zygia* (D.C.) (Mimosaceae), ou *Urena lobata* (J.F. Mac Br.) (Malvaceae) (Dejean, com. pers.). Elle exploite aussi le miellat de divers Homoptères, le plus fréquemment *Aphis spireacola* Patch (sur *Chromolaena odorata* (L.) (Composaceae)), mais aussi des Membracidae et des Coccidae, ainsi que le miellat qu'elle prélève sur les zones d'exploitation d'Homoptères d'autres espèces de fourmis par lesquelles elle est tolérée. On a pu observer sur le terrain des ouvrières de *P. laboriosa* marquant des pistes ou se déplaçant dans une direction donnée en colonne très dispersée de un à cinq individus par mètre de piste. Mais bien que *P. laboriosa* soit une espèce relativement commune, peu de choses sont jusqu'à présent connues sur sa biologie. Notre objectif dans ce chapitre est de montrer comment se réalise la modulation de l'exploitation des ressources du milieu au cours de la recherche alimentaire. Nous répondrons à trois questions :

Quelles sont les différentes stratégies de fourragement utilisées par *P. laboriosa* ?

Quels sont les facteurs externes qui déterminent le passage d'une stratégie de fourragement à l'autre ?

Quelle rôle joue le marquage chimique sur le comportement général des ouvrières ?

2.2 DYNAMIQUE DU FOURRAGEMENT SUR UNE SOURCE DE TAILLE IMPORTANTE

2.2.1 INTRODUCTION

Le fourragement est une composante fondamentale de la division du travail chez les insectes sociaux. Il a été à ce titre très étudié, notamment chez les fourmis (Hölldobler et Wilson, 1990). Il est régi par des facteurs internes (état de la colonie, régime alimentaire...), et externes (nature et disponibilité des ressources alimentaires...). Certains auteurs ont montré que les fourrageuses pouvaient se spécialiser dans une tâche précise du fourragement, se traduisant par l'exploitation préférentielle de certaines plantes (*Acromyrmex octospinosus* ; Therrien, 1988), de certaines graines (*Pogonomyrmex occidentalis* ; Fewell et Harrison, 1991), ou par la collecte de miel ou de proies (*Tapinoma erraticum* ; Lenoir, 1979). Le fourragement peut aussi s'organiser selon des règles spatiales (*Pachycondyla apicalis* ; Fresneau, 1985 ; *Formica aquilonia* ; Lamb et Ollason, 1994a, b ; *Lasius fuliginosus* ; Quinet et Pasteels, 1996) ou temporelles (*Ectatomma ruidum* ; Schatz et coll., 1994). Orr et Charles (1994) ont montré qu'il existait de véritables sous-castes diurnes et nocturnes de fourrageuses chez *Camponotus gigas*. Chez *P. laboriosa*, certaines ouvrières sont spécialisées dans la capture des proies et leur comportement varie selon la taille des proies qu'elles capturent (Dejean et coll., 1994b). Lors de la capture de grosses proies, certaines fourrageuses sont même spécialisées dans la défense de la proie vis à vis d'intrus intra ou interspécifiques (Mercier et coll., 1997 ; Mercier et coll., en prep.). Nous nous intéresserons ici uniquement aux variations comportementales des fourrageuses au cours de l'exploitation de sources sucrées.

2.2.2 MATERIEL ET METHODES.

2.2.2.1 DYNAMIQUE DU FOURRAGEMENT EN FONCTION DU TEMPS

Le but de l'expérimentation est d'analyser le mode de fourragement et de recrutement de *P. laboriosa* sur une source sucrée de taille importante. Dans un premier temps, nous avons mis les colonies dans différentes conditions de jeûne et nous avons étudié le comportement des ouvrières venant s'approvisionner sur une source de nourriture en laboratoire. Dans un deuxième temps, nous avons plus particulièrement étudié la dynamique du fourragement, depuis le début de l'expérience jusqu'à 15 minutes après le retour au nid de la première recruteuse.

♦ Matériel biologique.

Le matériel de cette étude est constitué de cinq colonies de 100 à 200 ouvrières sans reine, préalablement installées dans des nids en plâtre et élevées dans des conditions contrôlées de laboratoire.

♦ Dispositif et protocole expérimental.

Il est constitué (Figure 2.1) :

- du nid à tester avec son arène extérieure A (20x15x8 cm).
- d'une arène extérieure B vierge (20x15x8 cm), dans laquelle est déposée une source de nourriture.
- d'un pont de 60 cm de long sur 3 cm de large et 20 cm de hauteur, reliant les arènes entre elles lors des tests. Il est recouvert d'une bande de papier filtre qui constitue la piste sur laquelle les fourrageuses se déplacent pour accéder à la source et revenir au nid. Le papier filtre est remplacé entre chaque expérience. Un mélange sucré fourni en quantité importante (pomme-miel-nectar) est utilisé comme source de nourriture.

Dans un premier temps, les colonies sont soumises à différentes conditions expérimentales successives.

- E1 : la nourriture est placée dans l'arène A, directement disponible. L'arène B est vide et vierge, ainsi que le papier filtre du pont. Les ouvrières qui empruntent le pont ne sont pas motivées par la recherche d'aliments ; elles sont donc considérées comme des exploratrices. La dynamique des sorties observée durant cette phase sert de témoin par rapport à la dynamique du fourragement.

- E2 : mêmes conditions, le lendemain. Cette expérience permet de savoir si l'activité exploratoire extérieure de la colonie est stable d'un jour à l'autre dans les mêmes conditions.

- E3 : après une semaine de jeûne, la source de nourriture est placée dans l'arène B. Pour y accéder, les fourrageuses sont obligées d'emprunter le pont, dont le papier filtre est vierge. Cette expérience permet d'étudier la dynamique des sorties lors du fourragement.

- E4 : mêmes conditions, le lendemain. Elle permet d'analyser la dynamique des sorties après le fourragement, lorsque les ouvrières ne sont plus motivées par la recherche de nourriture. Elle sert de contre-témoin à l'ensemble des expériences.

Chaque expérience dure 2H30, découpées en 10 fois 15 minutes. L'observation comportementale des fourrageuses s'effectue sur une distance de 15 cm au milieu du pont. Pour chaque période de 15 mn, on note les éléments suivants :

- le comportement des fourmis (exploratrice, fourrageuse, recruteuse).
- le nombre et le sens des passages effectués par les ouvrières (aller, retour).

Dans un deuxième temps, les colonies sont mises à jeun durant une semaine (cf. E3). L'expérience débute au moment où la source est découverte et s'arrête 15 mn après qu'une première ouvrière soit retournée au nid. Chaque minute, on note le nombre d'ouvrières présentes sur la source.

2.2.2.2 ANALYSE COMPORTEMENTALE DU MARQUAGE

◆ Définitions

- Comportement de marquage de piste : abaissement ponctuel de l'extrémité du gastre qui entre en contact avec le substrat. La recruteuse laisse ainsi un dépôt chimique discontinu (Figure 2.2 et Figure 2.3).

- Voyage marqué : passage sur le pont au cours duquel une recruteuse dépose au moins une marque dans les 15 cm.

- Fréquence passages marqués (FPM) : rapport entre le nombre de passages marqués et le nombre total de passages analysés dans l'intervalle de temps considéré.

- Intensité de marquage (IM) : rapport entre le nombre de marques déposées et le nombre total de passages marqués.

◆ Dynamique du marquage au cours du recrutement

Au cours de chaque expérience, nous avons analysé la dynamique du comportement de marquage de piste en fonction du temps, en comptabilisant le nombre de marques déposées par périodes de 15 minutes sur les 15 cm de piste observés.

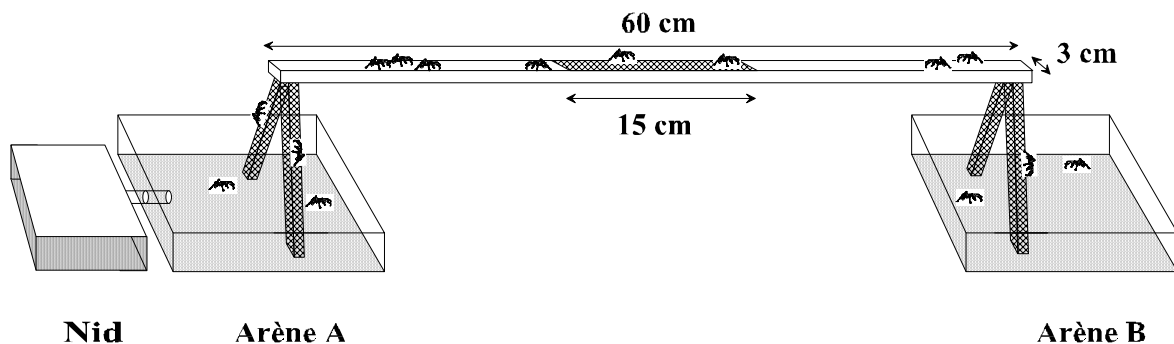


Figure 2.1 : Dispositif expérimental général utilisé pour l'étude du fourragement en laboratoire chez *P. laboriosa*.

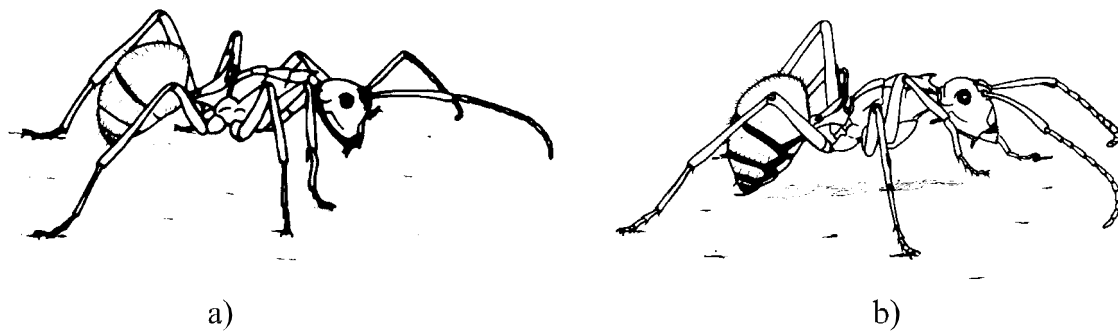


Figure 2.2 : Schéma montrant la position du gastre de l'ouvrière recruteuse de *P. laboriosa* lorsqu'elle marque une piste. Le contact entre l'abdomen et le substrat est ponctuel. a) Position de l'abdomen lorsque l'ouvrière se déplace. b) Position de l'abdomen lorsque l'ouvrière marque la piste.



Figure 2.3 : Photographie montrant les traces laissées par une recruteuse sur une lame de verre recouverte de noir de fumée.

2.2.2.3 TESTS STATISTIQUES.

Afin de vérifier leur homogénéité, nous avons comparé les résultats des cinq colonies pour chaque condition expérimentale à l'aide d'un test d'analyse de variance de Friedman. Puis, nous avons comparé pour chaque colonie les résultats obtenus dans les différentes conditions expérimentales à l'aide d'un test de Wilcoxon.

2.2.3 RESULTATS

Le comportement des ouvrières de *P. laboriosa* est très différent selon la sous-caste fonctionnelle à laquelle elles appartiennent. Nous avons ainsi pu différencier les exploratrices des fourrageuses parmi les ouvrières du service extérieur. Les exploratrices se déplacent en louvoyant, s'arrêtant souvent, leur antennes pointées vers l'avant. Elles explorent les rebords du milieu extérieur, ou lorsqu'elles sont sur le pont, tournent leurs antennes vers le vide et tentent de sauter hors du dispositif. Les fourrageuses ont un comportement très différent des exploratrices : elles se déplacent beaucoup plus en ligne droite, effectuant sans arrêt des allers et retours entre le nid et la source. Certaines d'entre elles marquent la piste à l'aide de leur abdomen.

L'exploration semble constante d'un jour à l'autre tant que les conditions d'alimentation ne varient pas. En revanche, il y a beaucoup moins de sorties d'exploratrices après le fourragement.

2.2.3.1 DYNAMIQUE DU FOURRAGEMENT EN FONCTION DU TEMPS

La comparaison des résultats obtenus à chaque expérience montre des données cohérentes entre les 5 nids (Tableau 2.1) ; nous raisonnerons donc sur les moyennes des 5 nids. De même, pour chaque expérience et pour chaque nid, l'évolution dans le temps du nombre de voyages aller (nid-source) et du nombre de voyages retour (source-nid) étant identique, nous tiendrons seulement compte du nombre de passages effectués par les ouvrières.

Quelle que soit l'expérience, le nombre moyen de passages effectués par les ouvrières en fonction du temps atteint son maximum dans la première demi-heure, puis ne cesse globalement de diminuer (test d'analyse de variance de Friedman: $\chi^2_{10,3} = 18,12$; $p < 10^{-3}$). Il varie de 1,5 à 3 pas-

Analyse de variance de Friedman et Kendall		
Expérience	Valeur du χ^2	P
E1	31,34	$< 10^{-3}$
E2	29,14	$< 10^{-3}$
E3	30,78	$< 10^{-3}$
E4	28,96	$< 10^{-3}$

Tableau 2.1 : Analyse de la cohérence des résultats obtenus sur les 5 nids pour chaque expérience.

sages par minute. Toutefois, la comparaison des résultats des différentes expériences pour chaque colonie montre des différences significatives dans l'intensité des passages effectués.

♦ Lors de l'exploration (E1, E2, E4).

Bien que, pour chaque nid, le nombre de passages ait tendance à baisser avec le temps, les variations observées d'un nid à l'autre sont importantes lors des expériences E1 et E2 ; malgré tout, pour chaque colonie, les résultats obtenus au cours de E1 et E2 ne sont pas significativement différents (test de Wilcoxon ; $N = 10$; $Z = 0,458$; $p = \text{N.S.}$). Pour cette raison, une seule représentation graphique a été réalisée, en moyennant les résultats des deux expériences (Figure 2.1).

Les résultats obtenus dans l'expérience E4 montrent une plus grande homogénéité entre les nids, mais les passages sont nettement moins nombreux que dans les précédentes expériences (test de Wilcoxon entre E1-E2 et E4 : $N = 10$; $Z = 2,803$; $p < 0,005$).

Le nombre d'ouvrières présentes sur la source reste relativement faible (moins de 10 ouvrières) (Figure 2.5).

♦ Lors du fourragement (E3).

Les variations du nombre de passages observées d'un nid à l'autre au cours de l'expérience E3 sont moins importantes ; E3 n'est pas significativement différent de E1 ($N = 10$; $Z = 1,529$; $p = \text{N.S.}$), ni de E2 ($N = 10$; $T = 13$; $Z = 1,478$; $p = \text{N.S.}$), mais l'est de E4 ($N = 10$, $Z = 2,803$; $P < 0,007$).

Le nombre maximal d'ouvrières présentes sur la source est atteint dans les 15 premières minutes du fourragement ($28 \pm 9,7$ ouvrières), puis diminue progressivement (Figure 2.6). Le retour de la première fourrageuse vers le nid s'effectue dans le premier quart d'heure, alors que le nombre d'ouvrières sur la source est déjà maximal (Figure 2.7).

2.2.3.2 ANALYSE COMPORTEMENTALE DU MARQUAGE

Une analyse qualitative montre qu'aucun comportement de marquage de piste n'a été décelé lors de l'exploration (E1, E2 et E4). Pendant le fourragement, il atteint son maximum au bout de 45 minutes ($11,2 \pm 5,1$ passages marqués / 15 minutes), puis diminue sensiblement jusqu'à la fin de fourragement ($1 \pm 1,7$ / 15 minutes) (Figure 2.8). En début de recrutement, le marquage a lieu dans le sens retour (source-nid), puis dans les deux sens lorsque la première recruteuse repart du nid vers la source. Mais il n'y a pas de différence significative du nombre de passages marqués dans les deux sens. Le nombre total de passages n'étant pas très élevé et relativement stable dans le temps, la fréquence de marquage (FPM: nombre de passages marqués / nombre total de passages effectués par

période de 15 minutes) suit globalement la même évolution que le nombre de passages marqués (Figure 2.8). Elle est maximale ($0,275 \pm 0,05$ / 15 min.) au bout de 45 minutes, puis retombe à $0,037 \pm 0,03$ pour 15 minutes en fin d'expérience.

Les valeurs de l'intensité de marquage (IM: nombre de marques / nombre de passages marqués) s'échelonnent de 1 à 15 marques pour 15 cm (Figure 2.9). Même si le nombre moyen de marques déposées est maximal ($73,8 \pm 9,8$ / 15 min.) au bout de 45 minutes, l'intensité moyenne atteint son maximum ($7,1 \pm 1,4$ / 15 min.) au bout de 30 minutes seulement, puis diminue fortement.

2.2.4 DISCUSSION

Les systèmes de recrutement de masse ont comme caractéristique un nombre important de pisteuses participant au recrutement. Ceci a pour conséquence un nombre croissant d'ouvrières présentes sur la piste, dont une grande partie revient au nid sans nourriture (Jaffé, 1980). Chez *Lasius niger*, le nombre de fourmis présentes à la source croît de manière sigmoïdale, indiquant de ce fait une augmentation du nombre de sorties, et la nature autocatalytique de ce type de recrutement (Bekkers, 1992). Chez *Myrmica sabuleti*, le nombre de fourrageuses présentes sur la source atteint son maximum dans le premier $\frac{1}{4}$ d'heure suivant le début de l'expérience, puis diminue rapidement (de Biseau et coll., 1992). On observe le même phénomène chez *P. laboriosa*, mais avec la participation d'un moins grand nombre d'ouvrières. Le flux des allers et retours reste faible (1,5 à 3/mn) par rapport à ce que l'on peut voir chez des espèces pratiquant le recrutement de masse, comme *Tapinoma simrothi* (30 à 60/mn) (Simon et Hefetz, 1992). Il est à peine plus élevé que lors de l'exploration. Dans les conditions expérimentales, un seul chemin s'offre à toutes ces fourrageuses, si bien qu'elles sont déjà nombreuses sur la source de nourriture avant même qu'une première ouvrière ne soit retournée au nid. Ceci peut s'expliquer soit : (1) par la taille relativement restreinte du dispositif et par le nombre élevé d'ouvrières dans les milieux extérieurs ; soit (2) par l'existence d'un recrutement alimentaire par les ouvrières situées sur la source ; soit (3) par l'attractivité de la source.

Le marquage de piste a lieu uniquement dans des conditions de fourragement. Il s'accroît dans la première partie du fourragement, puis diminue bien avant que celui-ci ne soit terminé. Si l'on suppose que toutes les marques déposées par les recruteuses sont qualitativement et quantitativement identiques, plus la quantité de phéromone présente sur la piste est grande, moins les recruteuses en déposent. Il arrive parfois que l'on observe 3 à 4 ouvrières suivant de près une pisteuse. Mais lorsque celle-ci s'arrête, les suiveuses la dépassent et continuent leur chemin jusqu'à la source.

On peut donc raisonnablement penser que, sur une source de taille importante, *P. laboriosa* utilise un recrutement de groupe sans leader.

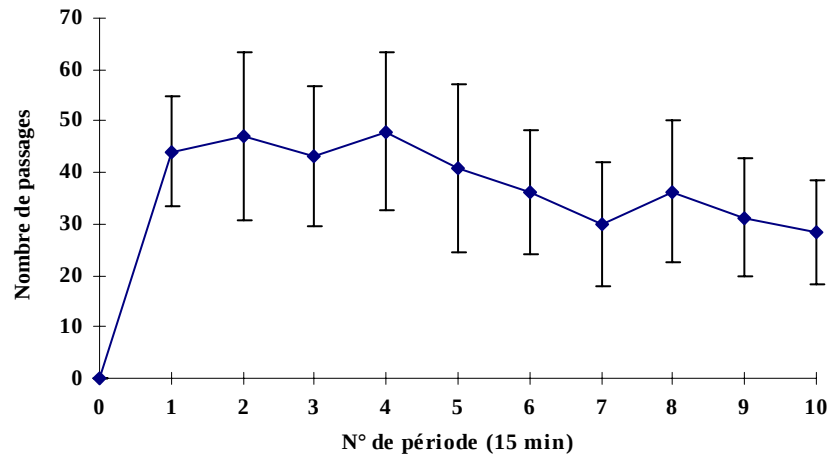


Figure 2.4 : Nombre moyen de passages effectués sur le pont par les ouvrières de *P. laboriosa* lors de l'exploration (E1-E2) ($n = 5$).

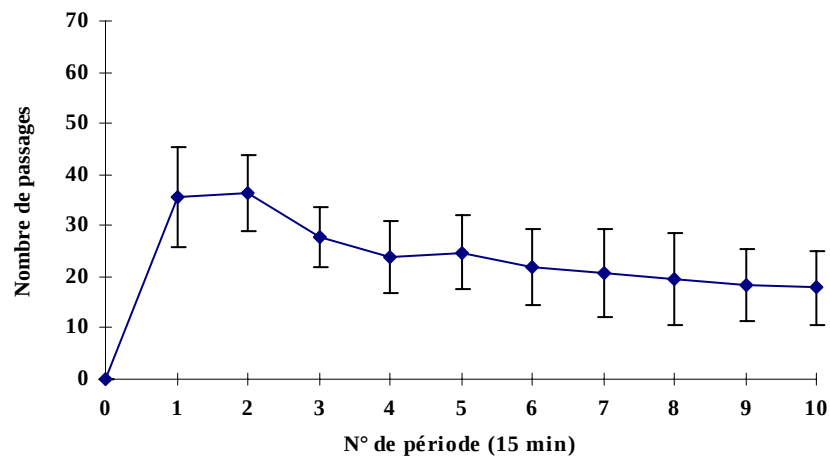


Figure 2.5 : Nombre moyen de passages effectués sur le pont par les ouvrières de *P. laboriosa* lors de l'exploration après fourragement (E4) ($n = 5$).

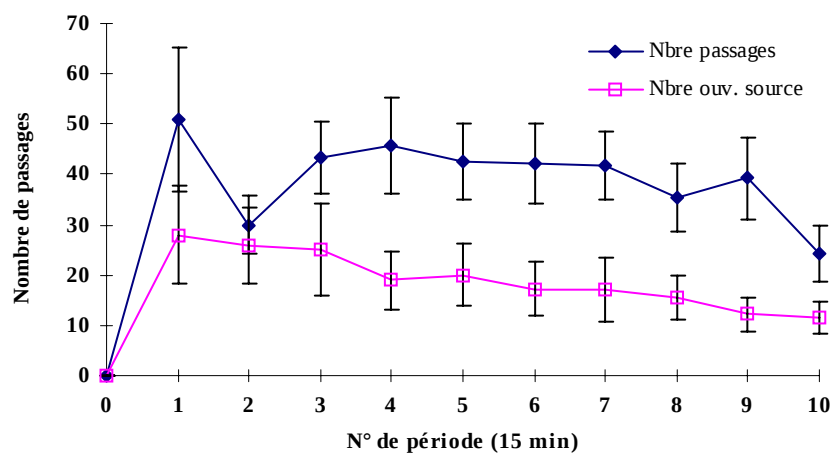


Figure 2.6 : Nombre moyen de passages effectués sur le pont et d'ouvrières de *P. laboriosa* présentes sur la source lors du fourragement (E3) ($n = 5$).

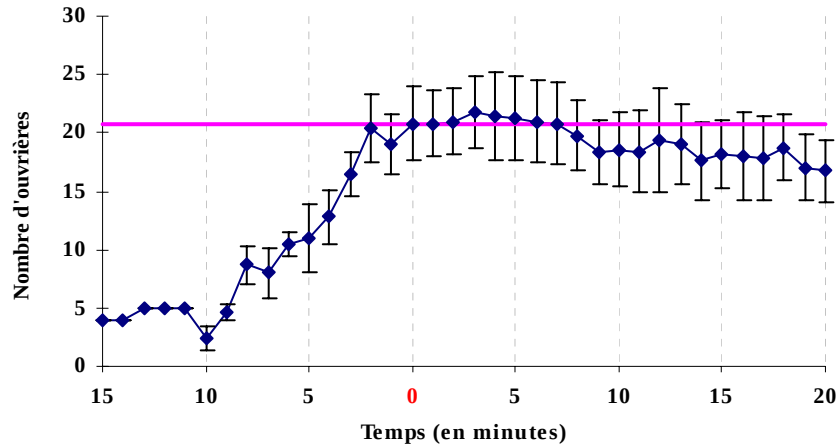


Figure 2.7 : Évolution du nombre moyen d'ouvrières de *P. laboriosa* présentes sur la source lors du fourragement (E3) ($n = 5$) ; ($t = 0$ correspond au retour d'une première ouvrière vers le nid).

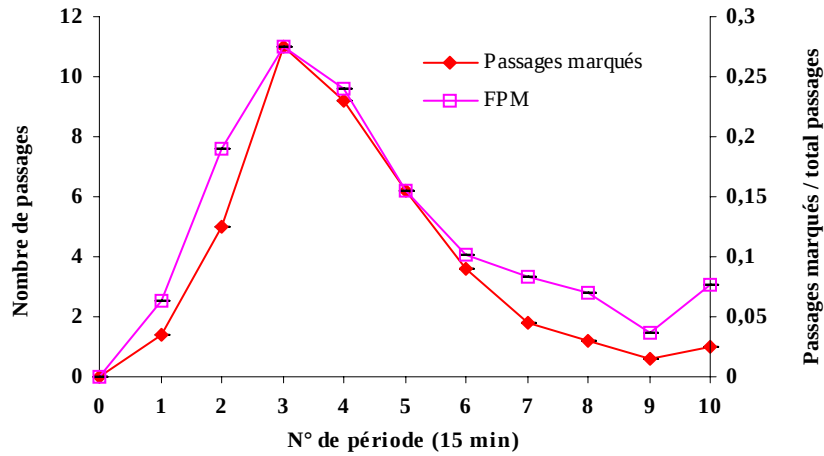


Figure 2.8 : Évolution du marquage de piste lors du fourragement (E3) ($n = 5$) : nombre moyen et fréquence moyenne de passages marqués (FMP).

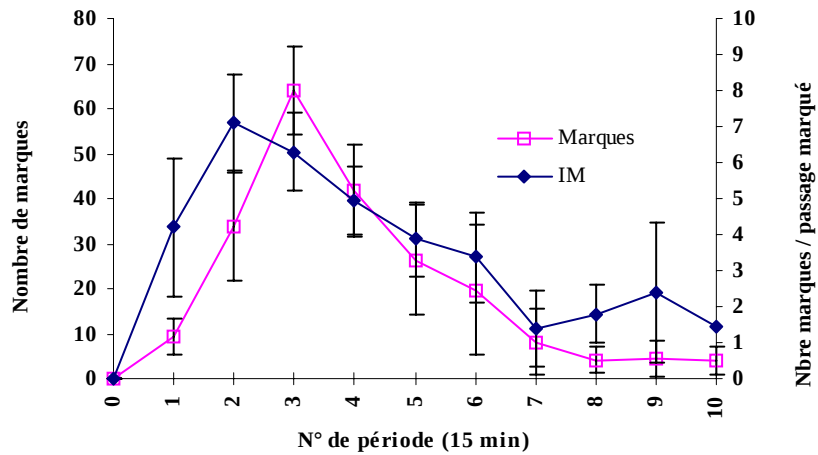


Figure 2.9 : Évolution du marquage de piste lors du fourragement (E3) ($n = 5$) : Intensité Moyenne de marquage et nombre moyen de marques déposées sur la piste.

2.3 ADAPTATION COMPORTEMENTALE DES FOURRAGEUSES A L'EXPLOITATION D'UNE SOURCE ALIMENTAIRE SUCREE

2.3.1 INTRODUCTION

Si les ouvrières de *P. laboriosa* fourragent généralement en solitaire, elles sont capables de recruter des congénères sur des sources de taille importante. De même, Dejean et coll. (1994b) ont montré que le comportement des ouvrières variait selon la taille des proies qu'elles capturent. La chasse est individuelle, mais un recrutement chimique à distance peut intervenir dans les cas de capture de grosses proies intransportables par une seule ouvrière. Certaines fourrageuses découpent la proie, d'autres la défendent contre d'éventuels compétiteurs. Des confrontations ont ainsi été observées tant au niveau intraspécifique, avec des reines fondatrices (Mercier et coll., sous presse ; cf. chapitre 4), qu'au niveau interspécifique, avec des ouvrières d'*Oecophylla longinoda* ou de *Polyrhachis weissi* (Mercier et coll., en prép. ; cf. chapitre 4).

L'exploitation des ressources alimentaires obéit à une séquence comportementale dont les cinq items sont les suivants :

- (1) recherche au hasard d'une source alimentaire,
- (2) après découverte de la nourriture, retour au nid par le chemin le plus direct,
- (3) recrutement de congénères,
- (4) retour direct à la source en compagnie des ouvrières recrutées,
- (5) transport de la nourriture au nid avec l'aide des ouvrières recrutées.

L'importance relative de ces différentes phases varie d'une espèce à l'autre et détermine le type de recrutement utilisé. Nous allons dans ce chapitre essayer de déterminer de quelle manière s'effectue le recrutement sur une source sucrée de taille importante chez *P. laboriosa*, et de montrer l'importance du comportement individuel dans le choix du type de stratégie.

2.3.2 ANALYSE COMPORTEMENTALE EN FONCTION DE LA NATURE DE LA SOURCE

2.3.2.1 MATERIEL ET METHODES

♦ Matériel biologique

Cinq colonies de 300 à 500 ouvrières, sans reine, sont utilisées pour l'étude du fourragement en fonction de la nature de la source.

Toutes les colonies sont préalablement mises à jeun durant une semaine.

♦ Dispositif et protocole expérimental

Nous avons vu précédemment qu'au cours des 15 premières minutes du fourragement suivant le retour au nid de la première recruteuse sur une source pomme-miel de taille importante, le nombre maximum de fourrageuses était déjà pratiquement atteint lorsqu'une première ouvrière retournait au nid (Figure 2.7). Plusieurs hypothèses ont été présentées plus haut pour tenter d'expliquer ce phénomène :

(1) Les fourrageuses trouvent la source par hasard ; leur nombre est accentué par la densité importante des ouvrières dans une arène de fourragement de petite taille.

(2) Les ouvrières déjà présentes sur la source recrutent leurs congénères à distance en émettant une phéromone, selon un mécanisme identique à ce qui a déjà été observé chez *Oecophylla longinoda* (Hölldobler et Wilson, 1978).

(3) Les ouvrières sentent la source à distance et se dirigent vers elle indépendamment les unes des autres.

Pour tenter de déterminer le facteur influençant le déplacement des ouvrières lors du fourragement, nous avons modifié les conditions expérimentales en diminuant la densité des ouvrières présentes dans le dispositif et en présentant aux fourrageuses une source de nature différente. Le dispositif utilisé est constitué de (Figure 2.10) :

- un nid avec son arène extérieure A.
- une arène de fourragement B agrandie (150x50 cm). Un cercle de 10 cm de diamètre est tracé en son centre.
- un pont reliant les arènes A et B, permettant le passage des ouvrières.

Les colonies à jeun depuis une semaine sont testées durant 15 minutes dans les conditions expérimentales suivantes :

Expérience témoin (T) : une coupelle vide est placée au centre du cercle. Le déplacement des ouvrières n'est pas induit par la découverte d'une source de nourriture. Les ouvrières quittant le cercle sont retirées de l'arène.

Expérience avec source (S) : la source est placée au centre du cercle. Les ouvrières entrant dans le cercle sont retirées avant de pouvoir toucher à la source, afin d'éviter un éventuel recrutement sur celle-ci.

Expérience avec source et ouvrières (S+O) : la source est placée au centre du cercle. Seules les ouvrières quittant le cercle sont retirées, afin d'éviter un éventuel recrutement à longue distance.

Ces trois expériences ont d'abord été réalisées en utilisant une source **S1**, constituée d'une coupelle contenant **un mélange odorant de pomme-miel**. Lorsque toutes les colonies ont été testées, le même protocole a été repris en utilisant cette fois une source **S2**, constituée d'une coupelle contenant **de l'eau sucrée non odorante (saccharose 0,1M)**.

Pour chaque type de source et pour chaque condition expérimentale, on effectue un décompte par minute du nombre d'ouvrières entrant dans le cercle. Toutes les ouvrières sortant du cercle sont retirées afin de ne pas les compter plusieurs fois.

♦ Tests statistiques

Les résultats sont traités à l'aide d'un test d'analyse de variance (ANOVA).

2.3.2.2 RESULTATS

La différence des résultats obtenus au cours des tests témoins T1 et T2 témoigne d'une augmentation conséquente du niveau général d'activité des colonies entre les deux séries de tests (Figure 2.11). Une comparaison entre les deux séries étant de ce fait irréalisable, il convient donc de séparer leur analyse.

Les tests réalisés avec une source de pomme-miel montrent une différence significative d'orientation des ouvrières selon la présence (S1 et S1+O) ou non (T1) de la source. Les fourrageuses sont nettement attirées vers la source (Tableau 2.2). En revanche, aucune différence significative n'apparaît entre (S1) et (S1+O). La présence de congénères sur la source ne semble pas influencer le déplacement des ouvrières.

Lorsque de l'eau sucrée est proposée (S2 = saccharose 0,1M), aucune différence significative n'est mise en évidence entre les trois types d'expérience (T2, S2 et S2+O) (Tableau 2.3). Le déplacement des ouvrières n'est pas orienté en direction de la source. Ce type de source est pourtant apprécié, puisque les ouvrières l'ayant atteinte s'y alimentent, emmagasinant autant de liquide que leur jabot peut en contenir.

Aucun recrutement sur place n'a donc pu être mis en évidence, quelque soit le type de source utilisé. Les fourrageuses de *P. laboriosa* semblent se déplacer uniquement selon un gradient d'odeur émis par la source de nourriture. Chez *Formica aquilonia*, les ouvrières semblent pouvoir se diriger vers la source en dehors de tout marquage chimique, grâce à l'action commune de plusieurs facteurs comme l'odeur de la source, la proximité et l'excitation des congénères, ainsi que le dépôt préalable de marques au cours de l'exploration.

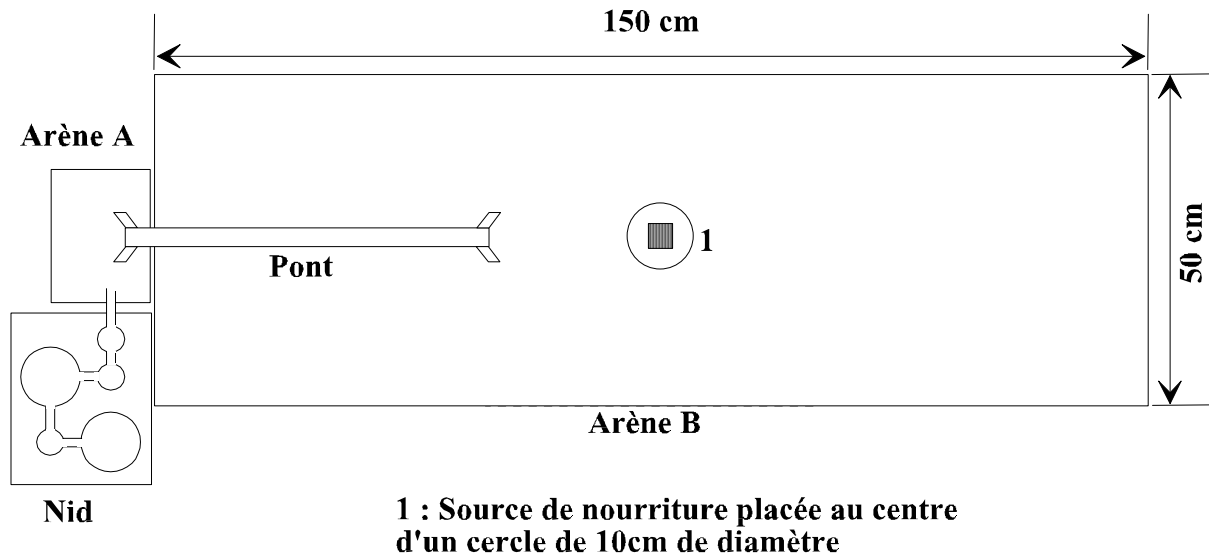


Figure 2.10 : Dispositif expérimental utilisé lors de l'étude de l'attraction d'une source de nourriture sur les fourrageuses.

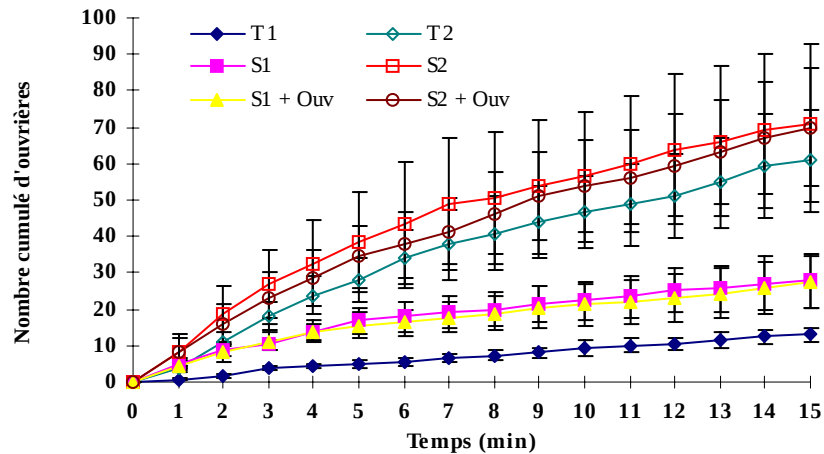


Figure 2.11 : Évolution du nombre cumulé d'ouvrières présentes sur une source sucrée dans les 15 premières minutes du fourragement (E3) (n = 5).. T : Témoin ; S1 : pomme-miel ; S2 : saccharose 0,1M ; S + Ouv : Source + Ouvrières laissées sur la source.

Test d'analyse de variance de Newman-Keuls			
Moyenne Err.std	S1 : source pomme-miel		
	T1	S1	S1+O
	0,86 0,93	1,85 2,09	1,83 2,24
T1	-	0,0032	0,0016
S1		-	N.S.

Tableau 2.2 : Comparaison statistique du déplacement des fourrageuses dans une arène en fonction des conditions expérimentales (T1 : Témoin ; S1 : source (pomme-miel) placée au centre de l'arène, les ouvrières étant retirées avant de toucher la source ; S1+O : source (pomme-miel) placée au centre de l'arène, les ouvrières étant retirées après s'être alimentées). La moyenne représente le nombre moyen d'ouvrières traversant le cercle en 15 minutes.

Test d'analyse de variance de Newman-Keuls			
Moyenne Err.std	S2 : source de saccharose (0,1M)		
	T2	S2	S2+O
	4,17 3,43	4,59 4,28	5,13 4,18
T2	-	N.S.	N.S.
S2		-	N.S.

Tableau 2.3 : Comparaison statistique du déplacement des fourrageuses dans une arène en fonction des conditions expérimentales (T2 : Témoin ; S2 : source (saccharose 0,1M) placée au centre de l'arène, les ouvrières étant retirées avant de toucher la source ; S2+O : source placée au centre de l'arène, les ouvrières étant retirées après s'être alimentées). La moyenne représente le nombre moyen d'ouvrières traversant le cercle en 15 minutes.

2.3.3 ANALYSE COMPORTEMENTALE EN FONCTION DE LA TAILLE DE LA SOURCE

2.3.3.1 MATERIEL ET METHODES

♦ Matériel biologique

Trois colonies de 300 à 500 ouvrières, sans reine, sont utilisées pour cette étude. Elles sont préalablement mises à jeun durant une semaine. 20 ouvrières naïves de chaque colonie sont isolées à tour de rôle et marquées sur le thorax avec de la peinture blanche. Elles sont testées individuellement, pour une seule des conditions testées.

♦ Dispositif et protocole expérimental

Dans les conditions naturelles, il n'est pas rare de pouvoir observer des ouvrières de *P. laboriosa* fourrageant seules sur les nectaires extrafloraux des plantes qu'elles exploitent, puis de les retrouver quelques temps plus tard participant au recrutement de congénères pour l'exploitation d'un fruit mûr. Nous avons donc voulu savoir quel facteur induisait une modification du comporte-

ment individuel des ouvrières au cours du fourragement et nous avons supposé que :

la stratégie d'exploitation d'une source de nourriture est déterminée par la première ouvrière récolteuse, qui modifie son comportement d'après les informations qu'elle a mémorisé au cours des premières visites.

L'expérience suivante consiste donc à étudier les variations comportementales des ouvrières de *P. laboriosa* lorsqu'elles sont confrontées seules à une source de taille variable. Le même dispositif expérimental que dans l'expérience précédente, légèrement modifié, est utilisé (Figure 2.12) : à la base de chaque pied du pont, est collée une boîte de pellicule photo dont la paroi extérieure a été préalablement aspergée de lubrifiant siliconé, qui empêche les fourmis de grimper. Seul le passage de la fourrageuse testée est facilité manuellement au niveau de l'arène A. Le passage de la fourrageuse du pont à l'arène B est rendu possible grâce à une rampe d'accès. Une bande de papier filtre vierge recouvre le pont ; elle est remplacée entre chaque fourmi testée et le pont est nettoyé à l'alcool, puis à l'acétone et au pentane.

Une source de saccharose à 0,1M, de taille variable, est disposée au centre de l'arène B, sur une coupelle renversée, à 10 cm du pied du pont. La taille de la source peut être de :

- 8µl ; la gouttelette ne remplit pas le jabot de l'ouvrière ; les membranes intersegmentaires de l'abdomen ne sont pas visibles.

- 25µl ; lorsque la fourrageuse a fini de s'alimenter, son abdomen est distendu, laissant apparaître les membranes intersegmentaires noires ; la source n'est pas totalement épuisée, il reste un peu de saccharose après le départ de l'ouvrière.

- 125µl.

- 250µl.

La source est renouvelée entre chaque voyage. Elle est placée dans une zone de 50x50 cm au milieu de l'arène B. Cette zone est filmée à l'aide d'une caméra, tandis qu'une deuxième caméra filme le tuyau d'accès au nid et les deux premières loges du nid. 5 ouvrières préalablement marquées sont testées par type de source et par colonie. Chaque ouvrière testée est observée lors de 10 visites successives de la source. L'expérience débute au moment où l'ouvrière entre en contact pour la première fois avec la source de nourriture. Le premier voyage du nid vers la source n'est donc pas pris en compte.

Nous avons privilégié les items comportementaux propres à nous renseigner sur la méthode

Nous avons privilégié les items comportementaux propres à nous renseigner sur la méthode de fourragement des ouvrières de *P. laboriosa*. Nous avons ainsi tenu compte :

- du temps mis par la fourrageuse à franchir les 10 cm séparant la source du pont.
- de la manière dont l'ouvrière se déplace (trajet direct ou non).
- du nombre de tentatives ou de prises alimentaires effectuées sur la source. Lorsque la source est épuisée, l'ouvrière effectue une recherche alimentaire en louvoyant sur la coupelle et en léchant le substrat. Une tentative de prise alimentaire est ainsi quantifiée chaque fois que l'animal s'arrête, se toilette ou descend de la coupelle.
- du nombre de tours effectués par l'ouvrière autour de la source (l'ouvrière est descendue de la coupelle).
- de l'existence sur le pont d'un comportement de marquage (nombre de marques déposées sur les 60 cm du pont).
- du comportement de la fourrageuse à l'intérieur du nid (distance de pénétration dans le nid ; comportement d'invitation ; nombre d'ouvrières sollicitées).
- du nombre d'entrées et de sorties dans le quart d'heure précédant l'expérience (flux témoin), puis pour chaque trajet, à partir du moment où la fourrageuse entre dans l'arène A jusqu'à cinq minutes après sa sortie du nid.

♦ Tests statistiques

Les résultats sont traités à l'aide d'un test d'analyse de variance (ANOVA); une analyse discriminante est menée en parallèle afin de tester les relations entre chaque type de comportement selon le type de source et le rang du trajet.

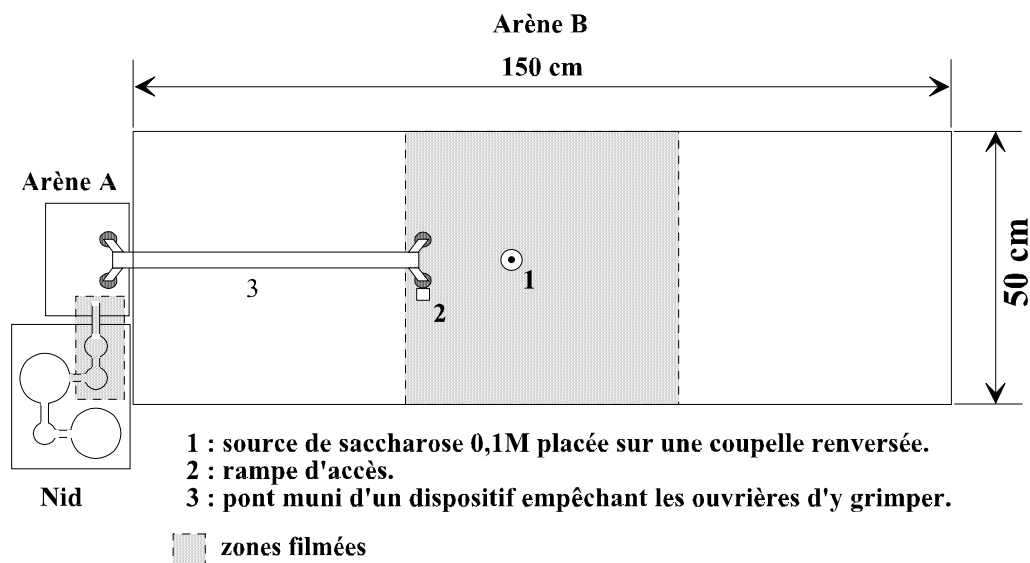


Figure 2.12 : Dispositif expérimental utilisé lors de l'étude du fourragement en solitaire.

3.3.2 RESULTATS

L'analyse de variance et l'analyse discriminante sur les résultats obtenus pour chaque colonie n'indiquent aucune différence significative. Les fourmis testées avec le même type de source réagissent de la même manière quelque soit leur colonie d'origine. On peut donc considérer que les ouvrières de colonies différentes sont issues d'une même population et regrouper les résultats obtenus pour les 5 colonies.

Dans ces conditions, une analyse discriminante sur la variable "taille de la source" montre que les ouvrières de *P. laboriosa* n'ont globalement pas les mêmes comportements lorsqu'elles sont confrontées à des sources de taille différente (Figure 2.13). Les fourrageuses se comportent de manière identique sur des sources de 125 et 250 μ l, mais adoptent une stratégie différente sur une source de 8 μ l. Elles présentent des comportements intermédiaires sur une source de 25 μ l.

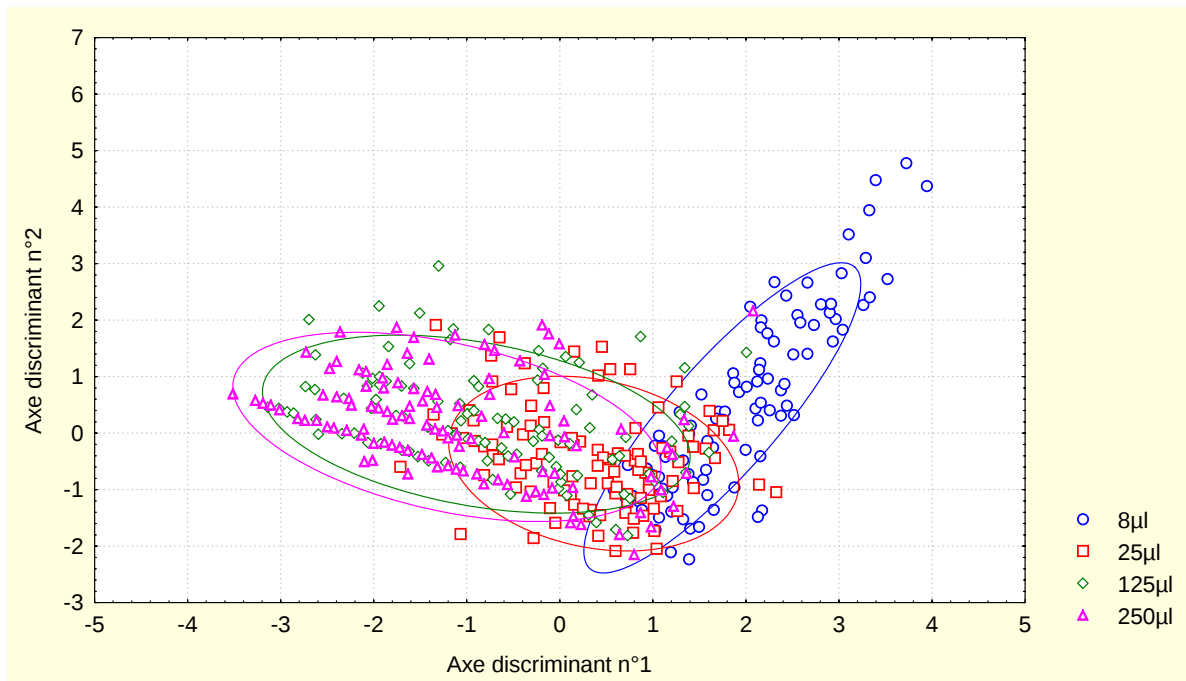


Figure 2.13 : Effet de la taille de la source, toutes colonies confondues, sur le comportement des fourrageuses de *P. laboriosa* (critères pris en compte : Durées des Allers et des Retours ; Prises(ou tentatives de prises) alimentaires ; Nombre de tours autour de la source ; Nombre total de marques déposées).

◆ Analyse globale des comportements

Analyse des durées médianes des allers et retours (Tableau 2.4 ; Figure 2.14 et Figure 2.15)

La durée médiane des trajets entre le nid et la source est inversement proportionnelle à la taille de celle-ci : plus la source est grande, plus le temps de trajet est court (diminution de 27,5 à 5 secondes pour l'aller et 552,5 à 60 secondes pour le retour). Il n'existe aucune différence significa-

tive entre les temps de trajet sur les deux plus grandes sources (125 et 250 μ l) et seule la durée des retours est significativement plus longue entre les deux plus petites sources (8 et 25 μ l). Par contre, la durée des trajets est toujours significativement plus longue sur les deux petites sources que sur les deux grandes. De plus, avec n'importe quelle source, la médiane des temps de trajet est environ 10 fois plus faible à l'aller qu'au retour.

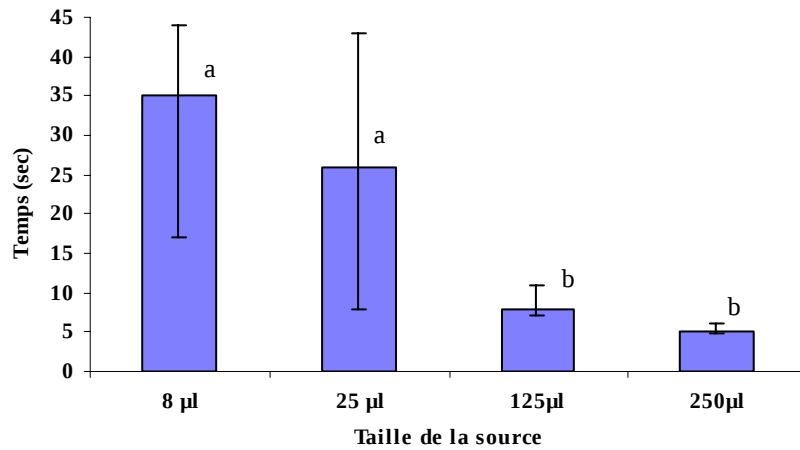


Figure 2.14 : Durée médiane des allers en fonction de la taille de la source ($\pm$ quartiles). Les lettres représentent les différences statistiques.

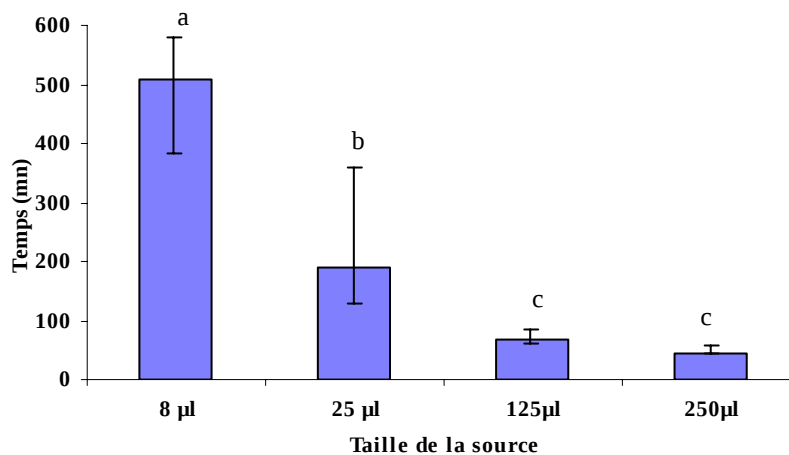


Figure 2.15 : Durée médiane des retours en fonction de la taille de la source ($\pm$ quartiles). Les lettres représentent les différences statistiques.

Analyse des comportements autour de la source (Tableau 2.4 ; Figure 2.16)

Le nombre de prises alimentaires est très significativement différent pour chaque type de source, sauf entre les deux plus grandes (125 et 250µl) et les deux intermédiaires (25 et 125µl). Il est très élevé avec la source de 8µl, mais exprime seulement des tentatives de prise alimentaire. L'ouvrière ayant épuisé la source en une seule fois sans pour autant remplir son jabot, elle louvoie lentement sur la coupelle en léchant le substrat à l'endroit où la source se trouvait.

Le nombre de tours effectués par les fourrageuses autour de la source est inversement proportionnel à la taille de la source et significativement différent pour chaque type de source. Aucun sens privilégié de rotation autour de la source n'a pu être décelé.

Analyse de variance : Test de Newman-Keuls					
		8µl	25µl	125µl	250µl
Durée des trajets aller (Nid-Source)	Médiane (sec) quartiles (25/75%)	27,5 9 / 69	16,5 6 / 54	8 5 / 20,5	5 4 / 7,5
	8µl		N.S.	$P < 10^{-3}$	$p < 10^{-4}$
	25µl			$p = 0,013$	$p < 10^{-3}$
	125µl				N.S.
Durée des trajets retour (Source-Nid)	Médiane (sec) quartiles (25/75%)	552,5 236 / 844,5	204,5 78 / 622	86 34 / 328,5	60 23 / 245,5
	8µl		$p < 10^{-4}$	$P < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
	25µl			$P < 10^{-3}$	$p < 10^{-3}$
	125µl				N.S.
Nombre de prises alimentaires	Moyenne Err.std	4,97 3,32	1,99 1,56	1,79 1,57	1,38 1,54
	8µl		$p < 10^{-4}$	$P < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
	25µl			N.S.	$p = 0,037$
	125µl				N.S.
Nombre de tours autour de la source	Moyenne Err.std	3,12 2,23	1,99 1,59	1,05 1,19	0,67 0,82
	8µl		$p < 10^{-4}$	$P < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
	25µl			$P < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
	125µl				$p = 0,034$
Nombre de marques sur le pont	Moyenne Err.std	0,33 0,64	8,99 9,26	22,76 12,60	25,38 12,78
	8µl		$p < 10^{-4}$	$P < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
	25µl			$P < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
	125µl				$p = 0,025$

Tableau 2.4 : Effet de la taille de la source sur les comportements des fourrageuses de *P. laboriosa*. Le nombre de voyages est égal à 10 (voyages) x 5 (fourmis) x 3 (colonies) = 150.

Analyse du comportement de marquage (Tableau 2.4 ; Figure 2.17)

Le nombre moyen de marques déposées sur le pont augmente avec la taille de la source. Pratiquement inexistant pour la source de 8µl ($0,33 \pm 0,64$ marques), le marquage est maximal pour la source de 250µl ($25,38 \pm 12,78$ marques) et intermédiaire pour la source de 25µl. Les différences observées entre les valeurs moyennes de chaque expérience sont hautement significatives, sauf pour les deux plus grandes sources, qui présentent des valeurs très proches quoique tout de même significativement différentes.

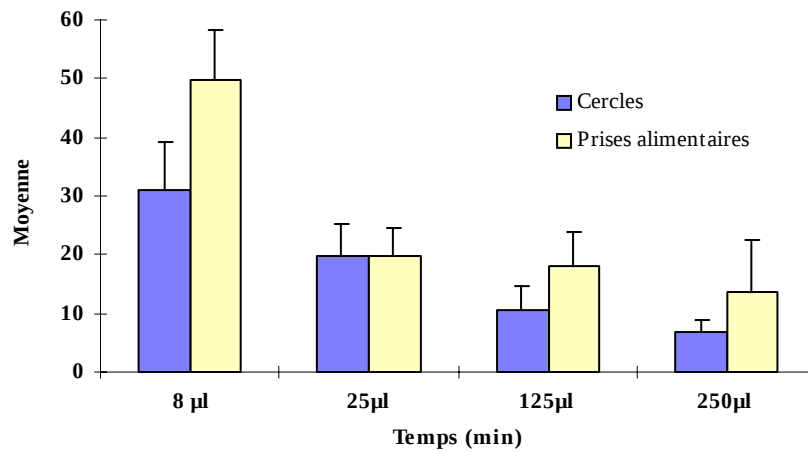


Figure 2.16 : Évolution du nombre moyen de cercles et de prises alimentaires effectués en fonction de la taille de la source.

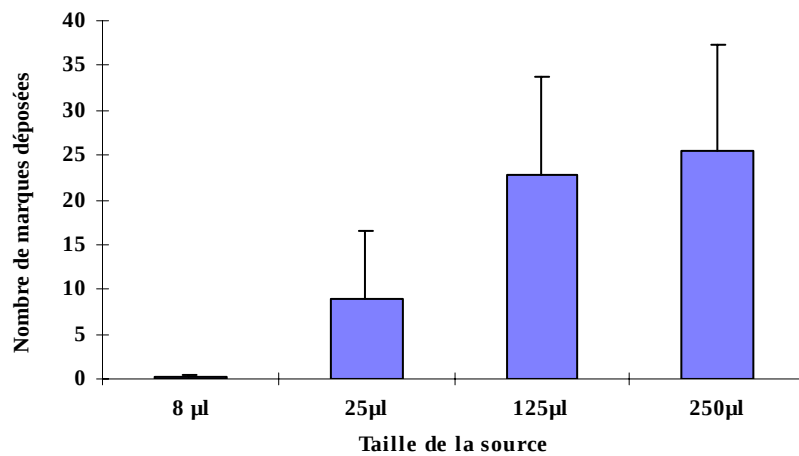


Figure 2.17 : Nombre moyen de marques déposées au cours du fourragement sur des sources de différentes tailles.

Analyse des comportements au niveau du nid (Tableau 2.5 ; Figure 2.18)

Quelle que soit la source utilisée, aucune variation significative du flux d'entrées et de sorties des ouvrières n'a pu être mise en évidence par rapport au flux témoin, que ce soit durant le séjour de la fourrageuse à l'intérieur du nid ou dans les cinq minutes suivant son départ. Toutefois, deux ou trois ouvrières sont parfois entrées ou sorties du nid en la suivant de près, suite à un contact antennaire prolongé.

Plus la source est importante, plus la fourrageuse progresse dans le nid et sollicite de congénères. Elle se faufile entre les ouvrières immobiles sur une distance variant en moyenne de $5,1 \pm 2$ à $11,8 \pm 2$ cm selon la taille de la source, en agitant rapidement les antennes devant elle. Face à une congénère, elle s'arrête et effectue des mouvements antennaires saccadés en ouvrant les mandibules : c'est le comportement d'invitation, quelle manifeste en moyenne vis à vis de $1,8 \pm 1$ à $8,4 \pm 1,6$ ouvrières. L'ouvrière sollicitée peut répondre en orientant ses antennes vers la recruteuse et en levant les pattes antérieures. Une trophallaxie peut alors débiter, à l'issue de laquelle la recruteuse se toilette, se tourne vers une autre congénère ou ressort du nid. La receveuse présente quant à elle une activité faible qui va s'accroître au fur et à mesure des retours au nid de la fourrageuse.

Analyse de variance : Test de Newman-Keuls					
		8µl	25µl	125µl	250µl
Nombre d'ouvrières sollicitées	Moyenne	1,8	2,8	7,8	8,4
	Err.std	1	1,3	2	1,6
	8µl		N.S.	$p < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
	25µl			$p < 10^{-4}$	$p < 10^{-4}$
Distance de pénétration	125µl				N.S.
	Moyenne (cm)	5,1	5,6	11,2	11,8
	Err.std	2	2,5	2,3	2
	8µl		N.S.	$p < 10^{-3}$	$p < 10^{-4}$
	25µl			$p < 10^{-3}$	$p < 10^{-3}$
	125µl				N.S.

Tableau 2.5 : Effet de la taille de la source sur les comportements des fourrageuses de *P. laboriosa* à l'intérieur du nid. Le nombre *n* de voyages est égal à 10 (voyages) x 5 (fourmis) x 3 (colonies) = 150.

♦ Analyse détaillée des comportements

Analyse des trajets successifs

Les représentations graphiques des temps de parcours ont été réalisées avec les valeurs médianes afin de limiter l'effet de la grande variabilité individuelle observée (Figure 2.19 et Figure 2.20). Quelles que soient les conditions expérimentales, les temps de trajet enregistrés sont importants lors des deux premières visites, puis diminuent nettement dès la troisième visite, surtout pour les allers.

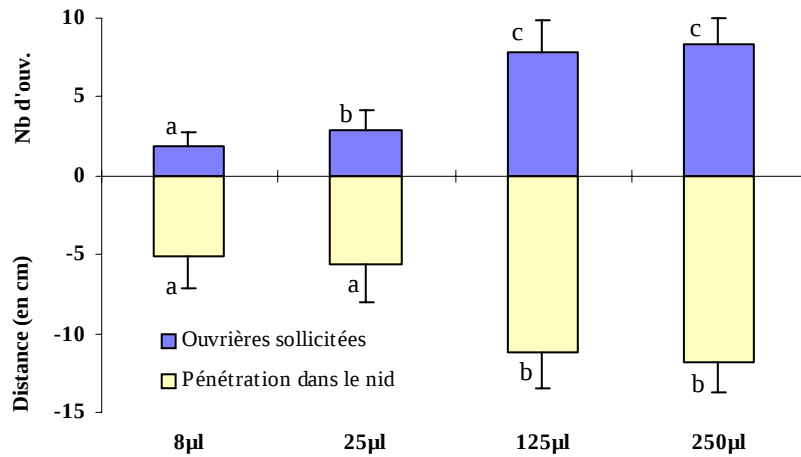


Figure 2.18 : Évolution du comportement de la fourrageuse à l'intérieur du nid en fonction de la taille de la source. Les lettres représentent les différences statistiques.

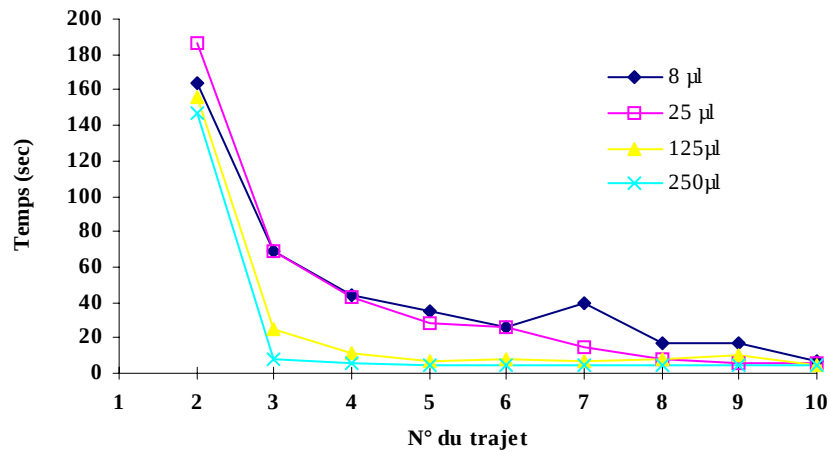


Figure 2.19 : Évolution de la durée des allers (nid-source) en fonction du rang du trajet et de la taille de la source (le premier aller n'est pas pris en compte).

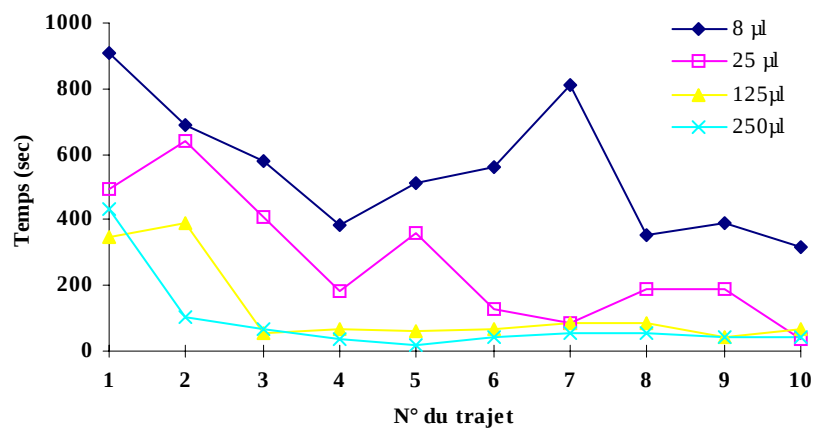


Figure 2.20 : Évolution de la durée des retours (source-nid) en fonction du rang du trajet et de la taille de la source.

Les temps de retour au nid sont généralement plus longs que les temps de déplacement vers la source. La variabilité interindividuelle est forte pour les premiers allers et retours et diminue au fur et à mesure que les ouvrières visitent la source. De même, la taille de la source a un effet important sur les temps de parcours, notamment sur les temps de retour au nid, qui diminuent considérablement lorsque la taille de la source augmente. S'ils sont élevés lorsque les ouvrières sont confrontées à une source de 8 μ l (de l'ordre de 5 minutes en fin d'expérimentation), ils atteignent dès la troisième visite des valeurs du même ordre de grandeur que les allers (< 30 secondes) lorsqu'une source de 125 ou 250 μ l est utilisée.

Plus la source est importante, plus le pourcentage de trajets directs entre le nid et la source est élevé. Ces pourcentages sont toujours plus élevés à l'aller qu'au retour, atteignant, dans le cas d'une source de 250 μ l, 90% des allers effectués contre 60% des retours (Figure 2.21).

Les temps de trajet des ouvrières et le marquage effectué sur le pont évoluent de manière très différente selon le rang de la visite effectuée. Quelles que soient les conditions d'expérimentation et les individus testés, le marquage de piste évolue de manière semblable à l'aller ou au retour. Nous discuterons donc sur la totalité des marquages effectués au cours d'une visite sur la source (aller et retour) (Figure 2.22).

La source de 8 μ l mise à part (marquage pratiquement inexistant), le nombre de marques déposées sur la piste augmente dès le deuxième aller et retour, atteint un maximum entre le troisième et le cinquième aller et retour, puis diminue plus ou moins rapidement.

Reprenons maintenant plus en détails le déroulement des trajets successifs de la fourrageuse et observons l'évolution de son comportement.

Visite n°1 : le premier aller n'est pas pris en compte, car l'ouvrière ne connaît pas l'existence de la source. La découverte de la source est liée au hasard. Le retour au nid n'est jamais direct. Il est d'autant plus long et présente d'autant plus de variations interindividuelles que la source est petite. Il peut aller jusqu'à une demi-heure dans le cas d'une source de 8 μ l. Quelle que soit la source utilisée, les valeurs moyennes des prises alimentaires et du nombre de tours autour de la source sont maximales et aucun marquage de piste n'a été observé durant ce trajet.

Visite n°2 : le temps mis à l'aller est semblable quelle que soit la taille de la source utilisée. Il est assez élevé (entre 2 et 3 minutes), mais reste toutefois bien inférieur au temps mis pour retourner au nid lorsque l'ouvrière est testée avec les sources 8 μ l, 25 μ l et 125 μ l (elle met entre 6 et 13 minutes pour retourner au nid). Lorsque la source de 250 μ l est utilisée, le retour au nid s'effectue dans un temps équivalent à l'aller (inférieur à 2 minutes).

Parallèlement, l'intensité du marquage est indépendante de la taille de la source rencontrée par l'ouvrière, sauf pour la source de 8 μ l, qui n'engendre aucun marquage.

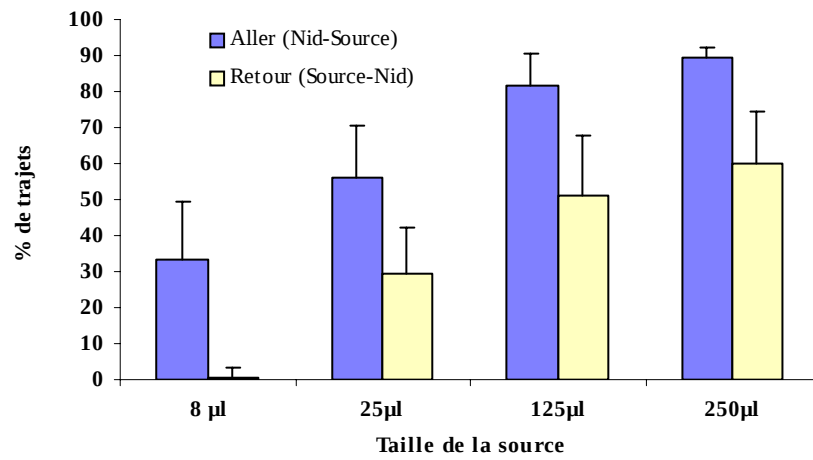


Figure 2.21 : Évolution du pourcentage de trajets directs effectués par l'ouvrière en fonction de la taille de la source.

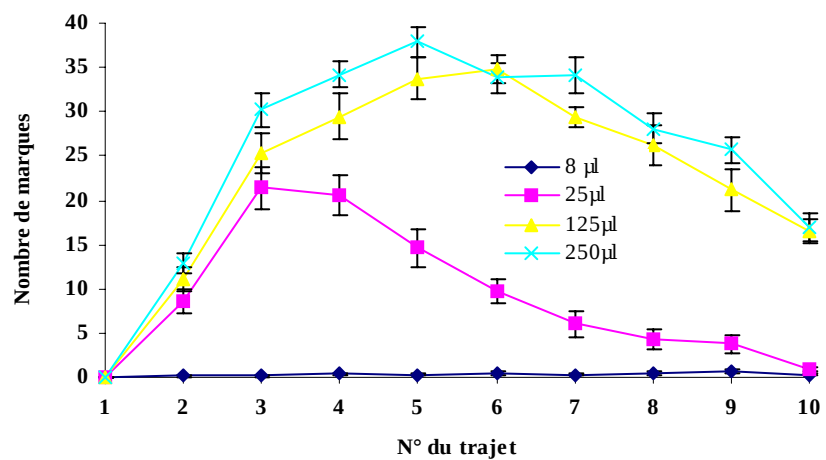


Figure 2.22 : Évolution moyenne du marquage de piste en fonction du rang du trajet et de la taille de la source.

Visites n°3 à 10 : les durées des allers et des retours diminuent quelle que soit la source utilisée et sont plus stables d'une visite à l'autre. Il convient toutefois de séparer les résultats obtenus avec les sources de 125 et 250 μ l de ceux obtenus avec les sources de 8 et 25 μ l. En effet, le temps de déplacement vers les sources de grande taille tombe en deçà des 10 secondes dès la troisième visite, atteignant parfois un seuil minimal de 3 secondes. Avec les sources de petite taille, il reste plus élevé jusqu'à la neuvième visite (20 à 30 secondes). La dixième visite est équivalente pour toutes les sources (5 à 7 secondes). De même, les temps de retour au nid à partir des sources de grande taille se stabilisent autour d'une minute, alors qu'ils fluctuent de manière très irrégulière entre 90 secondes et 13 minutes avec les sources de petite taille, même si ce temps de parcours est moins élevé en fin d'expérience.

Lors de la troisième visite, plus la taille de la source est importante, plus le marquage est fort. Mais au cours des visites suivantes, il décroît fortement si une source de 25 μ l est utilisée, tandis qu'il continue d'augmenter jusqu'à la cinquième visite avant de décroître lentement si l'on teste les fourrageuses avec des sources de 125 et 250 μ l.

Analyse des comportements sur la source

Les ouvrières de *P. laboriosa* s'alimentent en plusieurs fois. Au cours d'une seule récolte, les prises alimentaires sont entrecoupées de toilettages intenses, de déplacements autour de la source ou de périodes d'immobilité. Lorsque la taille de la source est suffisamment grande, chaque prise alimentaire contribue au remplissage partiel du jabot de l'ouvrière fourrageuse. L'ouvrière ne repart que lorsque la source est épuisée, ou lorsqu'elle a emmagasiné une quantité maximale de nourriture. L'abdomen distendu laisse alors apparaître entre les sclérites dorés les membranes intersegmentaires de couleur sombre. L'ouvrière absorbe la source de 8 μ l en une seule fois. Son jabot social n'est toutefois pas rempli, puisqu'aucune membrane intersegmentaire n'est visible. Des tentatives de prise alimentaire ont donc lieu, qui se traduisent par des léchages de la coupelle ayant contenu la source de saccharose.

Le nombre moyen de prises alimentaires par expérience décroît légèrement en fonction de la taille de la source, passant de 20 ± 5 pour la source de 25 μ l à 13 ± 9 pour celle de 250 μ l (Figure 2.16). Les tentatives de prise alimentaire sur l'emplacement la source de 8 μ l sont toutefois beaucoup plus nombreuses (50 ± 9 tentatives par expérience). Elles sont accompagnées de multiples boucles ayant la source comme point de départ et d'arrivée. Entre chaque prise alimentaire, la fourrageuse effectue un ou plusieurs cercles autour de la coupelle, en s'éloignant petit à petit de celle-ci. Plus la source est petite, plus les cercles effectués sur la source sont nombreux.

Une analyse discriminante a été effectuée en utilisant comme variable discriminante le numé-

ro de la visite. Pour des raisons de limite de capacité de traitement statistique du logiciel utilisé, seules 6 visites sur 10 ont pu être traitées simultanément. Nous avons donc choisi les visites qui nous semblaient être les plus représentatives de l'évolution du comportement des fourrageuses (trajets n°2, 3, 4, 6, 8 et 10). Une analyse a été réalisée pour chaque type de source (Figure 2.23), prenant en compte la durée des allers et des retours, le nombre de prises ou de tentatives de prise alimentaires, le nombre de tours effectués autour de la source, ainsi que le nombre de marques déposées sur le pont. Les nuages de points observés représentatifs de chaque aller et retour entre le nid et la source, sont très différents selon la source testée. Sur le graphique représentant la source de 8µl, les aires de répartition correspondant à chaque visite sont larges et relativement superposées. Ce graphique témoigne d'une forte variabilité interindividuelle et d'une certaine homogénéité entre les visites successives. En revanche, plus la source est importante, plus les nuages de points sont resserrés et superposés, exception faite du nuage représentant la deuxième visite, qui est totalement isolé des autres. Les variations interindividuelles s'atténuent, ainsi que les variations entre les trajets autres que le deuxième trajet.

Une deuxième analyse discriminante a été réalisée, en prenant cette fois-ci comme variable discriminante le type de source utilisée. Seules les visites n°2 à 10 ont pu être étudiées, la visite n°1 ne pouvant être incluse dans l'analyse du fait de l'existence d'un trop grand nombre de valeurs nulles (Figure 2.24). Dès le deuxième trajet, des variations apparaissent dans la distribution des nuages de points représentant les différentes sources. Le nuage représentant la source de 8µl est déjà très bien individualisé des autres, tandis que les nuages correspondant aux sources de 125µl et 250µl se confondent. Entre le deuxième et le cinquième trajet, le nuage correspondant à la source de 25µl se situe à mi-chemin entre la petite source et les deux plus grosses. A partir du trajet n°6, il rejoint le nuage représentant la source de 8µl, tout en restant tout de même bien individualisé.

Analyse des comportements au niveau du nid

Lorsque la fourrageuse arrive dans l'arène A, elle cherche à gagner l'entrée du nid sans s'occuper spécialement des ouvrières déjà présentes dans l'arène. Il lui arrive toutefois de pratiquer une trophallaxie avec une ouvrière du milieu extérieur. La pénétration dans le nid est progressive, l'ouvrière allant de plus en plus loin en fonction de ses allers et retours. Les derniers voyages lors de l'exploitation des sources de 125 µl et 250µl présentent les distances de progression à l'intérieur du nid les plus élevées. En relation directe avec ce cheminement, le nombre d'ouvrières touchées par le comportement d'invitation de la recruteuse s'accroît en moyenne de $1,6 \pm 0,8$ en début d'expérience à $12,6 \pm 2,3$ en fin d'expérience. Le nombre de trophallaxies avec des ouvrières différentes varie entre 1 et 6. Nous avons pu observer des trophallaxies impliquant jusqu'à 4 receveuses en même temps.

Nous n'avons décelé aucun comportement d'invitation de la part de la fourrageuse lors de

l'emploi d'une source de 8µl. L'ouvrière semble moins agitée et ses battements antennaires sont moins rapides et moins saccadés. Elle s'approche des ouvrières proches de l'entrée du nid, effectue une trophallaxie assez courte, puis reste un moment immobile ou se toilette avant de ressortir du nid. En revanche, nous avons pu déceler une certaine activité des ouvrières à l'intérieur du nid, croissant en fonction des trajets effectués sur les sources de taille importante. Les ouvrières agitent les antennes, se toilettent mutuellement, changent de place. Malgré tout, aucune variation significative du flux d'entrées et de sorties des ouvrières n'a pu être mise en évidence en fonction des trajets effectués par la fourrageuse. Nous avons toutefois pu observer durant les trajets effectués sur des sources de 25, 125 ou 250µl, quelques ouvrières préalablement sollicitées suivant parfois de près la recruteuse hors du nid. Mais jamais une telle observation n'a été faite sur une source de 8µl, ni au cours des quatre premiers trajets de l'une ou l'autre expérience.

Analyse qualitative des visites

Les comportements liés à la recherche de nourriture évoluent en fonction de la taille de la source et des allers et retours successifs de la fourrageuse entre le nid et la source. Les trois premières visites jouent un rôle primordial dans la manière dont l'ouvrière va exploiter la quantité de nourriture découverte.

Visite n°1 : elle est globalement caractérisée par des comportements exploratoires et de recherche de nourriture importants. L'exploration du milieu autour de la source peut être motivée par la recherche éventuelle d'une seconde source, mais aussi par la tentative de localisation de la nourriture par rapport à des repères visuels. Une ouvrière confrontée à une source de 8µl met beaucoup de temps à retourner au nid. Elle développe en effet un comportement de recherche de nourriture caractérisé par le nombre élevé de tentatives de prises alimentaires et de tours autour de la source. Ayant absorbé complètement les 8µl de saccharose sans pour autant remplir son abdomen, elle tente de retrouver la source ou une autre source identique (par exemple des nectaires lorsqu'elle est en milieu naturel), en explorant intensément le milieu proche. Les cercles effectués sont de plus en plus larges, et interrompus de retours à la coupelle. Lorsque l'ouvrière repart au nid, son trajet n'est jamais direct ; elle louvoie, s'arrête, change fréquemment de direction. L'arène étant plane et ne présentant d'autre repère que le pont, la fourrageuse passe parfois à côté sans y grimper, ce qui a pour effet d'allonger son temps de retour au nid. Son orientation semble peu précise.

Avec une source de 25 à 250µl, l'ouvrière remplit complètement son abdomen en une ou deux prises en moyenne. Plus la taille de la source est importante, plus le comportement de recherche de la fourrageuse est écourté. Les cercles qu'elle effectue autour de la source semblent plus motivés par une tentative de localisation de celle-ci dans le milieu environnant. Elle retourne alors au nid plus rapidement, même si elle ne retrouve pas le pont du premier coup.

Quelle que soit la source rencontrée, l'ouvrière ne dépose jamais de marques lors du premier retour au nid. On a observé le même phénomène en milieu naturel ; il semble que la fourrageuse s'assure préalablement du chemin de retour avant de commencer à recruter des congénères.

Visite n°2 : le deuxième aller est rapide. L'ouvrière ayant pris connaissance de l'existence d'une source semble motivée par celle-ci. Le trajet reste toutefois sinueux et indirect, la fourrageuse se déplaçant le plus souvent dans la bonne direction, sans pour autant retrouver la source immédiatement. L'emplacement de celle-ci ne semble pas encore tout à fait localisé. Les premiers marquages ont lieu en faible quantité durant ce trajet, sauf pour la source de 8 μ l. L'émergence du comportement de marquage semble donc directement influencé par la persistance de la nourriture après la visite de l'ouvrière.

Le temps de retour est très variable selon la quantité de nourriture trouvée ; il est élevé et dû à un comportement exploratoire important avec les sources de 8 à 125 μ l. La recherche de nourriture et le repérage autour de la source de 250 μ l sont minimum. Les fourrageuses se déplacent en moyenne plus directement, même si certaines d'entre elles ont encore du mal à retrouver le pont. Le marquage du pont est encore faible, voire presque inexistant (source de 8 μ l). Il semble que les fourrageuses ont dès ce stade commencé à intégrer la taille de la source de 250 μ l et initient le recrutement de leurs congénères.

Visite n°3 à 10 : à partir de la troisième visite, on peut faire une nette distinction entre les sources de petite taille et celles de grande taille. En effet, la durée des allers et des retours devient minimale pour les sources de 125 et 250 μ l. Le fourragement atteint son maximum d'efficacité, avec des déplacements directs, des temps de trajet très courts, un marquage de piste intense et des comportements exploratoires peu nombreux. Les sources de ce type sont bien localisées et engendrent un recrutement.

Les comportements diffèrent pour les sources de petite taille. Même si les temps de trajet sont plus longs, en raison de l'existence de comportements exploratoires plus fréquents, ils atteignent toutefois eux aussi une valeur minimale lors des dernières visites. Ils témoignent ainsi de la bonne localisation de la nourriture par la fourrageuse. Les deux sources se distinguent tout de même par l'existence d'un marquage de piste plus important lorsque l'ouvrière est confrontée à la plus grande des deux (25 μ l). Ce marquage est maximum à la troisième visite, puis diminue très rapidement.

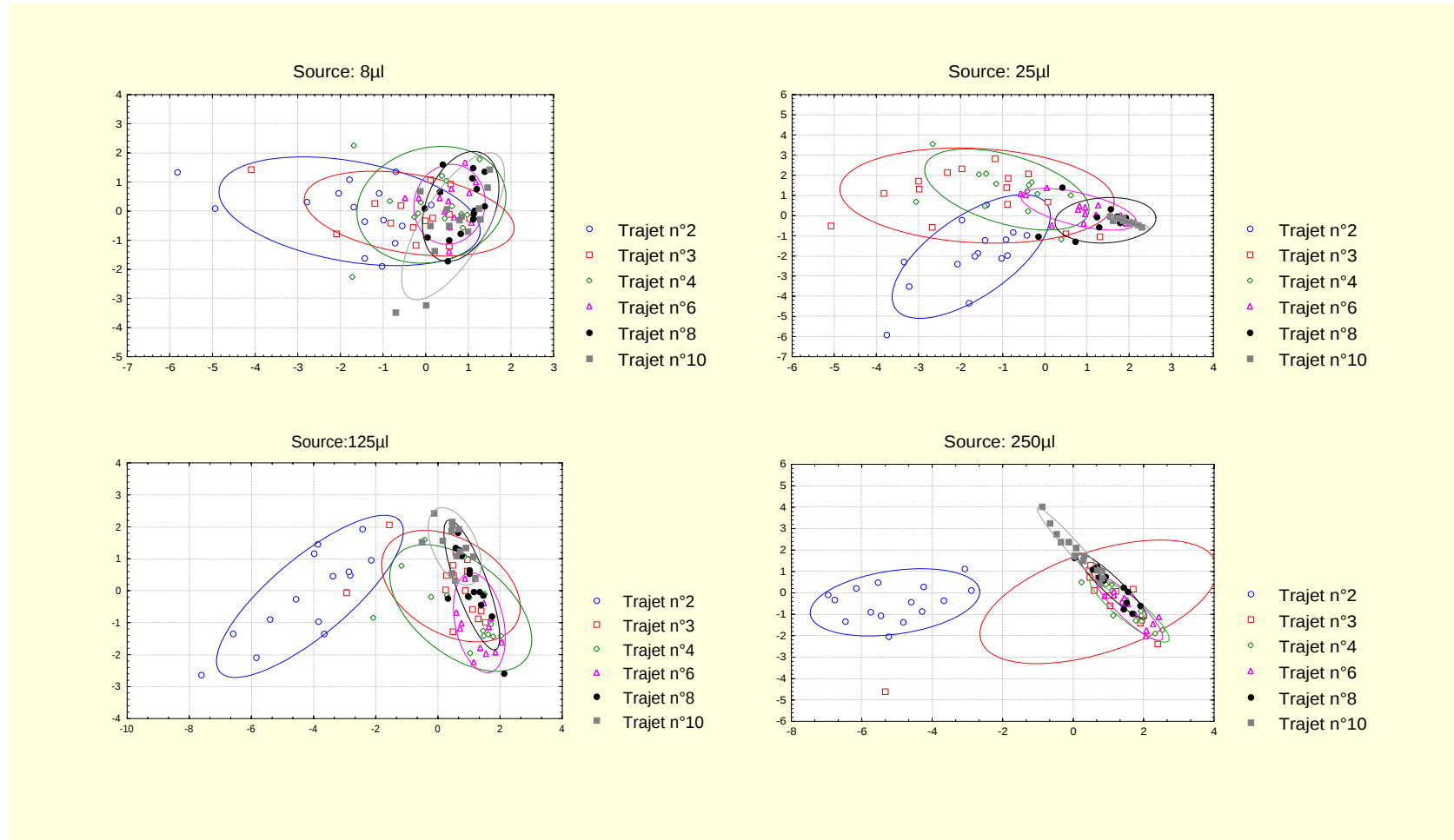


Figure 2.23 : Effet du rang du trajet en fonction de la taille de la source (Critères pris en compte : Durée des trajets Nid-Source, Source-Nid ; Prises(Tentatives de prises) alimentaires ; Nombre de tours autour de la source ; Nombre total de marques déposées).

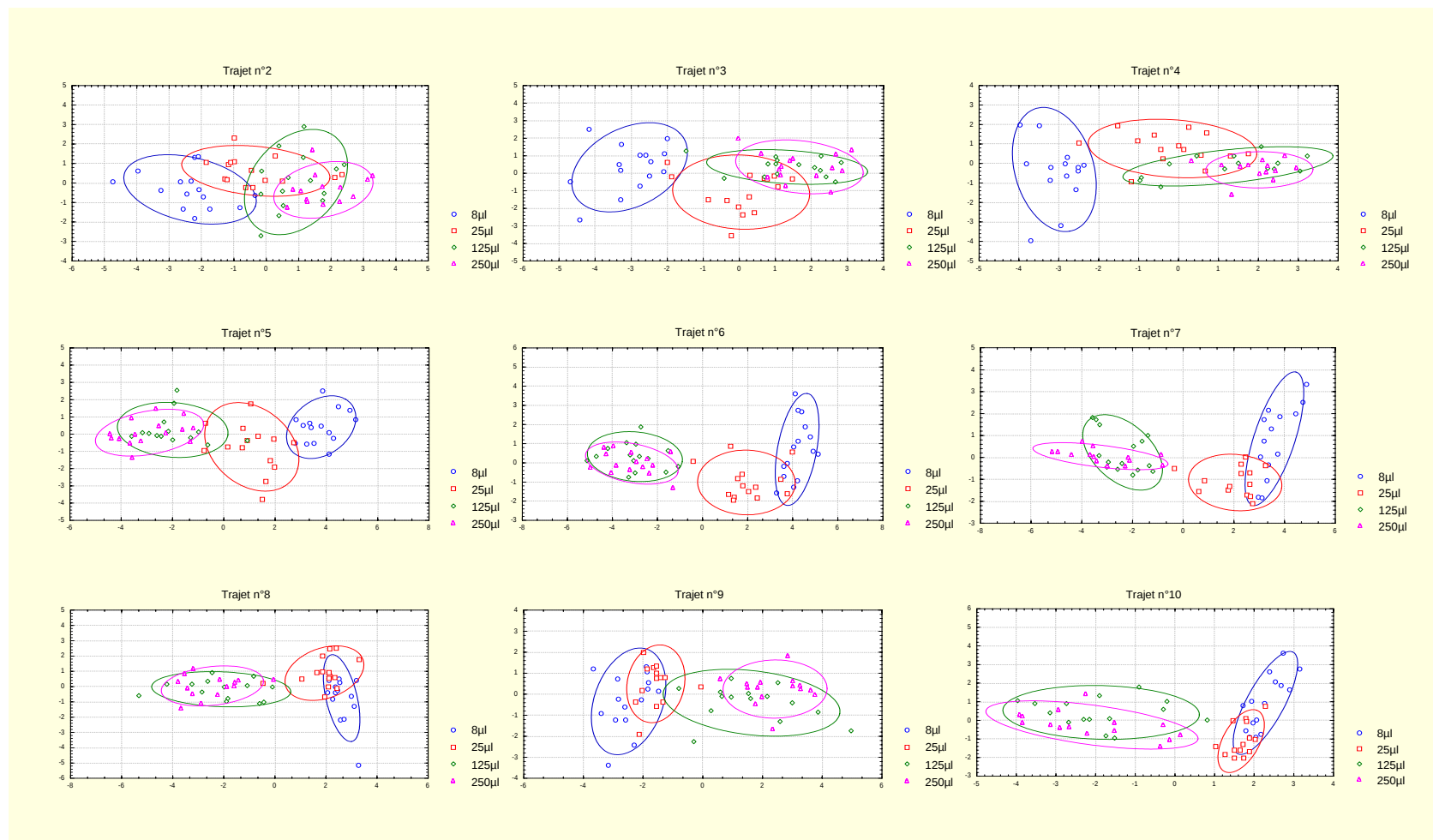


Figure 2.24 : Effet de la taille de la source en fonction du rang du trajet (Critères pris en compte : Durée des trajets Nid-Source, Source-Nid ; Prises (Tentatives) alimentaires ; Nombre de tours autour de la source ; Nombre total de marques déposées).

2.3.4 DISCUSSION

Le comportement de recherche de nourriture des ouvrières de *P. laboriosa* dépend donc de la taille de la source qu'elles rencontrent. Il se traduit tout d'abord par une exploration intense du milieu, en particulier pour les petites sources. En milieu naturel, les ouvrières exploitent les nectaires extrafloraux situés sur les feuilles de certaines plantes. Lorsqu'elles trouvent un nectaire, elles ont de fortes chances d'en trouver d'autres aux alentours. Le déclenchement d'une recherche alimentaire intense aux alentours immédiats du nectaire découvert semble constituer une stratégie efficace pour l'exploitation solitaire de petites sources multiples. Le même phénomène a été observé chez l'espèce tropicale géante *Paraponera clavata*, dont le choix entre comportement de recherche et recrutement dépend de la taille de la source et de la longueur du temps de trajet (Breed et coll., 1996a, b). De même, la stratégie de recherche utilisée par *Formica schaufussi* est liée aux caractéristiques de la source de nourriture rencontrée par l'ouvrière au cours du voyage précédent (Fournassier et Traniello, 1993, 1994).

Le marquage de piste est toujours précédé d'une phase d'orientation visuelle durant laquelle il semble que l'ouvrière teste le chemin de retour au nid. En général, les fourrageuses des espèces qui utilisent le recrutement chimique commencent à marquer une piste dès leur premier retour au nid (Cammaerts, 1977 : *Myrmica rubra* ; Cammaerts et Cammaerts, 1980 : *Myrmica ruginodis*, *M. sabuleti* ; Beckers, 1993 : *Lasius niger*).

Un marquage très faible semble servir dans un premier temps de moyen de repérage ponctuel à l'individu lui-même. L'existence d'un tel comportement y compris lors de l'exploitation de toutes petites sources, laisse penser qu'il permet à l'ouvrière de se déplacer de manière plus sûre entre le nid et la nourriture par renforcement chimique des repères visuels mémorisés, sans pour autant être à l'origine d'un recrutement. Dans un deuxième temps, le renforcement du marquage permet l'optimisation de l'exploitation des sources de taille importante, en rendant les déplacements plus rapides et plus efficaces et en initiant le recrutement de plusieurs fourrageuses.

L'émergence du comportement de marquage au cours du premier trajet aller (du nid vers le site de fourragement) suivant immédiatement la découverte de la source, semble directement liée à la persistance de celle-ci lors de la première visite et à l'état de remplissage du jabot de l'ouvrière. Des capteurs de tension situés au niveau de la paroi du jabot pourraient renseigner l'individu sur son état physiologique et, associés aux informations récoltées grâce à l'exploration du milieu environnant, être à l'origine de l'adaptation comportementale de l'ouvrière au type de fourragement le plus approprié à la source détectée. Dans le cas d'une source de grande taille, le marquage serait stimulé au détriment du comportement exploratoire (Figure 2.25).

Le comportement d'invitation est une composante spécifique du recrutement chez les fourmis (Lenoir et Jaisson, 1982). Presque toujours associé au dépôt chimique, il se présente sous des formes variées selon le type de recrutement dans lequel il est impliqué. Ainsi chez *Camponotus socius*, l'invitation pour une source alimentaire consiste en une danse latérale (*waggle*), alors qu'elle prend la forme d'un frétillement longitudinal (*back and forth jerking of the body*) pour un déménagement (Hölldobler, 1971b). Chez *Myrmica scabrinodis*, l'invitation se traduit par des déplacements rapides de la recruteuse à l'intérieur du nid et de brusques contacts antennaires ; elle est accompagnée de l'émission de substances attractives (Cammaerts, 1980). Chez *P. laboriosa*, le comportement d'invitation pour une source alimentaire ressemble à un frétillement latéral, sans être toutefois bien marqué ; il semble que les battements des antennes et la position ouverte des mandibules soient les éléments déterminants de l'invitation. De même, la fréquence de ces stimulations semble jouer un rôle primordial dans l'accession de la receveuse à un état de motivation suffisant pour sortir et participer au fourragement.

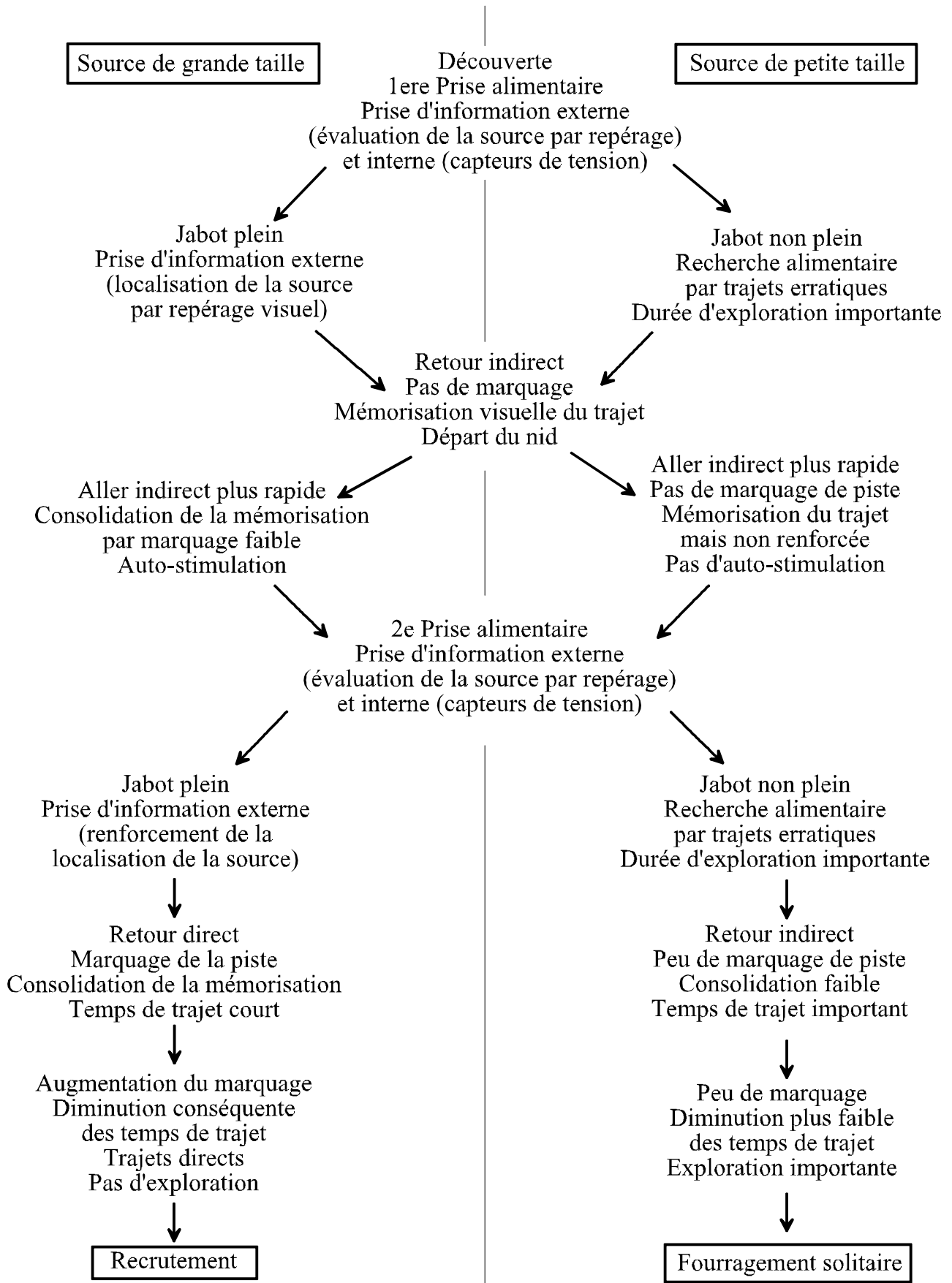


Figure 2.25 : Représentation schématique des mécanismes comportementaux liés à l'optimisation du fourragement chez *P. laboriosa*

2.4 ANALYSE COMPORTEMENTALE DU FOURRAGEMENT EN NATURE

2.4.1 INTRODUCTION

Si dans les conditions de laboratoire, les dispositifs mis en place au cours des expérimentations amplifient les mécanismes d'exploration et de fourragement en raison de leur taille nécessairement restreinte, ils ne laissent cependant par nature que peu de choix aux ouvrières, et gommement généralement les comportements individuels. Il n'en est pas de même en milieu naturel, où les ouvrières sont constamment confrontées à des choix de décision individuels qui vont avoir une répercussion plus ou moins forte sur la survie de la colonie. Ainsi, chez les espèces arboricoles, les déplacements des individus sont soumis aux contraintes physiques imposées par un milieu hétérogène et fluide, notamment lors du fourragement. Si la fourrageuse est solitaire, il lui suffit de s'appuyer sur des repères visuels ou kinesthésiques pour se localiser et localiser la source alimentaire par rapport au nid (Hölldobler, 1980 ; Ganeshaiah et Veena, 1988 ; Jander, 1990 ; Veena et Ganeshaiah, 1991). Mais si la source de nourriture est suffisamment importante, la fourrageuse de *P. laboriosa* va recruter des congénères, comme il a été démontré précédemment. La difficulté majeure réside alors dans la nécessité d'orienter les ouvrières recrutées vers la source en leur faisant suivre un chemin qui n'est pas forcément stable dans l'espace et dans le temps. Les conditions extérieures (vent, pluie, pérennité des plantes), entraînent en effet fréquemment un réagencement permanent du feuillage, coupant ou créant certains passages. Le comportement individuel prend alors toute sa valeur dans sa flexibilité adaptative.

Une expérience d'initiation du fourragement réalisée sur le terrain nous a permis d'étudier les mécanismes d'initiation du recrutement en milieu naturel et de montrer par là même l'importance des comportements individuels dans les décisions de groupe.

2.4.2 MATERIEL ET METHODES.

♦ Terrain d'étude

L'étude a été réalisée sur la plantation de Minkomeyos, près de Yaoundé. Les colonies étudiées se situent dans des manguiers de 5 mètres de haut, dont le feuillage en boule retombe vers le sol sans le toucher.

♦ Matériel biologique

Deux colonies de *P. laboriosa* ont été testées, une en 1995, l'autre en 1996. Elles ont été sélectionnées selon certains critères visant à faciliter notre étude : colonie de taille importante (on n'en connaît la composition qu'à posteriori), visible et accessible (au maximum à 2,50 mètres du sol), construite en périphérie de l'arbre (dans les feuilles plutôt que sur une grosse branche), et active (nombreuses ouvrières repérées aux alentours).

♦ Conditions expérimentales

Chaque colonie est testée sur une période de 10 jours, entre 9H30 et 17H00. Les observations durent entre une et sept heures selon les conditions météorologiques.

Le dispositif expérimental est constitué d'une plate-forme en plastique blanc de 10 cm de diamètre, maintenue à 1,50 mètre du sol par un piquet planté à 2,50 mètres du tronc de l'arbre, et mise en contact avec le feuillage. La surface inférieure de la plate-forme est enduite de lubrifiant siliconé empêchant les ouvrières d'accéder à la source par le bas. Les ouvrières arrivent et repartent nécessairement de la plate-forme par le feuillage. La source de nourriture, placée au centre de la plate-forme, est constituée d'un mélange de miel du pays, d'eau et d'aspartame. Les ouvrières venant s'approvisionner sont marquées à la peinture selon des codes de couleur différents. Chaque expérience débute avec l'arrivée de la première fourrageuse sur la source. On note les comportements suivants :

- les temps d'arrivée et de départ de chaque ouvrière sur la source depuis le début de l'expérience.
- les temps d'arrivée et de départ au niveau du nid pour la première fourrageuse seulement, le milieu étant trop complexe pour pouvoir suivre en détail toutes les ouvrières marquées.
- les pistes empruntées, en se référant à deux points de passage obligés (pont de feuilles et pont de bois) et aux pistes marquées empruntées par certaines ouvrières recruteuses.
- l'existence ou non d'un comportement de marquage de piste.
- le nombre d'ouvrières sortant du nid à chaque retour au nid de la recruteuse.

En fin de test, nous avons effectué le comptage des colonies.

2.4.3 RESULTATS

Pour des raisons de clarté de l'exposé, nous ne présenterons que les résultats obtenus à partir de la dernière colonie étudiée. Mais ils concordent en tout point avec ceux de la première colonie.

2.4.3.1 INITIATION DU RECRUTEMENT

Durant les six premières heures de la première journée, une seule ouvrière (BLG) fait des allers et retours entre la source et le nid (Figure 2.26 et Figure 2.27). Il faut attendre la septième heure pour

voir apparaître d'autres ouvrières sur la plate-forme. Tout comme en laboratoire, on peut distinguer les deux premières visites à la source des suivantes. C'est en effet durant ces deux allers et retours que BLG emmagasine les informations nécessaires à l'exploitation de la nourriture.

Visite n°1 : dans un rayon d'un mètre autour de la source, BLG est seule sur le feuillage. Elle explore les feuilles jusqu'à ce qu'elle atteigne la source par hasard ou par orientation olfactive. Elle y reste une quinzaine de minutes, durant lesquelles elle s'alimente en plusieurs fois, se toilette, explore la plate-forme en tournant autour de la source. **Le retour est rapide mais sans marquage**, l'ouvrière s'orientant dans la direction du nid malgré les détours imposés par la configuration du terrain. Aucun changement d'activité n'est décelé aux alentours du nid.

Visite n°2 : aucune sortie d'ouvrières ne suit le départ du nid de BLG. Il faut plus d'une demi-heure à BLG pour retrouver la source. Elle est excitée mais progresse difficilement en direction de la source, s'engageant sur un axe puis rebroussant chemin à plusieurs reprises. **Aucun marquage n'est effectué durant ce trajet**. Son comportement sur la source est semblable à la première visite. La durée de retour au nid est du même ordre que lors de la visite précédente. BLG se dirige vers le nid en empruntant les mêmes points de passage clés que précédemment.

Visite n°3 et plus : dès la troisième visite, la durée des trajets aller et des trajets retour se stabilise autour d'une valeur médiane de 3 minutes et 15 secondes. Le chemin emprunté par BLG, que l'on nommera « piste BLG », identique à l'aller et au retour (car continu), ne varie plus. **Le marquage apparaît dès la quatrième visite**, tout d'abord de manière ponctuelle au niveau de certaines bifurcations clés, mais aussi de manière très intense à la sortie du nid. En sortant du nid, BLG n'hésite plus et se dirige très rapidement vers la source. Son départ est accompagné de la sortie d'une, puis de cinq à six ouvrières, qui présentent une activité exploratoire intense et brève. Mais elles restent à proximité du nid. BLG continue de faire la navette entre la source et le nid, en renforçant chaque fois un peu plus sa propre piste. Le niveau d'activité du nid augmente à chaque arrivée de l'ouvrière recruteuse. Les sorties sont plus nombreuses (jusqu'à 10 ouvrières excitées à l'extérieur du nid). Lorsque BLG sort du nid, certaines d'entre elles tentent de la suivre sans succès. Elles empruntent la piste sur une dizaine de centimètres puis se perdent, car BLG ne les attend pas. Elles tentent alors de retrouver la piste encore mal marquée en explorant systématiquement les feuilles et les branches situées de part et d'autre de la direction de déplacement de BLG. Au fur et à mesure que les allées et venues de BLG se succèdent, ces ouvrières s'éloignent du nid en suivant des portions de piste de plus en plus grandes. Quatre à cinq ouvrières peuvent ainsi être réparties le long de l'axe de la piste sans forcément la suivre précisément. Mais leur rencontre avec BLG les stimule à chaque fois et les fait progresser un peu plus vers la source.

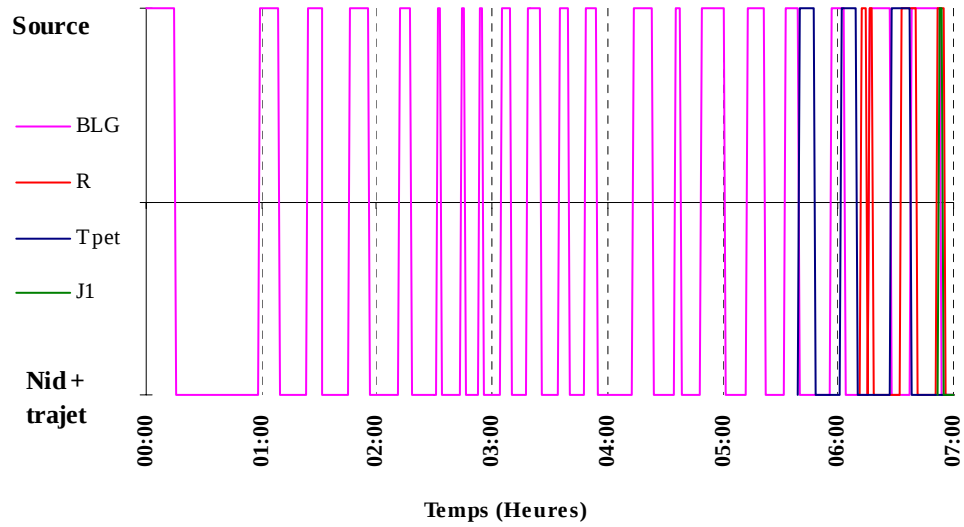


Figure 2.26 : Evolution spatio-temporelle de la participation des ouvrières de *P. laboriosa* au fourragement (01/03/96)

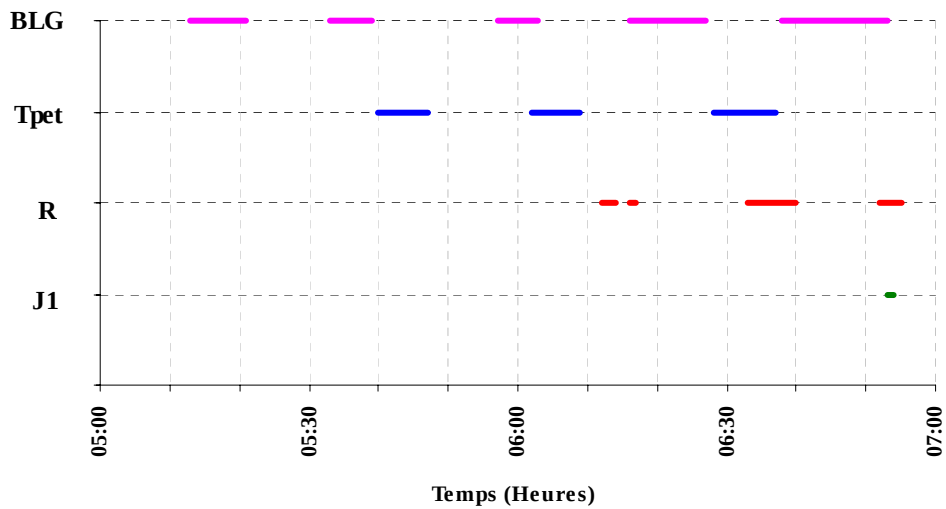


Figure 2.27 : Evolution de la durée de présence sur la source des ouvrières de *P. laboriosa* (01/03/96)

2.4.3.2 ÉVOLUTION DU FOURRAGEMENT

Le fourragement en nature fait intervenir peu d'ouvrières sur une même source. Sur huit jours d'observation, nous avons marqué un total de 35 ouvrières (soit 7,75% de l'effectif capturé et environ 7% de l'effectif estimé du nid), qui ont participé très inégalement à la collecte alimentaire (Tableau 2.6). On peut ainsi distinguer plusieurs catégories d'ouvrières :

- les fourrageuses effectuant de nombreux allers et retours et revenant régulièrement sur la source. Ce sont le plus souvent les premières arrivées et celles qui recrutent en renforçant ou en créant une piste.

- les fourrageuses participant intensément au fourragement sur une seule journée, ou de manière moins intense sur plusieurs journées. Certaines renforcent une piste préexistante.

- les ouvrières venant très ponctuellement sur la source et participant très peu au fourragement.

Le nombre moyen de visites effectuées par heure augmente très fortement dès le deuxième jour, dix-sept ouvrières différentes venant sur le site. Puis il diminue progressivement, malgré une absence totale de fourragement certains jours, engendrée par la disparition de la source (Figure 2.28). Aucune observation n'a en effet pu être réalisée le dimanche 3 mars et le week-end du 9-10 mars en raison de l'absence de taxi pour se rendre à la plantation.

La proportion entre le nombre de voyages marqués et le nombre total de voyages effectués sur une journée de fourragement varie en moyenne entre 6 et 30%, a tendance à augmenter après une interruption prolongée, et peut aller jusqu'à 53,4% le premier jour du recrutement (Figure 2.29).

Trois pistes ont été créées par trois ouvrières différentes. La piste THV est issue de la piste Tpet, elle-même issue de la première piste établie (BLG). Dans les deux cas, l'ouvrière à l'origine de la piste nouvellement formée n'a pas suivi fidèlement celle sur laquelle elle se déplaçait. La direction générale des pistes est la même ; seul change le chemin ou le passage obligé empruntés par la nouvelle recruteuse. La première piste (BLG) reste toujours la plus fréquentée, mais aussi la plus renforcée (Figure 2.30 et Figure 2.31). Pour chaque piste, le renforcement chimique est l'oeuvre d'un petit nombre d'ouvrières (1 à 3 par jour). On peut définir un coefficient de fidélité à une piste (CF) pour chaque individu et pour chaque jour de fourragement, comme étant le rapport entre le nombre de fois qu'un individu donné emprunte une piste et le nombre total de voyages effectués durant la journée. Toutes les ouvrières empruntant une piste avec un coefficient de fidélité $CF \geq 0,75$ (c'est à dire qu'elles empruntent la piste dans au moins 75% de leurs trajets, avec un minimum de 4 trajets effectués) sont considérées comme fidèles à la piste au cours de la journée. 16 ouvrières sur 35 présentent au moins un coefficient de fidélité journalier supérieur à 0,75 et 14 d'entre elles ont un $CF = 1$ au cours d'au moins une journée. 62,5% des ouvrières qui fourragent sur plusieurs jours gardent la même piste d'un jour à l'autre. Pour 37,5% restantes, le changement de piste intervient soit après une journée passée sans participer au fourragement, soit pour établir une nouvelle piste à laquelle elles restent fidèles par la suite.

	01/03	02/03	04/03	05/03	06/03	07/03	08/03	11/03	Nb. de visites	% des visites
BLG	21*^{1,2}	4*	9*²	5*	10*	9*	7*		65	19,35%
J1	1	1	5*	3*		3			13	3,87%
R	4*								4	1,19%
TPet	3	15*^{1,2}	10*	10*²					38	11,31%
V1		3		5*	13*	9	8		38	11,31%
V2G		9*							9	2,68%
J2		8*					1		9	2,68%
R2		3							3	0,89%
RFD		2							2	0,60%
RFG		1							1	0,30%
FBLD		1							1	0,30%
FBLG		1							1	0,30%
5P		3		6	7*²	18*	11*²	5*	50	14,88%
FGV		1							1	0,30%
FDV		1							1	0,30%
FDB		3							3	0,89%
FDJ		1							1	0,30%
FDR		1							1	0,30%
P2DJ			1	1		3	1		6	1,79%
P2GJ			3		1				4	1,19%
3PJ			2	1				3	6	1,79%
THV				1				10*^{1,2}	11	3,27%
2C				1					1	0,30%
VR					3	4			7	2,08%
RR					3				3	0,89%
PM					5				5	1,49%
JR					11*	15*²			26	7,74%
RJ					1	2			3	0,89%
VJ						3			3	0,89%
JV						2			2	0,60%
RB							1		1	0,30%
THJ								10*	10	2,98%
AJ								2	2	0,60%
JP								3	3	0,89%
RV								2	2	0,60%
Total	29	58	30	33	54	68	29	35	336	100,00%
Durée	6H	2H	1H	1H	2H	4H	1H30	3H		

Tableau 2.6 : Tableau récapitulatif des venues sur la source par les ouvrières participant au fourragement en fonction de la date de l'expérience. Le nombre total de fourrageuses s'élève à 35. On distingue : en gras (Rouge ou Rose) : les ouvrières participant intensément et durablement au fourragement (BLG, J1, Tpet, V1, 5P, THV, JR, THJ). On trouve parmi elles les initiatrices du fourragement ; en italique (ou Bleu) : les ouvrières participant moins intensément et plus ponctuellement au fourragement (R, V2G, J2, P2DJ, P2GJ, 3PJ, VR, PM). Les autres ouvrières ont peu d'impact sur le fourragement. * : recruteuse ; 1 : ouvrière initiatrice d'une nouvelle piste ; 2 : ouvrière arrivée la première sur la source

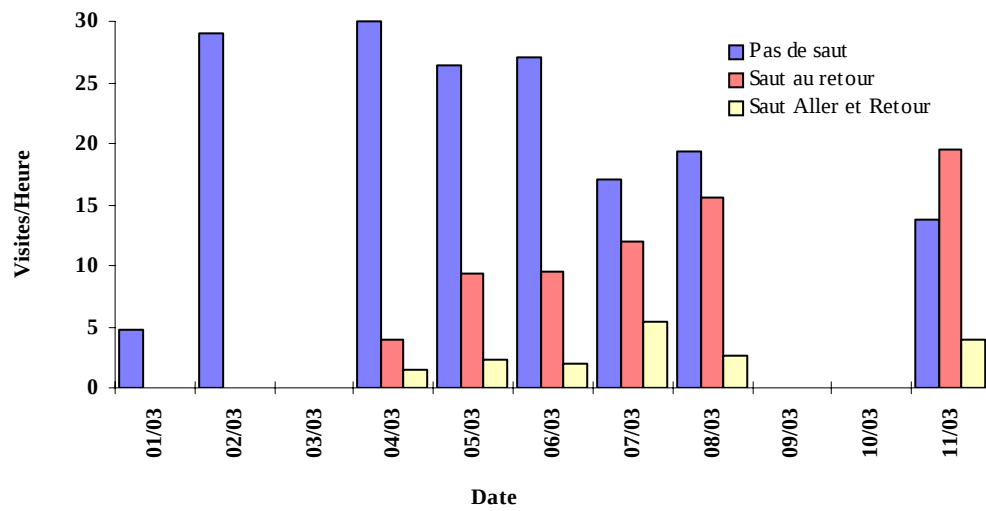


Figure 2.28 : Nombre moyen de visites horaires à la source en fonction du temps

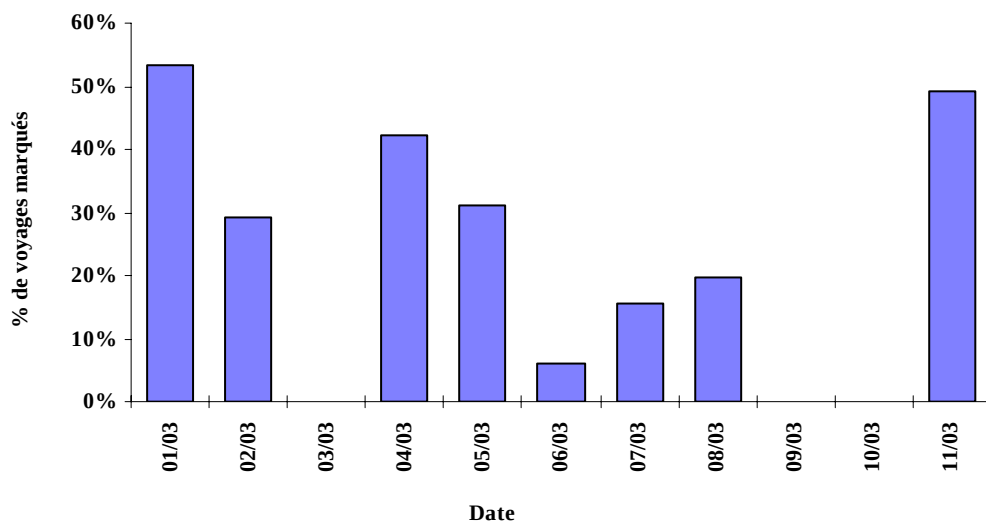


Figure 2.29 : Evolution de la proportion des voyages marqués au cours du temps, par rapport au nombre total de voyages effectués

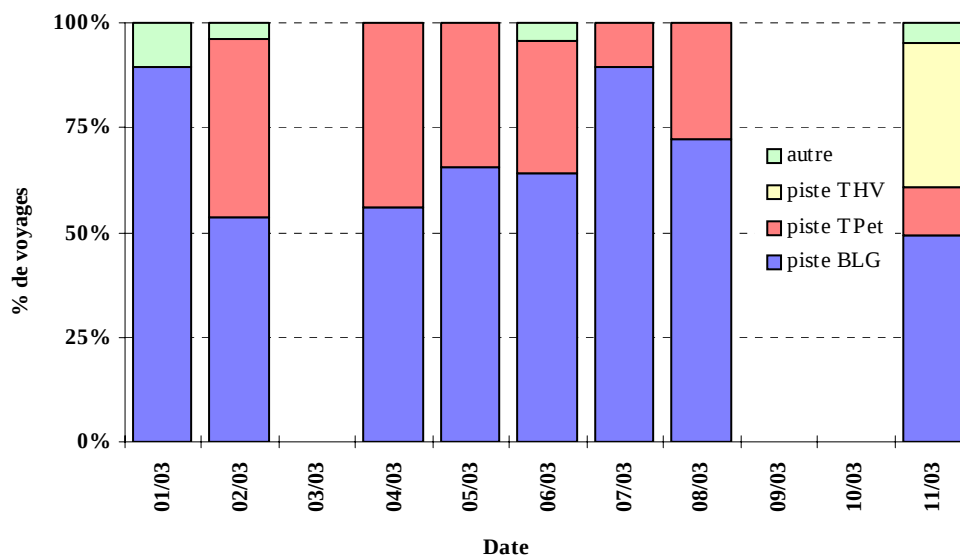


Figure 2.30 : Evolution de la fréquentation des différentes pistes au cours du temps

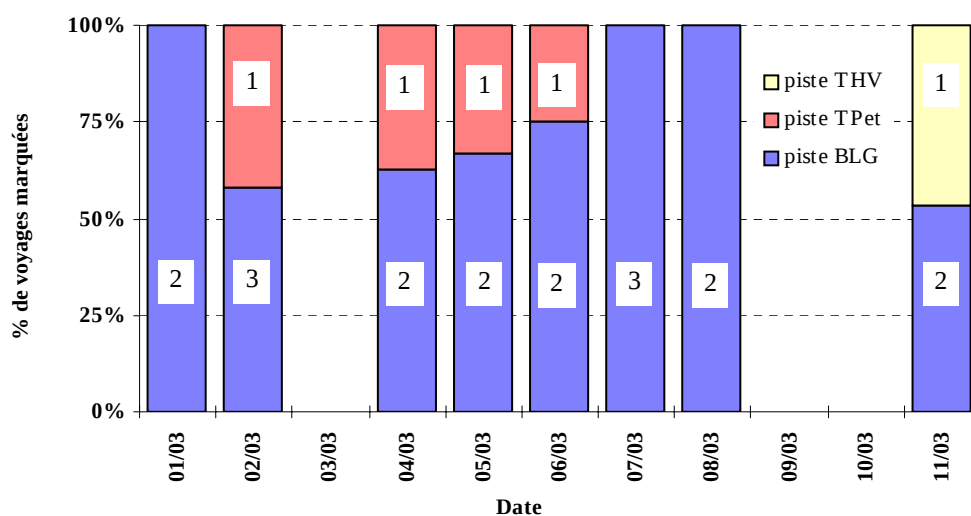


Figure 2.31 : Répartition des voyages marqués sur les différentes pistes (les chiffres représentent le nombre de marques)

2.4.4 DISCUSSION

Cette étude n'ayant été reproduite que deux fois, elle n'a qu'une valeur indicative concernant le mode de fourragement en nature chez *P. laboriosa*. Les résultats obtenus concordent toutefois très bien avec les mécanismes généraux précédemment décrits chez cette espèce. Le fourragement initial est solitaire, chaque ouvrière semblant avoir une zone d'exploration privilégiée. La spécialisation spatiale ou sectorielle des fourrageuses a été décrite aussi bien chez des espèces fourrageant solitairement que chez des espèces pratiquant un recrutement chimique important (Herbers, 1977 ; Wehner et coll., 1983 ; Lachaud et coll., 1984 ; Schmid-Hempel, 1984 ; Fresneau, 1985 ; Schatz et coll., 1995 ; Quinet et Pasteels, 1996). La source utilisée provoque, de par sa nature et sa taille (si toutefois elle est suffisamment importante), un recrutement de la part de l'ouvrière qui l'a découverte.

Mais il n'a pas lieu dès le premier retour au nid. Ceci s'explique par le fait qu'en nature, les ouvrières de *P. laboriosa* se déplacent dans un milieu tridimensionnel très fragmenté (l'arbre), constitué d'une multitude de surfaces planes juxtaposées (les feuilles) reliées par des axes (les branches). Ce milieu est constamment en mouvement et les connexions entre les différents éléments demeurent labiles. Une fois la source découverte, l'ouvrière mémoriserait le chemin à emprunter pour retourner au nid avant de commencer à le marquer. Elle éviterait ainsi les fausses pistes engendrées par l'éventuel marquage d'une impasse malencontreusement empruntée.

D'après les modèles développés par Jaffé et Deneubourg (1992), chez les espèces pratiquant le recrutement de groupe, le nombre optimal de fourrageuses sur une source de taille importante s'élève à une quarantaine d'individus lorsque le nombre d'ouvrières recrutées pour un trajet est de cinq et que la source est exploitée durant une période bien délimitée. Ce modèle est celui qui se rapproche le plus de notre situation ; il semble indiquer que le passage du fourragement solitaire au recrutement de groupe s'est fait dans des conditions optimales, du moins en ce qui concerne le nombre d'ouvrières participant à l'exploitation de la source. Chez des espèces pratiquant habituellement le recrutement de groupe avec ou sans leader, le recrutement est quasiment immédiat. Il suffit ainsi, chez *Camponotus socius*, de 4 à 5 minutes et d'un seul retour au nid de la recruteuse après la découverte de la source pour voir arriver une dizaine d'ouvrières sur le site de fourragement (Hölldobler, 1971b). Il en est de même pour *Formica fusca* et *Tetramorium caespitum*, bien que dans ces derniers cas les ouvrières recrutées n'attendent pas la recruteuse pour se diriger vers la source (Möglich et Hölldobler, 1975 ; Verhaeghe, 1977). Chez *P. laboriosa*, la différence réside dans la dynamique du recrutement. En conditions naturelles, il est très long à se mettre en place, puisqu'il faut pas moins de 31 allers ou retours successifs (dont 21 avec marquage) de la part de la recruteuse, pour observer les premières ouvrières sur la source. Un comportement d'invitation a lieu à l'intérieur du nid, mais peu

d'ouvrières sont stimulées (4 ou 5). La stimulation ne fait que provoquer leur sortie du nid. Elle n'induit pas de suivi de piste immédiat, par le fait que le marquage est inexistant puis très ponctuel lors des premiers allers et retours. Un renforcement de la stimulation et du marquage sont donc nécessaires pour que les ouvrières recrutées tentent de suivre la piste. Ce mécanisme implique donc une phase de repérage visuel de la part de la recruteuse initiale, durant laquelle la voie de communication entre le nid et la source est identifiée et probablement mémorisée. Le repérage chimique prend le relais dans un deuxième temps et se met en place très progressivement. Malgré le peu d'ouvrières participant à ce renforcement, les fourrageuses sont très fidèles à la piste qu'elles empruntent une fois qu'elles ont débuté la récolte. Leur participation au fourragement est cependant très inégale, puisque certaines ouvrières fourragent très régulièrement et intensément sur le site, alors que d'autres n'interviennent que très ponctuellement, de manière plus ou moins prononcée. Certaines ouvrières ont quant à elles été observées sortant du nid avec l'abdomen plein peu après l'arrivée au nid d'une fourrageuse et se dirigeant vers une autre calie située trois mètres plus haut dans le même arbre. Il semble qu'elles fassent la navette entre les deux nids, prenant le relais des fourrageuses. Mais il n'a malheureusement pas été possible de les identifier avec certitude, si ce n'est par l'assurance que ce n'étaient pas les ouvrières marquées participant au fourragement sur la source proposée.

La dualité entre le repérage visuel et le marquage chimique est nécessaire pour une adaptation optimale du fourragement. Le comportement des ouvrières ne peut pas être régi par un système entièrement chimique car si la piste est coupée, ce qui arrive souvent, il n'y a pas d'adaptation possible. Le repérage visuel doit donc prendre le relais par l'intermédiaire d'un comportement individuel pour que les fourrageuses puissent accéder de nouveau au site de fourragement, soit en découvrant un nouveau passage (plus tard renforcé), soit en surmontant l'obstacle (le saut). Nous étudierons dans le chapitre suivant les conditions dans lesquelles peuvent s'effectuer ces sauts.

2.5 INFLUENCE DU MARQUAGE SUR LE COMPORTEMENT DES FOURRAGEUSES

Le recrutement peut être décomposé en deux éléments comportementaux fondamentaux : la stimulation et l'orientation (Hölldobler et Wilson, 1990). Leur importance relative varie en fonction des espèces. Chez *Camponotus socius*, comme chez *Tetramorium caespitum*, l'élément moteur du recrutement réside dans l'existence d'une recruteuse leader qui guide les ouvrières recrutées jusqu'à la source en émettant une phéromone attractive différente de la phéromone de piste (Hölldobler, 1971b ; Verhaeghe, 1977). Chez *Camponotus pennsylvanicus*, la piste est seule suffisante pour induire un recrutement efficace (Hartwick et coll., 1977). Chez *Myrmica scabrinodis*, le recrutement de groupe induit par le comportement d'invitation, est limité à l'intérieur du nid. Il est indispensable à la sortie des ouvrières, mais c'est la piste, tracée et renforcée par la recruteuse, qui guide les fourmis

recrutées jusqu'à la nourriture (Cammaerts, 1980). Chez *Myrmica rubra*, en revanche, le recrutement de groupe se poursuit jusqu'à la piste, la recruteuse émettant le contenu attractif de sa glande de Dufour (Cammaerts, 1977). Une fois sur la piste, les ouvrières la suivent individuellement.

Nous avons vu précédemment que le comportement de marquage de piste chez *P. laboriosa* se manifestait uniquement lors du fourragement, mais jamais lors de l'exploration. Nous avons vu aussi que l'arrivée de la fourrageuse induisait la sortie progressive mais très lente d'ouvrières récolteuses hors du nid, qui tentent de suivre la piste. Puisque fourragement et marquage sont si étroitement liés, il paraît intéressant de voir comment ce dernier agit sur le comportement des fourrageuses et de s'attacher à montrer comment il intervient dans l'utilisation optimale du milieu.

2.5.1 DETERMINATION DE L'ORIGINE GLANDULAIRE DU MARQUAGE DE PISTE

L'origine glandulaire de la phéromone de piste est plus ou moins complexe. Elle peut être issue d'une ou plusieurs glandes selon l'espèce considérée (Tableau 2.7). Les Ponerinae ont en commun l'existence d'une glande pygidiale, qui intervient dans la stimulation des ouvrières au cours du recrutement, en synergie avec la glande à poison, la (les) glande(s) sternale(s), ou l'ampoule rectale. Le même rôle est attribué à la glande pygidiale des Dorylinae, la piste étant tracée grâce à l'ampoule rectale. Les Aneuretinae et les Dolichoderinae utilisent leur glande de Pavan, tandis que la majorité des Myrmicinae tracent la piste à l'aide de leur glande à poison ou leur glande de Dufour, parfois même des deux à la fois.

Blum et Wilson (1964) ont suggéré que la principale glande à l'origine de la piste chez les Formicinae était l'ampoule rectale. Ceci s'est avéré exact pour un certain nombre d'espèces comme *Formica fusca*, *C. pennsylvanicus* ou *C. socius*, même si pour cette dernière, l'association avec de l'acide formique issue de la glande à poison est nécessaire pour assurer un recrutement efficace (Hölldobler, 1971b ; Möglich et Hölldobler, 1975 ; Hartwick et coll., 1977 ; Traniello, 1977).

Nous avons supposé que *P. laboriosa* utilisait l'ampoule rectale pour marquer les pistes de fourragement, comme la plupart des formicines de la tribu des Camponotini.

Nous avons réalisé dans un premier temps une série d'expériences visant à déterminer l'effet induit par des extraits de l'ampoule rectale, de la glande de Dufour et de la glande à poison sur le comportement de suivi de piste des ouvrières de *P. laboriosa*, dans une situation de fourragement aussi proche que possible des conditions naturelles.

Sous-famille	Glande	Rôle	Genre	Auteurs
Ponerinae	Pygidiale	Piste* ou tandem running	<i>Pachycondyla</i>	Hölldobler et Traniello (1980b), Traniello et Hölldobler (1984)
		Stimulation	<i>Cerapachys</i>	Hölldobler (1982b)
			<i>Leptogenys</i>	Fletcher (1971), Maschwitz et Mühlenberg (1975), Maschwitz et Schönege (1977), Hölldobler (1982a)
			<i>Megaponera</i>	Janssen et coll. (1995)
			<i>Sphinctomyrmex</i>	Hölldobler (1982a)
	Ampoule rectale	Orientation	<i>Diacamma</i>	Maschwitz et coll. (1986)
	Poison	Piste	<i>Megaponera</i>	Longhurst et coll. (1979), Janssen et coll. (1995)
		Orientation	<i>Cerapachys</i>	Hölldobler (1982b)
			<i>Leptogenys</i>	Attygalle et coll. (1988)
		Stimulation	<i>Leptogenys</i>	Fletcher (1971), Maschwitz et Mühlenberg (1975), Maschwitz et Schönege (1977), Hölldobler (1982a)
Dorylinae	Post-pygidiale		<i>Sphinctomyrmex</i>	Hölldobler (1982a)
		Dufour	<i>Ectatomma</i>	Pratt (1989)
		Sternale	<i>Onychomyrmex</i>	Hölldobler et coll. (1982)
Ecitoninae	Pygidiale	Piste	<i>Paltothyreus</i>	Hölldobler (1984)
		Stimulation	<i>Aenictus</i>	Oldham et coll. (1994)
		Piste	<i>Eciton</i>	Blum et Portocarrero (1964), Hölldobler et Engel (1978)
Myrmicinae	Pygidiale	Piste	<i>Neivamyrmex</i>	Watkins (1964)
		Orientation	<i>Eciton</i>	Blum et Portocarrero (1964), Hölldobler et Engel (1978)
	Poison	Piste	<i>Orectognathus</i>	Hölldobler (1981b)
		Attraction	<i>Dacetone</i>	Hölldobler et coll. (1990)
	Poison	Piste	<i>Acromyrmex</i>	Blum et coll. (1964)
			<i>Aphaenogaster</i>	Hölldobler et coll. (1978), Hölldobler et coll. (1995)
			<i>Atta</i>	Moser et Blum (1963), Blum et coll. (1964), Tumlinson et coll. (1971), Cross et coll. (1979), Jaffé et Howse (1979)
			<i>Cyphomyrmex</i>	Blum et coll. (1964)
			<i>Huberia</i>	Blum (1966)
			<i>Manica</i>	Blum (1974)
			<i>Orectognathus</i>	Hölldobler (1981b)
			<i>Pheidole</i>	Wilson (1976), Hölldobler et Möglich (1980), Wilson et Hölldobler (1985)
			<i>Podomyrma</i>	Hölldobler (1983)
			<i>Proatta</i>	Moffett (1986a)
			<i>Serichomyrmex</i>	Blum et Portocarrero (1966)
			<i>Tetramorium</i>	Blum et Ross (1965), Verhaeghe (1982), Attygalle et Morgan (1983), Cammaerts et coll. (1994)
			<i>Trachymyrmex</i>	Blum et Portocarrero (1966), Jaffé et Villegas (1985)
			<i>Veromessor</i>	Blum (1974)
		Tandem running	<i>Harpagoxenus</i>	Buschinger et Winter (1977)
		Orientation	<i>Myrmica</i>	Cammaerts-Tricot (1974a, b), Cammaerts et Cammaerts (1980, 1981), Evershed et coll. (1982)
			<i>Pheidologeton</i>	Moffett (1987b)
		Recrutement	<i>Messor</i>	Jackson et coll. (1989)
			<i>Pheidologeton</i>	Moffett (1987b)
			<i>Pogonomyrmex</i>	Hölldobler et Wilson (1970), Hölldobler (1971a, 1976)

(suite)

Sous-famille	Glande	Rôle	Genre	Auteurs
Myrmicinae	Dufour	Piste	<i>Monomorium</i> <i>Solenopsis</i>	Hölldobler (1973), Adams et Traniello (1981) Wilson (1959b, 1962), Hölldobler (1973), Vander Meer (1983, 1986)
		Recrutement	<i>Messor</i> <i>Meranoplus</i>	Hahn et Maschwitz (1985) Hölldobler (1988)
		Orientation	<i>Messor</i> <i>Pheidologeton</i> <i>Pogonomyrmex</i>	Hahn et Maschwitz (1985) Moffett (1987b) Hölldobler et Wilson (1970), Hölldobler (1971a, 1976)
		Stimulation	<i>Atta</i> <i>Myrmica</i>	Bradshaw et coll. (1986) Cammaerts-Tricot (1974a, b), Cammaerts et Cammaerts (1980, 1981), Evershed et coll. (1982)
	Tibiale	Piste	<i>Crematogaster</i>	Fletcher et Brand (1968), Leuthold (1968a, b), Billen (1984)
Aneuretinae	Pavan	Piste	<i>Aneuretus</i>	Traniello et Jayasuriya (1981a, b)
Dolichoderinae	Pavan	Piste	<i>Forelius</i>	Wilson et Pavan (1959)
			<i>Iridomyrmex</i>	Wilson et Pavan (1959), Robertson et coll. (1980), Hölldobler (1982c), Couret et Passera (1979)
			<i>Monacis</i>	Wilson et Pavan (1959)
			<i>Tapinoma</i>	Wilson (1965), Couret et Passera (1979)
Formicinae	Ampoule rectale	Piste	<i>Acanthomyops</i>	Hangartner (1969b)
			<i>Formica</i>	Möglich et Hölldobler (1975)
			<i>Lasius</i>	Carthy (1950), Hangartner et Bernstein (1964), Huwyler et coll. (1975), Traniello (1980, 1983)
			<i>Myrmecocystus</i>	Hölldobler (1981a)
			<i>Myrmelachista</i>	Blum et Wilson (1964)
			<i>Paratrechina</i>	Blum et Wilson (1964)
		Orientation	<i>Camponotus</i>	Hölldobler (1971b), Hölldobler et coll. (1974), Barlin et coll. (1976), Traniello (1977), Hölldobler (1982d), Jaffé et Sanchez (1984)
	Cloacale Rectale	Stimulation	<i>Camponotus</i>	Horstmann (1982), Horstmann et coll. (1982)
		Orientation	<i>Oecophylla</i>	Hölldobler (1982d) Hölldobler et Wilson (1978)

Tableau 2.7 : Diversité des rôles joués par les différentes glandes au cours du fourragement chez les fourmis (d'après Hölldobler et Wilson, 1990). * le terme de « piste » signifie que la glande agit le plus souvent seule.

2.5.1.1 MATERIEL ET METHODES

◆ Matériel biologique

Les tests sont réalisés sur une grosse colonie sans reine, d'effectif supérieur à 300 ouvrières, présentant du couvain ainsi que des sexués. Élevée dans les conditions de laboratoire, la colonie est mise à jeun une semaine avant l'expérimentation.

◆ Dispositif et protocole expérimental

Le dispositif est le même que lors de l'étude de la dynamique du fourragement (Figure 2.1). Mais la piste employée est cette fois constituée d'un pont à 2 branches (A et B), dont l'une est amovible (B) (Figure 2.32).

Des extraits sont préalablement constitués à partir de différents types de glandes ; chaque extrait comprend 20 glandes issues d'ouvrières de la même colonie, plongées dans 1ml de pentane du-

rant 30 minutes. 15 µl de l'extrait testé sont déposés sur la branche A de manière linéaire et continue à l'aide d'une seringue de 10 µl, sur une distance totale de 24 cm, soit une concentration de $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.

Face à un territoire vierge, certaines ouvrières de *P. laboriosa* marquent le sol en laissant traîner les tarses de leurs pattes arrières. Afin que le choix des ouvrières ne soit pas influencé par ce marquage tarsal, on standardise les conditions expérimentales en installant les deux branches du pont 30 mn avant le dépôt des extraits sur les branches et le début des expériences E2 à E6. Dans ces conditions, les deux branches sont marquées avec les tarses de manière identique.

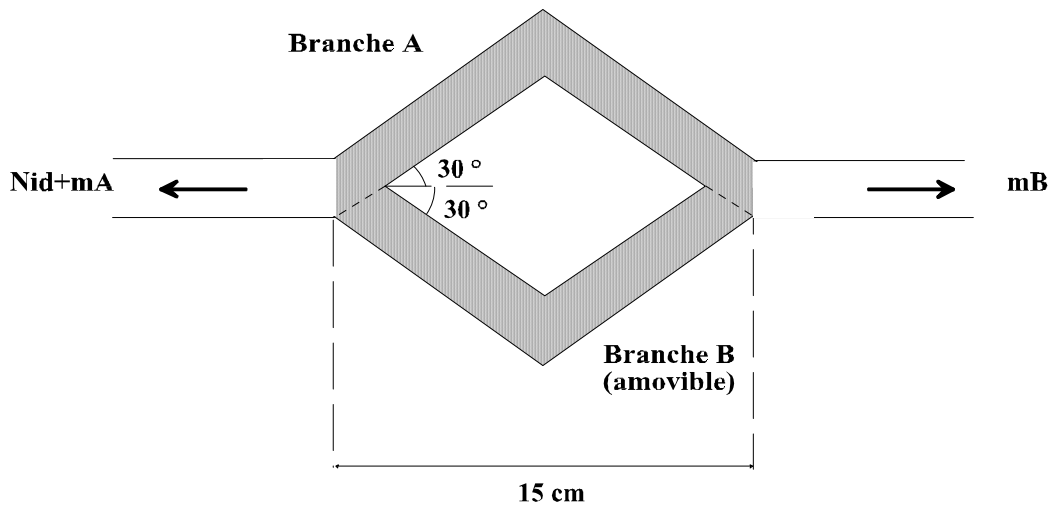


Figure 2.32 : Modification du dispositif expérimental lors des tests de choix

On teste les fourmis selon six modalités différentes :

- E1 : les pistes sont vierges ; aucune source de nourriture n'est accessible aux exploratrices.

On devrait obtenir une répartition aléatoire des trajets entre A et B.

- E2 : sur A, on instille du solvant (pentane) à intervalles réguliers, afin de déceler un éventuel effet du produit sur le choix des fourrageuses.

- E3 : après que les ouvrières aient effectué un marquage tarsal sur les deux branches, B est retirée ; on initie le marquage de piste durant 30 minutes sur la branche A en introduisant une source de nourriture dans le milieu mB. L'observation débute après la mise en place de la branche B marquée à l'aide des tarses.

- E4 : sur A, on instille une piste artificielle, faite à partir d'un extrait de 20 ampoules rectales plongées dans du pentane pendant 30 mn.

- E5 : sur A, on instille une piste artificielle, faite à partir d'un extrait de 20 glandes à poison plongées dans du pentane pendant 30 mn.

- E6 : sur A, on instille une piste artificielle, faite à partir d'un extrait de 20 glandes de Dufour plongées dans du pentane pendant 30 mn.

On vérifie par la suite l'effet du marquage tarsal en conduisant l'expérience suivante :

- E7 : B est retirée ; on initie un marquage tarsal pendant 30 minutes sur la branche A en absence de toute source alimentaire. L'observation débute après la mise en place de la branche B non marquée.

Chaque observation dure 30 minutes, durant lesquelles on compte le nombre de fourmis empruntant chaque branche, ainsi que le sens de passage. Le même protocole est répété trois fois sur la même colonie.

♦ Tests statistiques

La répartition des voyages sur chaque branche est testée au moyen d'un test de χ^2 par rapport à une distribution aléatoire correspondant à une répartition de 50% des voyages sur A et sur B, à l'aide du logiciel Statxact. Les trois répétitions sont testées deux à deux avec un test de Wilcoxon pour échantillons appariés.

2.5.1.2 RESULTATS

Les différences observées dans la répartition des voyages sur les deux branches sont souvent très proches du seuil de probabilité 0,05, si bien que le changement de branche d'une ou deux fourmis seulement suffit parfois à modifier la significativité du test. Pour cette raison, nous avons préféré prendre un seuil de significativité de 0,025 (ce qui correspond à une différence de 50 à 90 passages entre les deux pistes selon la taille des effectifs comparés).

♦ Analyse globale de chaque condition expérimentale

La distribution des voyages des ouvrières de *P. laboriosa* entre les deux branches du pont n'est pas significativement différente d'une distribution aléatoire au seuil 0,025, sauf pour les expériences E1, E3, E4 et E7 (Tableau 2.8).

L'expérience E1 montre globalement une différence significative de répartition des voyages entre les deux branches au seuil 0,025 en absence totale de marquage. Le trafic est stable d'un essai à l'autre et toujours plus intense sur la branche B (58,3%). En fait, il s'accroît de 56,6% au premier essai (56,5% au deuxième), à 59,8% au troisième essai.

La répartition globale des voyages sur les deux branches au cours de l'expérience E2 est plus intense sur B (branche B : 56,2%). Les trois essais indiquent une préférence stable et significative des ouvrières pour la branche B (1^{er} essai : 55,5% ; 2^{ème} essai : 55,7% ; 3^{ème} essai : 57,4%).

La piste marquée par les recruteuses (E3 ; 56,7% des passages sur A) et la piste artificielle faite à partir de l'extrait d'ampoule rectale (E4 ; 71,6% des passages sur A) influencent fortement l'orientation des ouvrières. Les résultats sont très homogènes d'une répétition à l'autre dans les deux conditions.

Test de χ^2 pour tableau de contingence de type 2x2						
		nA	nB	N	χ^2	P
E1	Branches vierges	246 ± 8*	344 ± 12*	590 ± 4*	8,20	0,003
	Essai 1 ^a	255	332	587	5,08	0,014
	Essai 2 ^a	244	344	588	8,57	0,002
	Essai 3 ^a	239	355	594	11,44	<10⁻³
E2	Pentane / vierge	346 ± 17*	443 ± 4*	789 ± 20*	5,99	0,008
	Essai 1 ^a	359	448	807	4,93	0,015
	Essai 2 ^a	351	442	793	5,24	0,013
	Essai 3 ^a	327	440	767	8,38	0,002
E3	Piste naturelle / MT	403 ± 26*	308 ± 3*	711 ± 28*	6,38	0,007
	Essai 1 ^a	393	308	701	5,18	0,013
	Essai 2 ^a	384	305	689	4,55	0,019
	Essai 3 ^a	432	310	742	10,10	0,001
E4	AR / MT	647 ± 33*	257 ± 15*	904 ± 44*	88,23	< 10⁻⁴
	Essai 1 ^a	660	274	934	83,32	< 10⁻⁴
	Essai 2 ^a	609	244	853	81,88	< 10⁻⁴
	Essai 3 ^a	672	253	925	100,10	< 10⁻⁴
E5	GD / MT	393 ± 34*	449 ± 48*	842 ± 77*	1,86	N.S.
	Essai 1 ^a	409	436	845	0,40	N.S.
	Essai 2 ^a	354	409	763	1,99	N.S.
	Essai 3 ^a	415	502	917	4,14	0,024
E6	GP / MT	415 ± 20*	341 ± 24*	756 ± 43*	3,63	N.S.
	Essai 1 ^a	428	356	784	3,31	N.S.
	Essai 2 ^a	392	314	706	4,32	0,021
	Essai 3 ^a	424	354	778	3,16	N.S.
E7	MT/ vierge	371 ± 50*	297 ± 12*	668 ± 56*	4,11	0,024
	Essai 1 ^a	367	254	621	10,38	0,001
	Essai 2 ^a	385	277	662	8,87	0,002
	Essai 3 ^b	361	360	721	0,00	N.S.

Tableau 2.8 : Analyse statistique de la répartition des voyages (nA et nB) effectués par *P. laboriosa* entre les branches A et B du pont, par rapport à une distribution aléatoire (50-50) ; * : moyennes des résultats sur les trois répétitions. ^{a, b} : résultats des tests de Wilcoxon réalisés entre les répétitions de chaque condition expérimentale. AR : Ampoule Rectale ; GD : Glande de Dufour ; GP : Glande à Poison ; MT : Marquage Tarsal.

L'expérience E5 ne montre dans l'ensemble aucune différence de répartition des fourrageuses sur les deux branches. Les résultats sont homogènes et seul le troisième essai révèle une préférence significative pour la branche B (54,7%). L'extrait de glande de Dufour ne semble donc pas affecter l'orientation des fourrageuses.

L'extrait de glande à poison (E6) n'oriente pas significativement les fourrageuses vers la branche A au seuil 0,025. Le deuxième essai montre toutefois une préférence significative des ouvrières pour la branche marquée A (55,5%), même s'il n'est pas significativement différent des deux autres essais.

Les résultats de l'expérience E7 sont globalement significatifs, même si la valeur de la probabilité obtenue se trouve juste à la limite inférieure du seuil 0,025. Au cours des deux premières répétitions, les ouvrières s'orientent préférentiellement vers la branche A installée plus tôt (59,1% et 58,2%). Le troisième essai est très différent des deux précédents, puisqu'aucune préférence ne semble avoir eu lieu entre les deux branches.

♦ Comparaison des résultats obtenus dans les différentes conditions expérimentales

Les expériences E1, E2 et E5 ne présentent aucune différence significative entre elles ; les ouvrières se comportent de la même manière sur un terrain vierge ou vis à vis d'une piste réalisée à partir de solvant ou d'un extrait de glande de Dufour (Tableau 2.9). Elles visitent préférentiellement la branche B.

A l'inverse, elles choisissent préférentiellement la branche A et suivent avec la même intensité une piste naturelle sur un terrain familier (E3), une piste faite à partir d'un extrait de glande à poison sur un terrain familier (E6), ou un chemin déjà familier sur un terrain non familier (E7) (le terme

	E1 (BV)		E2 (P)		E3 (PN)		E4 (AR)		E5 (GD)		E6 (GP)		E7 (MT)	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Moyenne	246	344	346	443	403	308	647	257	393	449	415	341	371	297
Err. Std.	8	12	17	4	26	3	33	15	34	48	20	24	50	12
E1 (BV)	-		N.S.		< 10 ⁻⁴		< 10 ⁻⁴		N.S.		< 10 ⁻⁴		< 10 ⁻⁴	
E2 (P)			-		< 10 ⁻⁴		< 10 ⁻⁴		N.S.		< 10 ⁻⁴		< 10 ⁻⁴	
E3 (PN)					-		< 10 ⁻⁴		< 10 ⁻⁴		N.S.		N.S.	
E4 (AR)							-		< 10 ⁻⁴		< 10 ⁻⁴		< 10 ⁻⁴	
E5 (GD)									-		0,001		< 10 ⁻³	
E6 (GP)											-		N.S.	

Tableau 2.9 : Analyse statistique de la répartition des voyages allers et retours effectués par *P. laboriosa* entre les branches A et B du pont, en fonction des différentes conditions expérimentales (les valeurs de p sont obtenues par comparaison à l'aide d'un test de Wilcoxon). (BV) : Branches Vierges ; (P) A = Pentane ; (PN) : A = Piste Naturelle ; (AR) : A = Ampoule Rectale ; (GD) : A = Glande de Dufour ; (GP) : A = Glande à Poison ; (MT) : A = Marquage Tarsal.

familier sous-entend dans ce contexte un marquage tarsal préalable). E1, E2, et E5 diffèrent chacune significativement de E3, E6 et E7.

La meilleure réponse comportementale des ouvrières est observée avec l'extrait d'ampoule rectale, qui diffère très significativement de tous les autres extraits ($p < 10^{-4}$).

♦ Analyse de la répartition des allers et retours

Lorsque l'on s'intéresse au sens de passage des ouvrières sur les deux branches, on constate que la répartition moyenne de leurs déplacements à l'aller comme au retour sur les branches vierges (E1), est aléatoire au seuil 0,025 (Tableau 2.10). Toutefois, au cours de la troisième répétition, les ouvrières privilégient de manière très significative la branche B à l'aller ($p = 0,007$) et au retour ($p = 0,016$). De même, la branche B est aussi plus empruntée à l'aller lors du deuxième essai ($p = 0,013$).

Une orientation nette des ouvrières vers la branche B a été observée au retour de chaque répétition de la condition E2. Pour chaque essai, la piste au pentane ne semble pas privilégiée.

La piste naturelle proposée aux fourrageuses au cours de l'expérience E3 a un effet significatif sur le choix d'une branche A par les ouvrières à l'aller (essais 1 et 3) comme au retour (essais 2 et 3), au seuil 0,025.

			Branch A	Branch B	χ^2	P
E1	Pistes vierges (nA = 246 ; nB = 344)	Aller	120 ± 3	176 ± 4	5,35	0,013
		Retour	126 ± 6	168 ± 8	3,02	N.S.
	Essai 1	Aller	123	173	3,95	N.S.
		Retour	132	159	1,26	N.S.
	Essai 2	Aller	119	175	5,38	0,013
		Retour	125	169	3,31	N.S.
	Essai 3	Aller	118	180	6,52	0,007
		Retour	121	175	4,97	0,016
E2	Pentane (nA = 389 ; nB = 400)	Aller	194 ± 6	206 ± 2	0,18	N.S.
		Retour	152 ± 6	237 ± 11	9,41	0,001
	Essai 1	Aller	201	204	0,01	N.S.
		Retour	158	244	9,31	0,001
	Essai 2	Aller	199	206	0,06	N.S.
		Retour	152	236	9,20	0,002
	Essai 3	Aller	181	208	0,93	N.S.
		Retour	146	232	9,91	0,001
E3	Piste naturelle (nA = 403 ; nB = 308)	Aller	221 ± 23	171 ± 9	3,20	N.S.
		Retour	182 ± 18	137 ± 11	3,19	N.S.
	Essai 1	Aller	231	162	6,11	0,008
		Retour	162	146	0,42	N.S.
	Essai 2	Aller	195	180	0,30	N.S.
		Retour	189	125	6,59	0,006
	Essai 3	Aller	237	171	5,37	0,012
		Retour	195	139	4,73	0,018

(suite)

			Branche A	Branche B	χ^2	P
E4	Ampoule rectale (nA = 647 ; nB = 257)	Aller	364 ± 17	152 ± 10	45,47	< 10⁻³
		Retour	283 ± 16	105 ± 6	43,10	< 10⁻³
	Essai 1	Aller	372	162	42,95	< 10⁻³
		Retour	288	112	40,69	< 10⁻³
	Essai 2	Aller	344	143	43,36	< 10⁻³
		Retour	265	101	38,68	< 10⁻³
	Essai 3	Aller	376	151	50,37	< 10⁻³
		Retour	296	102	50,27	< 10⁻³
E5	Glande de Dufour (nA = 449 ; nB = 393)	Aller	202 ± 6	231 ± 41	0,97	N.S.
		Retour	191 ± 29	218 ± 8	0,90	N.S.
	Essai 1	Aller	201	218	0,35	N.S.
		Retour	198	208	0,12	N.S.
	Essai 2	Aller	196	185	0,16	N.S.
		Retour	168	174	0,05	N.S.
	Essai 3	Aller	208	290	6,80	0,006
		Retour	207	272	4,44	0,021
E6	Glande à poison (nA = 415 ; nB = 341)	Aller	217 ± 14	169 ± 21	3,00	N.S.
		Retour	198 ± 26	172 ± 16	0,92	N.S.
	Essai 1	Aller	229	165	5,23	0,013
		Retour	199	191	0,08	N.S.
	Essai 2	Aller	220	151	6,48	0,007
		Retour	172	163	0,12	N.S.
	Essai 3	Aller	201	192	0,10	N.S.
		Retour	223	162	4,87	0,016
E7	Marquage tarsal (nA = 371 ; nB = 297)	Aller	197 ± 19	146 ± 22	3,82	N.S.
		Retour	174 ± 31	151 ± 48	0,82	N.S.
	Essai 1	Aller	195	121	8,79	0,002
		Retour	172	133	2,51	N.S.
	Essai 2	Aller	179	162	0,42	N.S.
		Retour	206	115	13,18	< 10⁻³
	Essai 3	Aller	217	155	5,20	0,014
		Retour	144	205	5,38	0,012

Tableau 2.10 : Analyse statistique de la répartition des voyages allers et retours effectués par *P. laboriosa* entre les branches A et B du pont, par rapport à une distribution aléatoire.

Les ouvrières empruntent très fortement la piste à base d'extrait d'ampoule rectale (E4) dans les deux sens, quel que soit l'essai considéré.

Au cours de l'expérience E5, aucune branche n'est globalement significativement privilégiée à l'aller et au retour. Cependant, une nette préférence pour la branche B apparaît à l'aller ($p = 0,006$) et au retour ($p = 0,021$) au cours du troisième essai.

Les ouvrières semblent avoir une préférence pour la piste à base d'extrait de glande à poison (E6) au seuil 0,025, à l'aller seulement pour les essais 1 et 2 ($p = 0,013$ et $p = 0,007$), ainsi qu'au retour lors du troisième essai ($p = 0,016$).

Il ne semble pas y avoir globalement d'orientation préférentielle des ouvrières vers la branche marquée avec les tarses (E7). Cependant, les résultats obtenus au cours de chaque essai sont très iné-

gaux, puisque les ouvrières choisissent plutôt la branche A, à l'aller lors du premier essai ($p = 0,002$) et au retour lors du deuxième essai ($p < 10^{-3}$), alors qu'elles empruntent préférentiellement la branche A à l'aller ($p = 0,014$) et la branche B au retour ($p = 0,012$) lors du troisième essai.

2.5.1.3 DISCUSSION

Quand une fourmi a le choix entre deux pistes vierges, (expérience E1), ses déplacements ne se font en général pas au hasard ; une branche est privilégiée par rapport à l'autre et les résultats deviennent plus marqués à chaque répétition. Il est probable que des repères visuels soient acquis au cours de l'exploration, permettant à l'animal de se localiser dans l'espace par rapport à son nid. Il faut aussi noter que la densité des ouvrières sur le dispositif est plus élevée qu'en milieu naturel. Dans ces conditions, le choix d'une ouvrière exploratrice peut être influencé par la direction prise par une congénère se déplaçant devant elle, ce qui aurait pour effet d'amplifier le choix de la colonie pour une branche particulière. Il peut paraître contradictoire, au vu de ces résultats, de considérer que les deux branches sont marquées de manière identique durant les 30 minutes précédant le début des expériences E2 à E6. En fait, les résultats tiennent compte de l'ensemble des ouvrières empruntant le pont, alors que les marqueuses sont peu nombreuses et empruntent les deux pistes disponibles. Ceci fera l'objet d'un autre chapitre.

Si les résultats des tests obtenus avec le pentane (expérience E2) semblent globalement différer légèrement de ceux obtenus lors de l'expérience E1, ils démontrent toutefois une même tendance des ouvrières à emprunter la branche B. Le fait que celle-ci ne soit pas marquée semblerait indiquer que les ouvrières se déplacent indépendamment de la présence de solvant et s'orientent plutôt au moyen de repères visuels identiques à ceux de l'expérience E1.

La comparaison des résultats des tests réalisés à partir d'extraits d'ampoule rectale, de glande de Dufour et de glande à poison (expériences E4 à E6) montre que, conformément aux suggestions de Blum et Wilson (1964), la piste semble bien tracée par les ouvrières de *P. laboriosa* essentiellement à l'aide de l'ampoule rectale lors du fourragement. L'observation comportementale des ouvrières conforte cette hypothèse dans la mesure où beaucoup plus d'ouvrières suivent activement la piste en balayant le substrat devant elles avec leurs antennes, lorsqu'elles se trouvent confrontées à une piste naturelle ou à une piste à base d'extrait d'ampoule rectale. L'effet obtenu avec cet extrait est nettement plus important qu'avec la piste naturelle. Cela suppose que la quantité d'extrait déposé est nettement supérieure à la quantité de phéromone de piste émise durant une demi-heure.

La plus grande fréquentation de la branche A marquée à l'aide de l'extrait de glande à poison est significative à l'aller ou au retour selon l'essai considéré, même si seul le deuxième essai est globalement significatif. Il serait hasardeux de conclure avec certitude sur le rôle réel de la glande à poi-

son dans le recrutement alimentaire. Il faut cependant noter une plus grande agitation de l'ensemble des individus, qui s'orientent vers la branche A en se redressant sur leurs pattes et en agitant leurs antennes vers le haut. L'acide formique étant volatile, il semble avoir plus un effet de stimulation que d'orientation des ouvrières. Le rôle stimulant de la glande à poison au cours du recrutement a d'ailleurs été démontré chez certaines formicines comme *Camponotus socius*, *C. pennsylvanicus*, *Myrmecocystus mimicus* et *M. depilis* (Hölldobler, 1971b, 1981a ; Traniello, 1977).

Si le résultat global obtenu en utilisant une piste sur laquelle les ouvrières ont préalablement marché (expérience E7) est tout juste significatif au seuil 0,025, ceci est dû à la différence très nette constatée entre les deux premiers essais et le troisième ($p < 0,001$). En effet, au cours du dernier essai, les ouvrières empruntent plus la branche A à l'aller mais reviennent par la branche B. En fait, elles pourraient soit : (1) être à la fois influencées dans leur choix par le marquage tarsal d'un côté et par des repères visuels précédemment acquis de l'autre côté ; (2) s'orienter selon une stratégie particulière visant à tourner toujours du même côté (Jander, 1990). La deuxième hypothèse est la moins probable, dans la mesure où l'utilisation d'une telle stratégie aurait eu toutes les chances d'interférer dans les résultats des expériences précédentes, notamment E1, E2 et E5. Or aucun indice ne nous permet de le mettre en évidence. Quoiqu'il en soit, une orientation préférentielle pour la branche A supposée marquée au cours des deux premières répétitions, corrobore certaines observations comportementales faites au cours d'études précédentes, sur l'existence d'un marquage tarsal. Ce point sera discuté plus loin.

2.5.2 RÔLE DU MARQUAGE DANS L'ORIENTATION DES OUVRIÈRES

En nature, il est rare que des ouvrières se retrouvent dans un milieu aussi simple que le dispositif expérimental précédent. Dans la majorité des cas, elles sont confrontées à une situation de choix entre plusieurs chemins possibles, physiquement délimités par des repères qu'elles peuvent utiliser pour se diriger. Dans la canopée, les fourmis cheminent le plus souvent le long d'axes qui par nature orientent leurs déplacements dans une seule direction. Elles adoptent souvent des stratégies d'exploration qui leur permettent de visiter systématiquement les sites potentiels de fourragement et d'éviter de revenir vers ceux qui ne sont pas intéressants (Hölldobler, 1980 ; Ganeshaiah et Veena, 1988 ; Jander, 1990 ; Veena et Ganeshaiah, 1991). Dans l'étude précédente, l'effet de suivi de piste a sans doute été amplifié par la forme du dispositif et la densité des ouvrières impliquées dans chaque expérience ; dans ces conditions, le choix des ouvrières pour telle ou telle piste peut être influencé par une congénère passant à proximité, ce qui a peut-être eu pour effet de rendre significatifs certains tests, notamment avec la glande à poison. Nous avons alors émis l'hypothèse suivante :

Puisqu'en milieu naturel, les interactions entre fourrageuses sont limitées par le petit nombre d'ouvrières recrutées, chaque fourrageuse doit pouvoir répondre de manière individuelle à la piste en dehors de toute interaction extérieure.

C'est pourquoi nous avons choisi d'étudier la composante d'orientation de la piste à travers le comportement individuel de fourrageuses dans un milieu dénué de repères visuels proches, de manière à ce que leurs déplacements ne soient orientés ni physiquement par le terrain, ni comportementalement par des congénères.

2.5.2.1 MATERIEL ET METHODES

Ce travail consiste à évaluer le suivi de piste individuel de *P. laboriosa* en testant les fourmis sur des pistes artificielles réalisées avec des extraits de différentes glandes.

♦ Matériel biologique

Six colonies sans reine, d'effectif compris entre 250 et 600 ouvrières, élevées dans des conditions proches des conditions naturelles, sont utilisées. Dans l'expérience précédente, nous avons testé chaque colonie à l'aide d'extraits de glandes issues d'individus de la colonie testée. Le manque de matériel animal nous a contraint cette fois-ci à disséquer les ouvrières d'une des colonies pour tester les ouvrières des autres colonies. Les colonies testées ont préalablement été mises à jeun quatre jours avant chaque test.

♦ Dispositif et protocole expérimental

Le dispositif est une variante de celui utilisé par Cammaerts-Tricot (1974a) (Figure 2.33). Une piste circulaire de 15 cm de diamètre est tracée au crayon de papier, au milieu d'une arène de 52,5 x 43,5 x 13cm dont le sol est tapissé d'une feuille de papier filtre. Elle est découpée en 24 arcs de cercle de 15° numérotés.

Constitution des extraits

Les fourmis sont disséquées sous binoculaire. L'ampoule rectale vidée de son contenu (AR), la glande à poison (GP) et la glande de Dufour (GD) sont extraites séparément, débarrassées des corps gras et plongées dans du pentane. Les pinces fines utilisées sont nettoyées à l'acétone, puis au pentane entre chaque extraction de glande, afin d'éviter une éventuelle contamination de l'une par les produits de l'autre. Pour chaque type de glande, on constitue des extraits à des concentrations de 5, 10 et 20 glandes/ml de solvant, que l'on conserve au réfrigérateur.

Tests biologiques

30 µl d'extrait de glande sont déposés sur le cercle dessiné au centre de l'arène à l'aide d'une micro-seringue, de manière à former une piste artificielle continue. Différentes pistes artificielles sont ainsi testées :

- **piste au crayon seul ©:** (contre-témoin) elle permet de vérifier que la fourmi ne s'oriente pas par rapport au tracé du crayon.
- **piste avec pentane (P) :** (témoin) elle permet de vérifier que le solvant n'a pas d'effet sur l'orientation de la fourmi.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de cinq ampoules rectales dans 1 ml de pentane (AR C₅) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de dix ampoules rectales dans 1 ml de pentane (AR C₁₀) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de vingt ampoules rectales dans 1 ml de pentane (AR C₂₀) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de cinq glandes à poison dans 1 ml de pentane (GP C₅) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de dix glandes à poison dans 1 ml de pentane (GP C₁₀) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de vingt glandes à poison dans 1 ml de pentane (GP C₂₀) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de cinq glandes de Dufour dans 1 ml de pentane (GD C₅) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de dix glandes de Dufour dans 1 ml de pentane (GD C₁₀) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.
- **piste réalisée à partir d'un extrait de vingt glandes de Dufour dans 1 ml de pentane (GD C₂₀) :**
on dépose sur la périphérie du cercle l'équivalent de $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm.

Cinq fourmis différentes sont testées pour chacune des cinq colonies et pour chaque extrait. Une fois la piste artificielle tracée, on place une fourmi au centre du cercle et on l'isole pendant cinq minutes sous une boîte renversée. L'expérience débute lorsque la boîte est retirée ; elle dure dix minutes, durant lesquelles on note les arcs suivis par l'ouvrière. On s'intéressera plus particulièrement au nombre moyen d'arcs suivis (NMAS) ainsi qu'au nombre moyen d'arcs suivis consécutivement (NMASC) par chaque ouvrière.

Les expérimentateurs changent de place toutes les cinq minutes, soit une fois par test, de sorte

Les expérimentateurs changent de place toutes les cinq minutes, soit une fois par test, de sorte que la fourmi testée ne puisse s'en servir comme repères visuels.

♦ Analyse statistique

Les ouvrières ne sont testées qu'une seule fois et sont isolées de leur propre nid afin de ne pas les réutiliser. Chaque lot de fourmis issu de chaque colonie pour chaque condition expérimentale peut donc être considéré comme indépendant. Dans un premier temps, l'homogénéité des résultats de chaque colonie pour une même condition expérimentale sera vérifiée à l'aide d'un test de Mann-Withney ; dans un deuxième temps, nous étudierons l'effet des différents types de glandes et des concentrations sur le suivi de piste à l'aide d'un test d'analyse de variance (test de Newman-Keuls), doublé d'une analyse discriminante.

Position de la fourmi au début du test

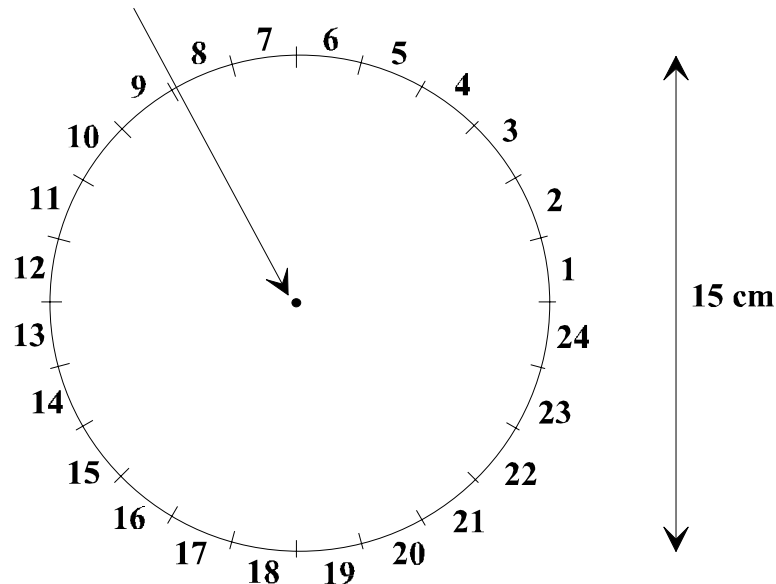


Figure 2.33 : Schéma de la piste artificielle utilisée au cours des tests

2.5.2.2 RESULTATS

Les résultats obtenus pour chaque colonie sont tous homogènes pour une même condition expérimentale. Seules deux colonies montrent des résultats légèrement différents vis à vis de l'extrait de glande à Poison à la concentration $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₁₀ ; $p = 0.047$), les fourmis d'une des deux colonies étant légèrement plus réactives à la piste. Nous considérerons donc que toutes les colonies réagissent de la même façon et que les ouvrières testées sont issues de la même population, en prenant comme seuil de significativité $p < 0,01$.

- le nettoyage antennaire, encore appelé « self-grooming » ;
- les régurgitations (rarement observées) ;
- l'exploration du dispositif, qui se traduit par des déplacements rapides entrecoupés de changements de direction ;
- le suivi de la piste ; il se manifeste par un balayage latéral actif de la piste à l'aide des antennes ; l'ouvrière se déplace lentement sur la circonférence du cercle. Dès qu'elle quitte la piste, elle peut continuer sa recherche de la même manière et tenter de la retrouver en louvoyant, ou encore explorer à nouveau plus rapidement le dispositif en s'éloignant de la piste.
- la mise en alerte ; l'ouvrière se redresse sur ses pattes, les antennes battant l'air devant elle ; elle agite la tête latéralement tout en avançant rapidement.

♦ Analyse statistique

Analyse globale de l'effet du type de glande sur le nombre moyen d'arcs suivis et le nombre moyen d'arcs suivis consécutivement.

Les résultats obtenus avec le groupe témoin et le groupe contrôle sont identiques ; le pentane (P) n'oriente pas plus les ouvrières que le tracé au crayon (C) (Tableau 2.11, Tableau 2.12, Figure 2.34 et Figure 2.35 ; $N = 25$). A l'inverse, la comparaison des résultats obtenus pour chaque glande, toutes concentrations confondues, à l'aide d'un test de Newman-Keuls, montre que les ouvrières réagissent différemment selon le type de glande utilisé (nombre moyen d'arcs suivis : $F = 39,4$ et $p < 10^{-6}$; nombre moyen d'arcs suivis consécutivement : $F = 27,8$ et $p < 10^{-6}$).

Comparativement aux résultats obtenus avec les témoins (Contrôle ou Pentane), le suivi de piste des ouvrières, toutes concentrations confondues, est significativement différent lorsque l'ampoule rectale (C ou P vs AR ; $p < 10^{-4}$) ou la glande à poison (C ou P vs GP ; $p < 10^{-2}$) sont utilisées. Avec la glande de Dufour, seul le nombre moyen d'arcs suivis consécutivement est significativement différent des groupes contrôle (C ou P vs GD ; $p < 10^{-2}$).

Analyse de l'effet de la concentration glande par glande

♦ Ampoule rectale

L'extrait d'ampoule rectale à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm ($\mu\text{AR C}_{20} = 54,3 \pm 26,9$) a un effet très nettement supérieur aux deux groupes contrôle, ainsi qu'aux extraits d'ampoule rectale aux concentrations $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₅) et $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₁₀), sur le suivi de piste des fourmis ($p < 10^{-4}$) (Figure 2.36). A l'inverse, ces deux derniers extraits donnent des résultats semblables entre eux et identiques au Contrôle et au Pentane, exception faite de l'extrait d'ampoule rec-

tales à la concentration $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₅) avec le Pentane pour le nombre moyen d'arcs suivis consécutivement (μ AR C₅ = $3,2 \pm 2,3$ vs μ P = $0,5 \pm 1,0$; $p = 0,009$).

L'analyse discriminante réalisée sur l'ampoule rectale en prenant les concentrations comme variable discriminante, montre que les nuages de points représentant les extraits d'ampoule rectale aux concentrations $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₅) et $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₁₀) sont concentrés et se chevauchent fortement. Le nuage de points représentant l'extrait d'ampoule rectale à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₂₀) est isolé des autres et plus étalé. Ceci traduit une différence comportementale des ouvrières vis à vis de l'extrait le plus concentré uniquement, ainsi qu'une variation individuelle de leur comportement lorsqu'elles suivent cette piste.

♦ Glande à poison

Aucune différence comportementale dans le suivi de piste n'a pu être mise en évidence avec les extraits de concentration différente, même si le nombre moyen d'arcs suivis augmente légèrement entre les extraits de glande à Poison aux concentrations $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₅ ; $\mu = 2,3 \pm 2,0$) et $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₁₀ ; $\mu = 4,2 \pm 3,0$). Les extraits à base de glande à poison ne donnent avec le Contrôle et le Pentane aucune différence du nombre moyen d'arcs suivis significative. Toutefois, le nombre moyen d'arcs suivis consécutivement observé avec l'extrait de glande à Poison à la concentration $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₁₀) est significativement supérieur au nombre moyen d'arcs suivis consécutivement observé durant les tests Contrôle et Pentane (μ GP C₁₀ vs μ C ; $p < 10^{-4}$; μ GP C₁₀ vs μ P ; $p < 10^{-3}$).

Les nuages de points représentant les résultats obtenus pour les différentes concentrations d'extrait de glande à poison sont tous superposés, même si trois valeurs tirent le nuage de points représentant l'extrait de glande à Poison à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₂₀) perpendiculairement aux deux autres.

♦ Glande de Dufour

Les moyennes représentatives du nombre moyen d'arcs suivis et du nombre moyen d'arcs suivis consécutivement avec les différentes concentrations de glande de Dufour ne diffèrent ni entre elles, ni avec le Contrôle, ni avec le Pentane, à l'exception de l'extrait de Glande de Dufour à la concentration $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GD C₅), qui donne pour le nombre moyen d'arcs suivis consécutivement des résultats supérieurs au Pentane (μ GD C₅ = $3,4 \pm 2,8$ vs μ P ; $p = 0,009$).

Les nuages de points représentatifs des résultats obtenus pour les différentes concentrations de la glande de Dufour se chevauchent totalement, bien que le nuage de points représentant l'extrait de Glande de Dufour à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GD C₂₀) soit orienté perpendiculairement aux autres.

Glande		P	AR				GP			GD		
	Concentration	C0	C5	C10	C20	C5	C10	C20	C5	C10	C20	
Témoin	C0 (1,8 ± 1,6)*	NS	NS	NS	<10 ⁻⁴	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
Pentane	C0 (1,0 ± 2,0)	-	NS	NS	<10 ⁻⁴	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
AR	C5 (7,0 ± 5,3)		-	NS	<10 ⁻⁴	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
	C10 (8,4 ± 6,9)			-	<10 ⁻⁴	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
	C20 (54,3 ± 26,9)				-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	
GP	C5 (5,9 ± 5,9)					-	NS	NS	NS	NS	NS	
	C10 (9,8 ± 10,0)						-	NS	NS	NS	NS	
	C20 (11,2 ± 11,2)							-	NS	NS	NS	
GD	C5 (6,1 ± 4,4)								-	NS	NS	
	C10 (5,5 ± 3,8)									-	NS	
	C20 (6,6 ± 8,1)										-	

Tableau 2.11 : Analyse statistique du nombre moyen d'arcs suivis en fonction des différentes glandes à différentes concentrations. Les valeurs de p sont déterminées par le test de Newman-Keuls. NS : Non Significatif au seuil 0,01. *: les chiffres entre parenthèses représentent les moyennes et écarts-type.

Glande		P	AR				GP			GD		
	Concentration	C0	C5	C10	C20	C5	C10	C20	C5	C10	C20	
Témoïn	C0 (1,2 ± 1,5)*	NS	NS	NS	<10 ⁻⁴	NS	<10 ⁻³	NS	NS	NS	NS	
Pentane	C0 (0,5 ± 1,0)	-	0,009	NS	<10 ⁻⁴	NS	<10 ⁻⁴	NS	0,009	NS	NS	
AR	C5 (3,2 ± 2,3)		-	NS	<10 ⁻⁴	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
	C10 (2,8 ± 1,5)			-	<10 ⁻⁴	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
	C20 (11,2 ± 3,7)				-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	
GP	C5 (2,3 ± 2,0)					-	NS	NS	NS	NS	NS	
	C10 (4,2 ± 3,0)						-	NS	NS	NS	NS	
	C20 (2,8 ± 1,8)							-	NS	NS	NS	
GD	C5 (3,4 ± 2,8)								-	NS	NS	
	C10 (2,6 ± 1,7)									-	NS	
	C20 (2,4 ± 1,9)										-	

Tableau 2.12 : Analyse statistique du nombre moyen d'arcs suivis sans interruption en fonction des différentes glandes à différentes concentrations. Les valeurs de p sont déterminées par le test de Newman-Keuls. NS : Non Significatif au seuil 0,01. *: les chiffres entre parenthèses représentent les moyennes et écarts-type.

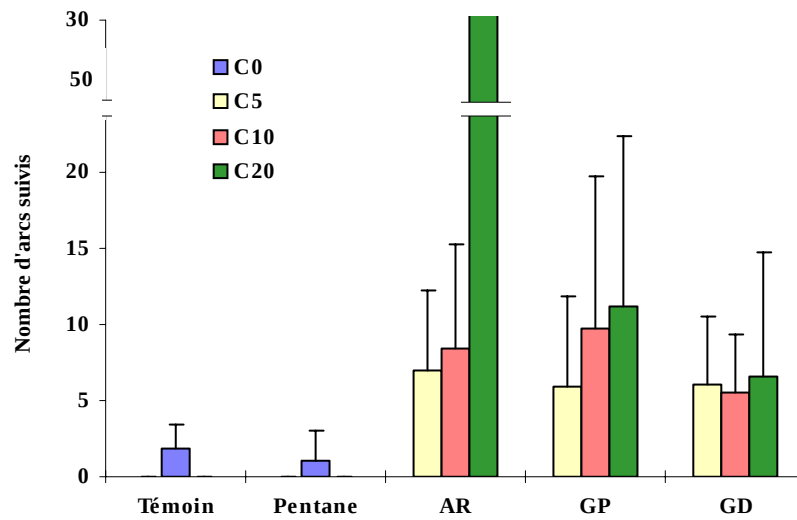


Figure 2.34 : Nombre moyen d'arcs suivis en fonction du type de glande et de la concentration de l'extrait utilisé

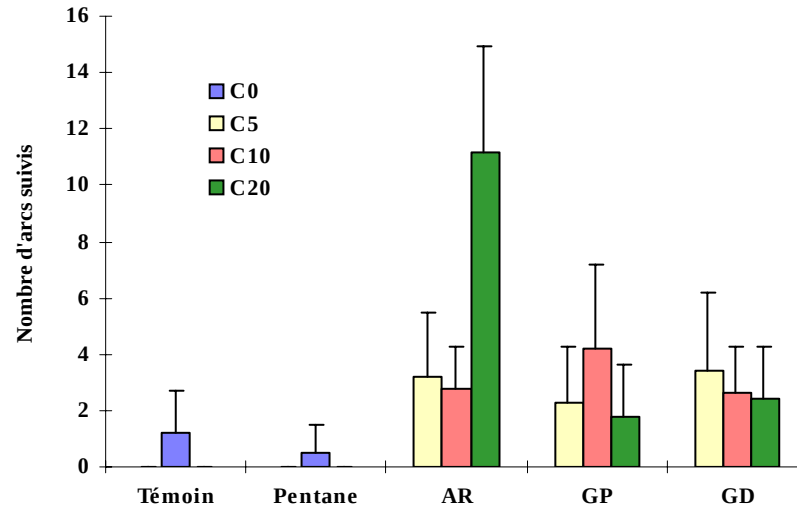


Figure 2.35 : Nombre moyen d'arcs suivis consécutivement en fonction du type de glande et de la concentration de l'extrait utilisé

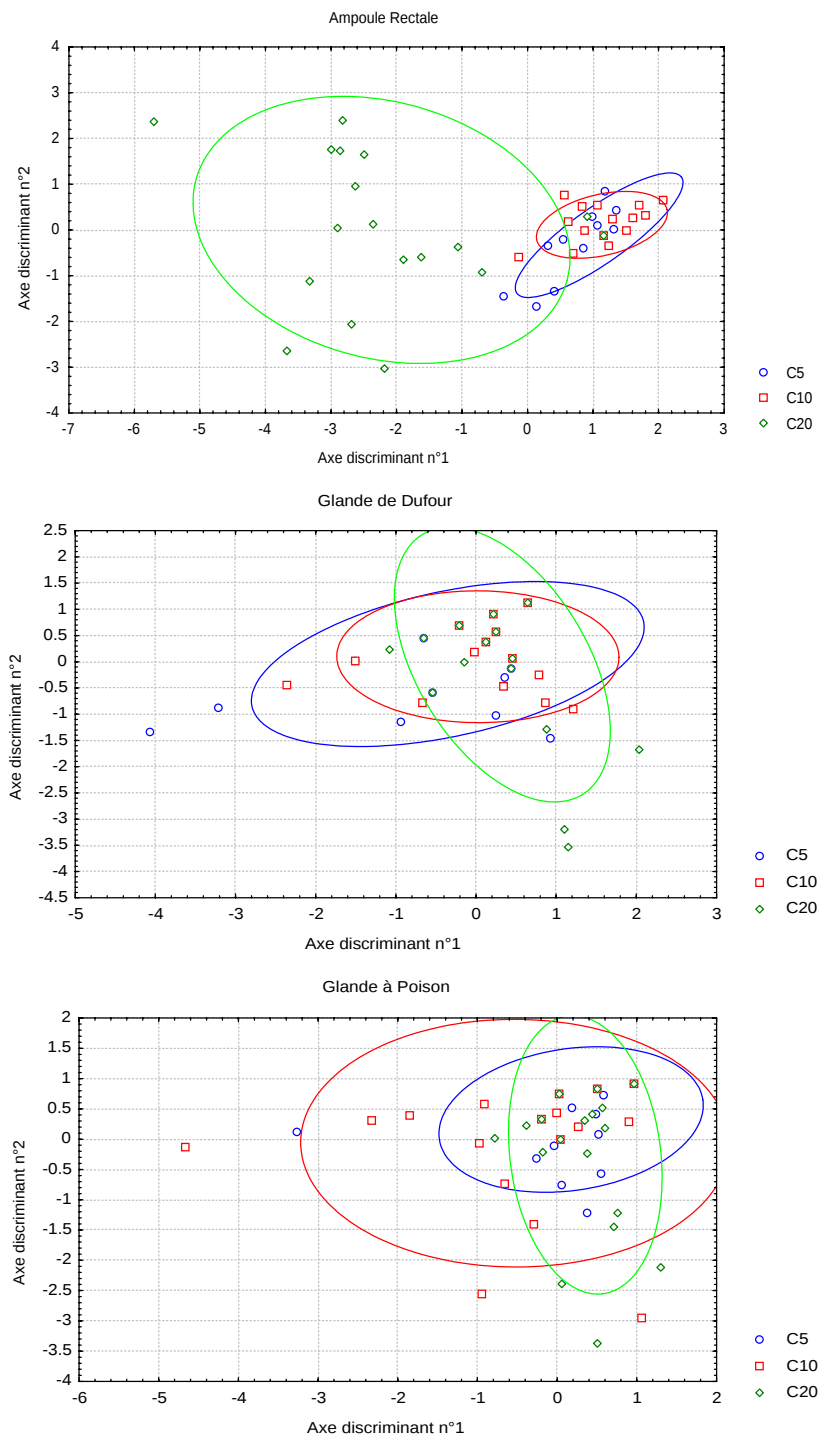


Figure 2.36 : Effet de la concentration de l'extrait sur le suivi de piste chez *P. laboriosa* (Nbre d'arcs et d'arcs consécutifs suivis)

Analyse de l'effet de la concentration entre les différentes glandes

Les seules différences observées dans le suivi de piste sont celles obtenues entre l'extrait d'ampoule rectale à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₂₀) et tous les autres extraits glandulaires ($p < 10^{-4}$) (Figure 2.37).

♦ **Comparaison Ampoule Rectale-Glande de Dufour**

Les nuages de points des extraits d'ampoule rectale aux concentrations $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₅) et $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₁₀) et de glande de Dufour aux concentrations $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GD C₅), $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GD C₁₀) et $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GD C₂₀) sont fortement concentrés. L'extrait d'ampoule rectale à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₂₀) est nettement individualisé des autres et ses points plus étalés. Il a donc un effet différent sur le comportement de suivi de piste des ouvrières de *P. laboriosa*.

♦ **Comparaison Ampoule Rectale-Glande à Poison**

On observe le même type de répartition des nuages de points que pour la comparaison AR-GP ; l'extrait d'ampoule rectale à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₂₀) est nettement individualisé et étalé. Les autres extraits sont regroupés et leurs points concentrés.

♦ **Comparaison Glande de Dufour-Glande à Poison**

Les nuages de points se chevauchent tous et sont étalés. Les extraits de glande de Dufour et de glande à poison provoquent un effet semblable sur le comportement de suivi de piste des ouvrières. L'extrait de glande à Poison à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₂₀) est cependant orienté selon un axe perpendiculaire aux autres.

2.5.2.3 DISCUSSION

Les différences observées dans le suivi consécutif d'arcs entre le pentane et les extraits d'ampoule rectale et de glande de Dufour à la concentration $3,1 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₅ et GD C₅) sont très proches du seuil de significativité de 0,01 et résident dans la très faible quantité d'arcs suivis consécutivement avec le pentane. Elles sont d'autant plus négligeables qu'elles ne témoignent en aucune façon d'une quelconque différence comportementale des ouvrières sur les pistes.

Plus la concentration des extraits d'ampoule rectale est élevée, plus le nombre d'arcs suivis est important ; cependant, seul l'extrait d'ampoule rectale à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₂₀) engendre un réel suivi de piste ; les ouvrières testées dans ces conditions sont les seules à balayer la piste avec leurs antennes et à se déplacer lentement et régulièrement. On observe parallèlement moins de toilettages que pour les autres extraits, qui ne sont probablement pas assez concentrés pour que les ouvrières suivent un moment la piste sans la perdre.

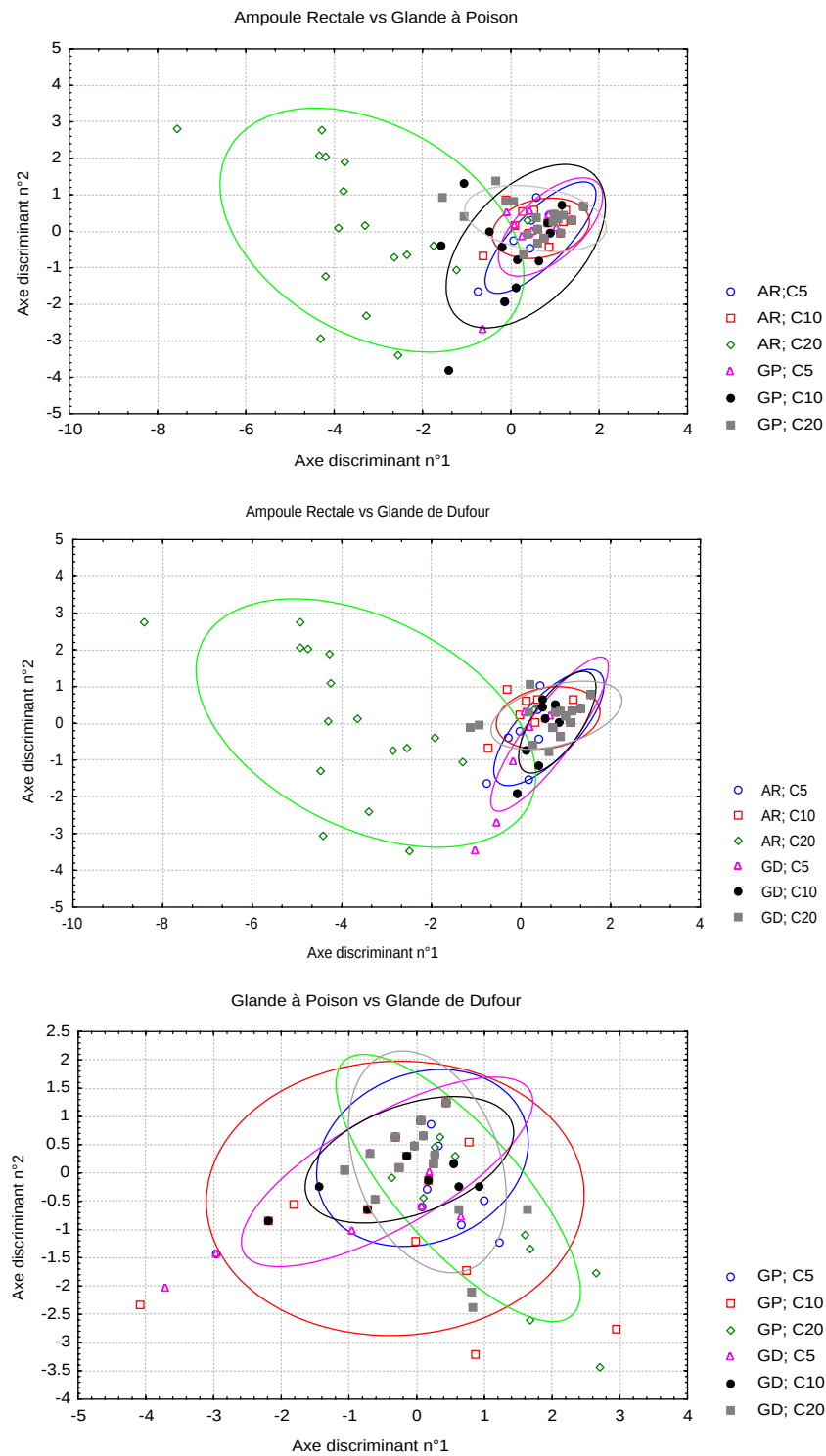


Figure 2.37 : Effet du type de glande sur le suivi de piste chez *P. laboriosa* (Nbre d'arcs et d'arcs suivis) en fonction de la concentration

Avec les extraits de glande à poison, les ouvrières sont plus actives, plus excitées. Elles louvoient de part et d'autre de la piste, en levant les antennes à hauteur de la tête ; ce comportement est dû à la volatilité de l'acide formique, principal produit sécrété par la glande à poison des formicines (Hefetz et Orion, 1982). On observe une augmentation générale du suivi de piste en fonction de la concentration de l'extrait ; toutefois, la différence d'arcs suivis consécutivement, observée entre l'extrait de glande à Poison à la concentration $6,3 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GD C₁₀) et les tests Contrôle et Pentane, montre que les fourmis ont tendance à suivre la piste sur une plus grande distance en présence d'extrait de glande à poison. En revanche, l'absence de différence constatée entre les groupes contrôle et l'extrait de glande à Poison à la concentration $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₂₀) s'explique par l'accentuation de l'excitation et du louvoiement des ouvrières, qui perdent plus rapidement la piste.

La glande de Dufour ne semble avoir quant à elle aucun effet sur le comportement de suivi de piste des ouvrières de *P. laboriosa*.

Cette étude confirme bien le rôle de l'ampoule rectale dans l'orientation individuelle des ouvrières par rapport à une piste de fourragement. L'efficacité de cet extrait se traduit au niveau individuel par un suivi de piste prononcé, même si toutes les fourmis testées avec cet extrait ont perdu la piste à plusieurs reprises. Il semble étonnant qu'aucun extrait de concentration inférieure n'ait engendré de suivi de piste significatif. En fait, ces concentrations sont de même ordre de grandeur que celles utilisées en début de fourragement. En milieu naturel, les ouvrières ont alors beaucoup de mal à suivre une piste qu'elles découvrent pour la première fois. Elles procèdent par essai-échec le long de la piste, en essayant tous les chemins possibles de part et d'autre de la direction de déplacement de la recruteuse ; elles s'aident ainsi au fur et à mesure de repères visuels qu'elles mémorisent et qui leur permettront par la suite d'être fidèles à la piste qu'elles ont empruntée.

Chez les formicines, la glande à poison et la glande de Dufour interviennent surtout dans les mécanismes d'alarme. Les produits de la glande de Dufour servent probablement d'agent vecteur de dilution de l'acide formique, l'empêchant de se volatiliser trop rapidement (Régner et Wilson, 1968).

Chez *P. laboriosa*, la glande à poison n'intervient pas directement dans l'orientation des ouvrières sur une piste. Néanmoins, nous avons pu observer dans ce contexte une excitation particulière des fourmis, qui laisse penser que cette glande pourrait avoir un effet de stimulation plus que d'orientation sur les ouvrières au cours du fourragement. En fait, elle pourrait jouer un rôle dans l'activation des ouvrières à l'intérieur du nid, lorsque la recruteuse tente de motiver ses congénères par l'intermédiaire d'un comportement d'invitation.

L'effet relativement faible des différents extraits testés au cours de cette étude contraste avec les résultats obtenus au cours des expériences précédentes, dans lesquelles nous avons observé qu'un extrait d'ampoule rectale à la concentration de $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (AR C₂₀) était beaucoup plus effi-

cace qu'une piste naturelle, et que les fourmis réagissaient très bien avec un extrait de glande à Poisson à la concentration de $12,5 \cdot 10^{-3}$ glande/cm (GP C₂₀). Cette différence d'efficacité peut s'expliquer par la différence de contexte dans lequel les expériences se sont déroulées. En effet, nous avons précédemment testé des colonies entières au cours d'un fourragement, dans un contexte de choix entre deux pistes physiquement définies par les branches du pont. Le choix des ouvrières pouvait être guidé par le comportement de leurs congénères, ainsi que par les limites physiques des pistes. Une source de nourriture jouait de surcroît le rôle de stimulus renforçateur. Le seuil de réactivité des individus était alors suffisamment faible pour obtenir une bonne réponse comportementale. Durant ce travail, une seule ouvrière a été testée à la fois, sur un terrain plan inconnu ne présentant aucune aspérité pouvant servir de repère visuel proche propre à l'orienter, en absence de tout stimulus renforçateur. Le seuil de réactivité des ouvrières était donc probablement beaucoup plus élevé, ce qui a vraisemblablement diminué l'efficacité de tous les extraits, notamment des extraits de glande à poison.

Quoi qu'il en soit, si notre étude a confirmé le rôle de l'ampoule rectale dans le système de fourragement collectif des ouvrières de *P. laboriosa*, et laissé supposer l'implication de la glande à poison dans le processus de recrutement, il ne faut cependant pas négliger l'éventuelle existence d'une synergie d'action entre les différentes glandes, qui mélangées pourraient agir à des concentrations plus faibles, tout en étant plus efficaces. Une telle synergie existe par exemple entre l'ampoule rectale et la glande à poison chez *Camponotus socius* et *C. Pennsylvanicus*, mais aussi entre l'ampoule rectale et la glande cloacale chez *C. ephippium* (Hölldobler, 1971b, 1982 ; Traniello, 1977).

2.5.3 RÔLE DU MARQUAGE DANS LA STIMULATION DES OUVRIÈRES

Lors de nos observations, nous avons constaté que les ouvrières traversaient le pont beaucoup plus rapidement au cours du fourragement que lors de l'exploration. Nous avons alors pensé que la piste pouvait avoir un rôle stimulant sur le déplacement des fourrageuses. La mesure de la vitesse de déplacement des ouvrières nous a donc semblé être un bon critère de détermination de l'état de motivation de l'individu.

2.5.3.1 MATÉRIEL ET MÉTHODES

♦ Matériel biologique.

Les tests sont réalisés sur trois colonies sans reine, d'effectif supérieur à 300 ouvrières, présentant du couvain ainsi que des sexués. Les colonies sont élevées dans les conditions de température et d'humidité du laboratoire.

♦ Dispositif et protocole expérimental.

Dans une série d'expériences reprenant le protocole général défini au début du chapitre (Figure 2.1), nous avons émis les hypothèses suivantes :

- une exploratrice parcourt un territoire familier plus vite qu'un territoire inconnu.
- une fourrageuse est plus rapide lorsqu'elle est stimulée par un marquage de piste, même lorsqu'elle ne fourrage plus.

Les conditions expérimentales sont les suivantes :

- E1 : le papier recouvrant le pont et l'arène mB sont vierges.
- E2 : le papier est celui déjà utilisé le jour précédent.
- E3 : une source de nourriture (pomme-miel-nectar) est introduite dans l'arène mB ½ heure avant le début de l'expérience pour laisser le temps aux recruteuses de marquer suffisamment la piste.
- E4 : le fourragement est terminé ; la piste est celle de la veille.

Chaque expérience dure ½ heure. Les fourmis sont filmées à l'aide d'un caméscope placé au dessus du pont. On mesure ultérieurement le temps que met chaque individu à parcourir une distance de 15 cm entre deux points bien définis au milieu du pont.

♦ Tests statistiques

L'homogénéité des résultats obtenus avec les trois colonies, ainsi que leur variabilité d'une condition expérimentale à l'autre, sont testées à l'aide d'un test d'analyse de variance.

2.5.3.2 RESULTATS

Les temps de parcours sont répartis autour d'une moyenne variant de $2,68 \pm 1,09$ à $4,21 \pm 2,39$ sec pour 15 cm selon l'expérience (Fig. 2.38 à 2.41), soit une vitesse comprise entre 3,6 et 5,6 cm par sec. Les résultats obtenus avec les trois colonies étant homogènes selon les conditions expérimentales, nous avons raisonné comme si nous avions une seule colonie testée. Les différences observées entre les expériences sont toutes significatives au seuil 0,05, à l'exception de la différence entre E1 et E4 (Tableau 2.).

- E1 (Figure 2.38) : la distribution des temps de parcours autour de la moyenne est assez large ; les comportements sont très hétérogènes. En effet, certaines exploratrices se déplacent en louvoyant d'un bord à l'autre du pont. Leurs antennes sont tendues en avant, et elles s'arrêtent fréquemment en penchant la tête dans le vide. D'autres ouvrières stoppent au milieu du pont et se toilettent longuement. 11 ouvrières ont ainsi parcouru les 15 centimètres du pont en plus de 10 secondes, la plus lente ayant mis 21,25 secondes.

- E2 (Figure 2.39) : la moyenne de E2 est inférieure à celle de E1 : les fourmis explorent le milieu plus rapidement. Il semblerait que les exploratrices se soient familiarisées avec le terrain, soit par reconnaissance visuelle, soit par marquage territorial. Seuls trois temps supérieurs à 10 secondes ont été enregistrés, le plus élevé étant de 12,57 secondes.

- E3 (Figure 2.40) : la moyenne de E3 est plus faible et la distribution des temps de parcours autour de celle-ci plus étroite. Les fourrageuses se déplacent plus vite, en ligne droite et s'arrêtent moins. Les temps de parcours sont tous inférieurs à 10 secondes, le plus élevé étant de 9,32 secondes. Les recruteuses sont aussi très rapides, bien qu'elles marquent un temps d'arrêt quand leur abdomen entre en contact avec le substrat.

- E4 (Figure 2.41) : aucune différence ne peut être mise en évidence entre E4 et E1 : les ouvrières présentes se déplacent lentement en louvoyant sur le pont. 9 temps supérieurs à 10 secondes ont été enregistrés, dont le plus important s'élève à 16,07 secondes. La piste de la veille ne semble pas avoir d'influence sur la célérité des fourmis.

Comparaison des moyennes par un test de Newman-Keuls				
	E1	E2	E3	E4
N	316	452	390	289
Moyenne $\pm$ Err.std (sec)	4,21 $\pm$ 0,13	3,48 $\pm$ 0,09	2,68 $\pm$ 0,06	4,05 $\pm$ 0,13
E1	-	$p < 10^{-4}$	$p < 10^{-5}$	N.S.
E2		-	$p < 10^{-5}$	$p < 10^{-4}$
E3			-	$p < 10^{-4}$

Tableau 2.13 : Analyse statistique des mesures de temps de parcours observés lors des expériences E1, E2, E3 et E4.

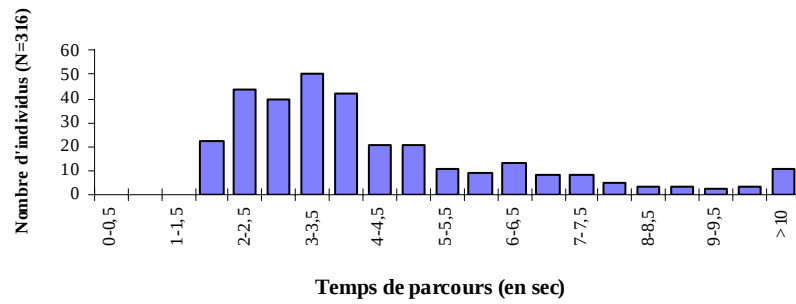


Figure 2.38 : Distribution des temps de parcours réalisés par les ouvrières lors de l'exploration en milieu inconnu (E1) (moyenne : 4,21 +/- 2,39 sec)

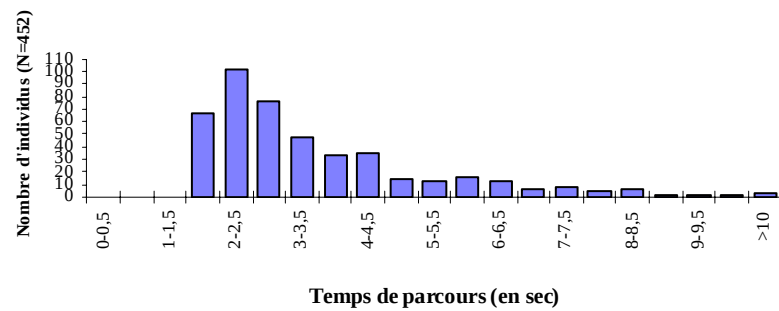


Figure 2.39 : Distribution des temps de parcours réalisés par les ouvrières lors de l'exploration en milieu familier (E2) (moyenne : 3,48 +/- 1,82 sec)

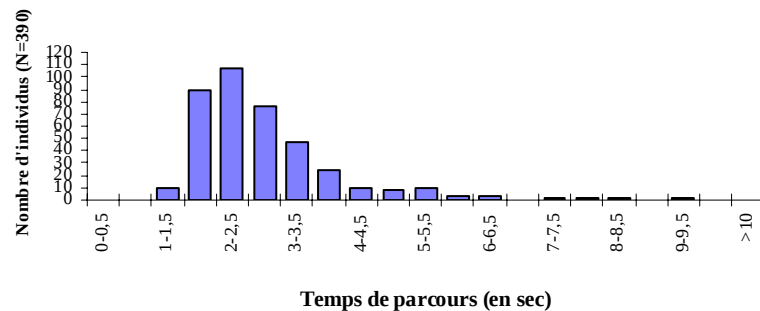


Figure 2.40 : Distribution des temps de parcours réalisés par les ouvrières lors du fourragement (E3) (moyenne : 2,68 +/- 1,09 sec)

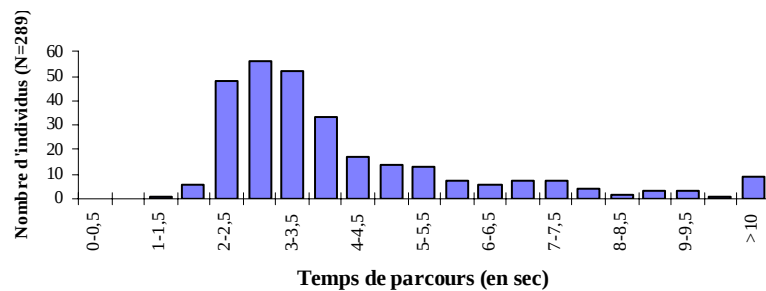


Figure 2.41 : Distribution des temps de parcours réalisés par les ouvrières après le fourragement (E4) (moyenne : 4,05 +/- 2,27 sec)

2.5.4 DISCUSSION

L'analyse des résultats montre sans conteste que les ouvrières sont plus rapides lorsqu'elles fourragent. Il existe donc bien un élément qui les stimule pendant le fourragement et qui disparaît par la suite. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées quant à la nature du stimulus :

- la piste laissée par les marqueuses est constituée de deux parties, l'une volatile stimulant activement les fourrageuses, l'autre persistante les orientant vers la source de nourriture. Seule cette dernière serait encore présente le lendemain du fourragement. Ceci peut laisser supposer l'intervention d'une ou plusieurs glandes dans le marquage.

- la piste n'a qu'un rôle d'orientation des fourrageuses, la stimulation étant provoquée par un autre item comportemental à l'intérieur du nid. La diminution du temps de parcours en E3 s'expliquerait par l'existence de cet état de stimulation entretenu par la présence de congénères sur la piste ; E4 montrerait alors la nécessité de la stimulation pour amorcer un recrutement.

La dernière hypothèse semble la plus probable, car *P. laboriosa* pratique en milieu naturel un recrutement de groupe sans leader qui implique peu d'ouvrières et que la vitesse de la fourrageuse s'accroît aussi lorsqu'elle exploite un site en solitaire. Dans les deux cas, les congénères sont généralement trop éloignées pour être influencées par la fourrageuse. Dans les conditions de laboratoire, la densité importante des fourmis affamées sur le pont implique de très nombreux contacts antennaires entre les nouvelles recrutées et les fourrageuses qui repartent au nid. L'état de motivation de chaque fourrageuse, en rapport avec son état physiologique (gastre rempli ou non) et celui de la colonie, doit aussi être pris en compte pour expliquer cette augmentation de la célérité des fourrageuses. Mais ceci n'empêche toutefois pas l'éventuelle intervention d'une deuxième glande dans le mécanisme de recrutement, notamment la glande à poison, qui augmenterait l'état de motivation des ouvrières dans le nid et les rendrait plus réceptives à la sollicitation des recruteuses.

Les expériences E1 et E2 semblent bien montrer l'existence d'une discrimination entre un territoire inconnu et un territoire familier. Elle peut se faire soit par marquage chimique, soit par repérage visuel. Dans un cas comme dans l'autre, la connaissance du milieu permet à l'animal de se déplacer plus rapidement.

2.6 DISCUSSION GENERALE DU CHAPITRE 2

Chaque espèce utilise un ou plusieurs types de recrutement adaptés à une exploitation optimale du milieu environnant (revues dans Lenoir et Jaisson, 1982; Passera, 1984). Les études réalisées sur le terrain ont montré que les ouvrières de *P. laboriosa* exploitent individuellement les nectaires extrafloraux ou le miellat des pucerons. De plus, d'autres observations ont montré qu'un certain nombre d'ouvrières se déplacent lentement sur le feuillage en broutant la surface des feuilles ; généralement, elles récupèrent ainsi le miellat tombé sur les feuilles situées en dessous d'un élevage d'Homoptères ; mais elles agissent aussi de la sorte en l'absence de toute substance sucrée aux alentours ; nous avons supposé qu'elles récupéraient des algues épiphylls pour s'en nourrir. L'observation microscopique du jabot a mis en évidence la présence de structures celluloses, de bactéries et de ciliés, mais nous n'avons pas encore trouvé de milieu de culture adéquat pour les identifier. Les ouvrières de *P. laboriosa* agissent aussi de manière isolée lorsqu'elles sont confrontées à de petites proies de 10 à 22 mm (Dejean et coll., 1994b). Nous avons pu observer le même phénomène sur les colonies élevées en laboratoire. Lorsque la colonie n'est pas à jeun, seules quelques ouvrières viennent s'approvisionner sur la source de nourriture. En revanche, quand la colonie est affamée et que la source est importante, la stratégie de fourragement change; on passe alors d'un fourragement solitaire à un fourragement par recrutement chimique. De même, un recrutement a lieu lorsque l'ouvrière capture une grosse proie (27 à 35 mm) qu'elle ne peut transporter toute seule. L'utilisation d'un tel mode de fourragement chez cette espèce confirme l'hypothèse selon laquelle « les grosses colonies à petites ouvrières emploient des systèmes de recrutement de masse, tandis que les petites colonies à grosses ouvrières utilisent le fourragement individuel » (Jaffé et Deneubourg, 1992).

La compétition entre l'orientation individuelle (visuelle) et collective (chimique) a été décrite chez certaines espèces du genre *Pogonomyrmex* (Hölldobler, 1971a ; 1976 ; Bernstein, 1975), *Camponotus* (Hölldobler et coll., 1974), *Formica* (Möglich et Hölldobler, 1975 ; Rosengren, 1977a, b ; Fourcassié et Beugnon, 1988) et *Lasius* (Traniello, 1989 ; Quinet et Pasteels, 1996). De même, chez *P. laboriosa*, le choix de la stratégie alimentaire est basé sur l'utilisation de ces deux modes d'orientation. Ainsi, les comportements locomoteurs et exploratoires développés par cette espèce répondent aux règles de navigation définies chez *Serrastruma lujae* par Dejean et Benhamou (1993): (1) un trajet aller le plus court et le plus rapide possible afin de minimiser les coûts de déplacement, (2) sur la zone de récolte, un trajet erratique centré visant à optimiser la découverte éventuelle d'autres sources (le temps passé à explorer étant directement lié à la densité des sources

alimentaires) et (3) un retour le plus direct possible, optimisé dans le cas présent par des processus de mémorisation visuelle et de renforcement par marquage chimique. De plus, l'intensité du marquage de piste de *P. laboriosa* est modulée par l'expérience acquise au cours des visites successives de la source. La modulation de ce comportement a été démontrée chez de nombreuses espèces appartenant à des genres variés, qu'il soit lié à la taille de la source (Hangartner, 1969a : *Solenopsis geminata* ; Crawford et Rissing, 1983 : *Formica oreas* ; Breed et coll., 1987, 1996a, b : *Paraponera clavata*), à sa nature (Rockwood, 1976 : *Atta* spp.), ou à sa concentration (Fowler, 1987 : *Tetramorium caespitum* ; Beekers et coll., 1992, 1993 : *Lasius niger* ; Verhaeghe et coll., 1992 : *Tapinoma erraticum* ; de Biseau et coll., 1992 : *Myrmica sabuleti* ; Roces, 1990, 1994 : *Acromyrmex lundii*) ou à la densité des ressources disponibles (Bernstein, 1975 ; Dejean, 1991) et semble être une constante dans leur capacité d'adaptation de leur stratégie de récolte.

Selon la théorie du « fourragement optimal », la sélection naturelle favoriserait les comportements, tant individuels que sociaux, qui augmentent le bénéfice énergétique de l'approvisionnement (Krebs et coll., 1978 ; Oster et Wilson, 1978). D'après Fresneau (1994), cette théorie définit à la fois les contraintes et les règles minimales des choix alimentaires et des comportements individuels et collectifs, permettant d'optimiser l'exploitation du milieu du point de vue énergétique. L'optimisation du fourragement peut ainsi se traduire par la faculté des fourmis à modifier leur comportement, voire même à modifier totalement leur stratégie de récolte (Bernstein, 1975). *Messor barbara* montre par exemple une grande flexibilité comportementale permettant l'exploitation simultanée de plusieurs sites ainsi que le déplacement rapide des activités de récolte en fonction des conditions environnementales (Beekers, 1993). Chez *Myrmica sabuleti*, la proportion de recruteuses et le nombre de recrutées sont directement corrélées à la nature de la source alimentaire (de Biseau et Pasteels, 1994). *Ectatomma ruidum* manifeste quant à elle une flexibilité comportementale tant au niveau individuel (richesse du répertoire comportemental, capacités d'apprentissage) que collectif (stratégies prédatrices collectives, régulations sociales) (Schatz et coll., 1996a, b). Cette flexibilité comportementale se retrouve aussi au niveau individuel et collectif chez *P. laboriosa*. C'est en fait la première ouvrière qui va déterminer le choix de la meilleure stratégie, en fonction de l'expérience acquise au cours des premiers trajets. Les règles de navigation citées plus haut, aussi bien que le comportement de marquage de piste, sont simplement modulés selon le type de fourragement utilisé. Le choix de la bonne stratégie nécessite une évaluation préalable de la source, qui se fait probablement par l'intégration des informations enregistrées lors des deux premières visites : (1) lors des processus exploratoires (cercles, trajets erratiques), grâce à une mémoire à court terme dite volatile (Aron et coll. 1988 ; Campan et Beugnon, 1989), et (2) lors des prises alimentaires (facteurs internes tels que capteurs de tension renseignant l'individu sur son état

physiologique et sur la nature de la source).

Notre étude a montré qu'une source de 125µl semble suffisante pour déclencher un recrutement de groupe; en deçà, le fourragement reste solitaire, même si un marquage chimique intervient dès la découverte d'une source de 25µl. Cette dernière semble constituer la charnière de décision au niveau de laquelle les deux stratégies s'affrontent.

La spécialisation des fourrageuses a déjà été décrite chez bien des espèces. Elle se caractérise par une préférence alimentaire (*Pogonomyrmex barbatus* ; Gordon, 1986 ; *Formica schauffussi* ; Fourcassié et Traniello, 1994 ; *Ectatomma ruidum* ; Corbara, 1991 ; Schatz, 1996b), spatiale (*Neoponera apicalis* ; Lachaud et coll., 1984 ; *Pachycondyla apicalis*; Fresneau, 1985 ; 1994), temporelle (fourrageuses de nuit différentes des fourrageuses de jour chez *Camponotus gigas* ; Orr et Charles, 1994), ou encore comportementale (existence d'ouvrières navettes ; Oster et Wilson, 1978). Chez *P. laboriosa*, Dejean et coll. (1994b) ont montré que des ouvrières étaient spécialisées dans la capture des proies, tandis que d'autres intervenaient dans le découpage des grosses proies. Mercier et coll. (soumis) ont observé certaines ouvrières spécialisées dans la défense des proies découpées contre des ouvrières d'autres espèces. Lors de l'exploitation de sources sucrées, certaines ouvrières recruterait, d'autres collecteraient et transporteraient la nourriture jusqu'au nid, d'autres enfin assureraient la liaison entre le nid et les calies soeurs.

Les glandes associées à l'ampoule rectale des Formicidae présentent une diversité de forme, de nombre et de localisation selon la sous-famille de l'espèce (Caetano, 1990). Chez *P. laboriosa* comme chez les Formicinae en général, elles forment six amas glandulaires circulaires et blanchâtres, accrochées à la paroi du tractus et réparties deux par deux dans la partie antérieure, médiane et postérieure de l'ampoule rectale. Elles jouent un rôle important dans l'excrétion et la rétention d'eau. Blum et Wilson (1964) ont suggéré que la principale glande à l'origine de la piste chez les Formicinae était l'ampoule rectale. En fait, ceci s'est avéré exact pour la presque totalité des formicines étudiées jusqu'à présent (Hölldobler et Wilson, 1990). Seule *Oecophylla longinoda* fait exception ; elle possède en effet une glande spécifique (la glande rectale), ainsi que des glandes sternales, qui interviennent dans cinq systèmes de recrutement différents (Hölldobler et Wilson, 1978). La glande rectale joue un rôle dans l'orientation des ouvrières, en association avec des mouvements saccadés du corps et des antennes. Certaines espèces se servent toutefois d'autres glandes en synergie avec l'ampoule rectale. C'est le cas de *Camponotus socius* et *C. pennsylvanicus* pour lesquelles la stimulation des ouvrières est assurée par l'association avec la glande à poison (Hölldobler, 1971b ; Traniello, 1977). De même, chez *C. ephippium*, ce rôle est attribué à la glande cloacale (Hölldobler, 1982d). Chez *P. laboriosa*, l'ampoule rectale semble être aussi la composante principale d'orientation de la piste. Mais s'il est sûr que l'origine du marquage n'est pas le contenu même de

l'ampoule rectale (elles ont été préalablement vidées), on n'a toujours pas localisé la zone précise de sécrétion de la(des) phéromone(s) de piste. La sécrétion pourrait être assurée soit (1) par les amas glandulaires eux-mêmes, soit (2) par des cellules présentes de manière diffuse dans la paroi même de l'ampoule rectale.

La stimulation des fourrageuses est assurée par un comportement d'invitation de la part de la recruteuse, à l'intérieur du nid et aux abords de la piste ; il est peut-être renforcé par la glande à poison. Chez les Formicinae, on a longtemps considéré que la glande à poison et la glande de Dufour jouaient un rôle commun dans l'établissement des processus d'alarme et relâchaient leurs produits en même temps en raison de l'absence de tout système anatomique de fermeture indépendant (Löfqvist, 1976). En fait, l'analyse chimique des productions de la glande de Dufour des formicines a montré une très grande variété de constituants, qui confèrent à la glande des fonctions diverses selon l'espèce considérée, comme l'alarme, le recrutement ou l'attraction sexuelle (Bergström et Löfqvist, 1970, 1973 ; Régnier et Wilson, 1971 ; Brophy et coll., 1973 ; Brown et Moore, 1979 ; Löfqvist et Bergström, 1980 ; Bagnères et coll., 1991a, b). Parallèlement, Billen (1982) a découvert chez *Formica sanguinea*, *F. fusca* et *Lasius fuliginosus*, un mécanisme musculaire d'ouverture du conduit de la glande de Dufour indépendant de la glande à poison, confirmant ainsi leur rôle distinct au sein d'un même mécanisme.

Hefetz et Orion (1982), ont suggéré la séparation du comportement d'alarme en deux composantes principales : l'agressivité, induite par l'acide formique, et l'attraction ou le recrutement, induits par la glande de Dufour. Chez les espèces pratiquant le recrutement de masse, la composante recrutement est prépondérante, alors qu'elle est peu développée chez celles qui fourragent en petit nombre. Ainsi, les espèces dont la méthode de fourragement implique la participation d'un petit nombre d'ouvrières sur une source (7% chez *P. laboriosa* en milieu naturel) semblent avoir en commun le fait de ne réagir que très faiblement aux sécrétions de la glande de Dufour (*C. sericeus* ; Hölldobler et coll., 1974 ; *Cataglyphis* sp. ; Harkness et Wehner, 1977). Dans le genre *Polyrhachis*, quelques études ont permis de connaître la composition variée des productions de la glande de Dufour (*P. lamellidens* ; Hayashi et Komae, 1980 ; *P.* sp ; Brophy et coll., 1982). Mais seules deux d'entre elles font état de l'effet de ces substances sur le comportement des ouvrières (*P. simplex* ; Hefetz et Lloyd, 1982 ; *P. ?doddi* ; Bellas et Hölldobler, 1985). Chez *P. simplex*, un mélange d'extrait de glande de Dufour et de glande à poison déclenche des réactions similaires à l'acide formique seul, mais ces réactions durent plus longtemps, laissant supposer une synergie d'action entre les deux glandes (Hefetz et Orion, 1982). Chez *P. ?doddi* comme chez *P. simplex*, les substances trouvées ne semblent pas déclencher de comportement d'alarme, mais auraient plutôt un rôle d'agent « mouillant » de l'acide formique (Régnier et Wilson, 1968). Ce pourrait être aussi le cas

pour *P. laboriosa*, chez laquelle nous n'avons décelé aucun effet de cette glande présentée seule dans un contexte de recrutement alimentaire ou de suivi de piste.

Le rôle de la glande à poison n'a quant à lui pas été confirmé par les tests de suivi de piste. Il est peu probable que cette glande participe au recrutement alimentaire en tant que phéromone de piste, car la totalité de la production de cette glande chez les Formicinae est constituée d'acide formique, substance très volatile (Hefetz et Orion, 1982). Malgré tout, elle pourrait jouer un rôle en synergie avec l'ampoule rectale sur la piste même (ce qui stimulerait les ouvrières à suivre même momentanément la recruteuse), ou intervenir au cours de la séquence d'invitation initiée par la recruteuse à l'intérieur du nid.

Les contraintes imposées par le milieu environnant impliquent une adaptation constante du comportement de fourragement des ouvrières de *P. laboriosa*. La structure de leur société et du milieu dans lequel elles évoluent nécessite que leur système d'exploitation des ressources ne soit pas uniquement basé sur un système de recrutement purement chimique. Le marquage de piste prend donc seulement le relais de l'orientation visuelle dès lors qu'il devient nécessaire de recruter des congénères pour exploiter une source. Il n'est pas utile que ce marquage soit intense et persistant, car son efficacité est sans doute renforcée par les axes physiques le long desquels il est déposé, ainsi que par la mémorisation du chemin et de l'emplacement de la source par les fourrageuses. Par ailleurs, la possibilité que la piste devienne physiquement impraticable implique qu'elle disparaisse à moyen terme si elle n'est pas entretenue périodiquement, pour éviter que les fourrageuses ne s'égarent dans une impasse. En cas de rupture de la piste, l'adaptation comportementale individuelle reprend alors toute son importance et provoque l'émergence de comportements de recherche et d'orientation basés sur l'établissement de repères visuels proximaux et distaux, visant à surmonter l'obstacle. C'est dans ce genre de situation que l'on voit les fourrageuses effectuer une recherche systématique autour de la source, et surmonter l'obstacle du vide en sautant. Une étude approfondie de cette adaptation du comportement individuel aux conditions environnementales fait l'objet du prochain chapitre.

4 ETUDE DE L'AGRESSIVITE INTRA- ET INTERSPECIFIQUE DE *POLYRHACHIS LABORIOSA* : EMERGENCE DE COMPORTEMENTS RITUALISES

4.1 INTRODUCTION

La compétition intraspécifique met en jeu de nombreux comportements agressifs dont l'intensité dépend de l'espèce considérée et des conditions de rencontre des belligérants (Retana et Cerdá, 1995). Le niveau d'agressivité général d'une espèce est fortement lié au système de fermeture sociale de la société, lui-même sous influence directe de facteurs internes (structure de la société, distance génétique, nombre de calies, nombre de reines, mode de fondation...) et externes (distance géographique, densité des populations). Hölldobler et Wilson (1977) considèrent que les espèces monogynes forment des sociétés très fermées du fait du très haut degré de parenté des congénères issues de la même société. Les sociétés polycaliques de l'espèce monogyne *Cataglyphis iberica* développent ainsi, indépendamment de leur proximité géographique, une très forte agressivité intercoloniale, qui pourrait résulter d'une divergence minime du profil d'hydrocarbures cuticulaires probablement à l'origine de l'odeur de chaque colonie (Dahbi et coll., 1996 ; Dahbi, 1997). Néanmoins, certaines espèces monogynes peuvent tout de même présenter un système de fermeture sociale relativement lâche. C'est le cas de *Cataglyphis cursor*, qui peut adopter des ouvrières issues d'une colonie étrangère si elles proviennent du même habitat (Nowbahari et Lenoir, 1984). Le mode de fondation par bouturage de cette espèce, qui implique une faible variabilité génétique entre colonies proches, expliquerait cette tolérance (Lenoir et coll., 1988). On constate toutefois une augmentation de l'agressivité intraspécifique en fonction de la distance séparant les colonies testées (Nowbahari et coll., 1990). Mais l'agressivité intraspécifique n'est pas forcément aussi forte chez toutes les espèces. Un certain nombre d'entre elles ont en effet mis en place un système de communication sophistiqué mettant en jeu toute une série de comportements ritualisés, dont la fonction essentielle est d'atteindre le même but final qu'une réelle agression (défense ou appropriation d'un territoire, exploitation exclusive d'une source alimentaire, compétition pour la ponte...), tout en minimisant le coût énergétique d'une telle opération (Hölldobler, 1971b ; De Vroey et Pasteels, 1978 ; Ettershank et Ettershank, 1982 ; Le Moli et Parmigiani, 1982 ; Carlin et Hölldobler, 1983 ; Yamaguchi, 1995 ; Monnin, 1997). Chez la fourmi pot de miel *Myrmecocystus mimicus*, on peut observer des combats entièrement ritualisés,

dans lesquels les vainqueurs sont ceux qui ont intimidé le plus efficacement l'adversaire, par leur nombre, leur position, et leurs postures particulières (Hölldobler, 1981a). Aucune blessure n'apparaît dans ce genre de combat, dont l'issue est pourtant lourde de conséquences pour la colonie vaincue. La reine est le plus souvent tuée, le couvain et les réserves de nourriture (des ouvrières jouent le rôle d'outres vivantes en emmagasinant du miellat dans leur abdomen) sont confisqués et incorporés dans la colonie victorieuse. La structure des sociétés de certaines fourmis sans reines s'établit sur la base d'une hiérarchie de dominance régulant la ponte. Elle se traduit chez *Harpegnathos saltator* par l'existence de tournois antennaires ritualisés entre ouvrières de même statut (Peeters, 1993). Chez *Dinoponera quadriceps*, l'ouvrière dominante de rang alpha encadre fréquemment la tête de l'ouvrière de rang inférieur beta à l'aide de ses antennes et l'empêche ainsi de bouger (Monnin, 1997). Hölldobler (1995) parle même de ritualisation chimique pour expliquer les modulations du marquage chimique en fonction de la source rencontrée, ou les réponses comportementales totalement différentes développées par deux espèces vis à vis d'un même produit.

Lors de la compétition interspécifique sur une source de nourriture permanente, chaque société de fourmi peut ajuster sa période de fourragement à celle de l'autre en optimisant son temps de récolte (Lévieux et Lenoir, 1985). L'une des antagonistes peut harceler constamment sa rivale et être à l'origine d'interactions comportementales plus spécifiques allant du recrutement chimique au vol de proies, en passant par l'obstruction des entrées du nid de la compétitrice (Lévieux, 1976b ; Hölldobler, 1982c, 1986 ; Gordon, 1988 ; Banks and Williams, 1989 ; Savolainen, 1991 ; de Biseau et coll., 1997). Parallèlement, l'espèce agressée est amenée à réduire ou déplacer son activité dans le temps ou dans l'espace, ou encore à modifier son régime alimentaire (Leston, 1970, 1973; Majer, 1976; Kugler, 1984; Fellers, 1987; Greenslade, 1987; Savolainen, 1991). Un équilibre, caractérisé par une réduction du temps de présence simultanée des antagonistes sur la source, peut aussi s'établir. Dans ce cas, chaque espèce fourrage sur la source permanente, mais moins longtemps que si elle était seule (Swain, 1977 ; Hölldobler, 1986). La ritualisation des comportements n'a jamais été observée dans un contexte de compétition interspécifique ; seules quelques observations d'échanges trophallactiques entre deux espèces différentes ont été réalisées en laboratoire (Bhatkar et Kloft ; 1977 ; Bhatkar, 1982 ; Kloft, 1983).

Les espèces arboricoles sont elles-mêmes réparties dans la canopée selon de véritables mosaïques. Cette organisation spatio-temporelle est régie, entre autre, par l'agressivité interspécifique dont certaines espèces, dites dominantes, font preuve en s'excluant mutuellement de leurs propres territoires, alors qu'elles tolèrent d'autres espèces peu agressives, dites dominantes (cf. Chapitre 5).

4.2 RESUME

Ce chapitre se présente sous la forme de trois publications qui sont jointes après la discussion, et que l'on peut résumer de la manière suivante :

La structure des sociétés de *P. laboriosa* est de type monogyne et polycalique (cf. Chapitre 1). Cette espèce devrait de ce fait montrer une forte agressivité intraspécifique. Nous nous sommes donc attachés à étudier son système de fermeture sociale, dans des situations de défense territoriale et de compétition alimentaire impliquant l'espèce seule. Ainsi, *P. laboriosa* montre une agressivité intraspécifique forte, qui aboutit généralement à la mort de l'intruse. Elle développe toutefois des comportements ritualisés dans des situations au cours desquelles le niveau d'agressivité est bas, de même que dans toutes les rencontres impliquant des reines fondatrices étrangères (cf. Article 1).

P. laboriosa est une espèce sub-dominante assez fréquente, qui ne montre pas beaucoup d'agressivité vis à vis des nombreuses espèces dont elle partage le biotope. Chacune d'entre elles exerce une pression différente sur l'exploitation générale des ressources du milieu. Nous avons donc tenté de voir de quelle manière *P. laboriosa* s'insérerait dans ces mécanismes d'exploitation en déterminant les principales caractéristiques de son comportement lorsqu'elle est mise en situation de compétition avec des espèces syntopiques.

P. laboriosa compense ainsi sa faible agressivité interspécifique en mettant en oeuvre des stratégies d'exploitation des ressources faisant appel à des comportements ritualisés interspécifiques. Ces comportements ont pour but d'intimider les espèces non-dominantes, mais aussi de détourner ou d'apaiser l'agressivité des espèces sub-dominantes et dominantes. En maintenant un niveau d'agressivité faible au cours de ces interactions, elle exploite les ressources du milieu tout en évitant de dépenser trop d'énergie dans la défense des sources alimentaires ou l'établissement de territoires exclusifs (cf. Chapitres 2 et 3).

Les travaux présentés dans ce chapitre montrent les stratégies développées par *P. laboriosa* lorsqu'elle est mise en situation de compétition alimentaire : (1) avec une autre espèce de même statut qu'elle (*Camponotus brutus*, espèce sub-dominante) (cf. Article 2) ; (2) avec deux autres espèces de statut différent (*Oecophylla longinoda*, espèce dominante; *Polyrhachis weissi*, espèce non-dominante) (cf. Article 3).

4.3 DISCUSSION GENERALE DU CHAPITRE 4

Comme les autres espèces monogynes, *P. laboriosa* est très agressive au niveau intraspécifique. En milieu naturel, la mort intervient dans la majorité des rencontres, soit à la suite de projections abondantes d'acide formique au cours de corps à corps entre deux individus, soit après l'écartèlement de l'intruse par plusieurs résidentes. Toutefois, les interactions avec des reines fondatrices étrangères s'expriment en totalité sous forme de comportements ritualisés. De même, des comportements ritualisés peu nombreux apparaissent ponctuellement dans certaines rencontres dyadiques en laboratoire.

En revanche, conformément à la loi de Gause, l'agressivité interspécifique de *P. laboriosa* est beaucoup moins forte que son agressivité intraspécifique (Hölldobler et Wilson, 1990). La faible agressivité dont cette espèce fait preuve vis à vis des autres espèces dans une situation de compétition interspécifique, lui confère le statut de sub-dominante et contribue à faciliter ses relations avec les espèces qui évoluent avec elle sur le même territoire (cf. Chapitre 5). Elle se maintient ainsi dans le milieu et exploite les ressources disponibles en réagissant de manière pondérée aux attaques ritualisées des autres espèces ; une succession de comportements ritualisés, de type intimidation-apaisement ou intimidation réciproque, peut ainsi s'établir entre les deux espèces. Toutefois, *P. laboriosa* sait aussi se défendre en faisant usage de sa glande à poison si elle est attaquée trop fortement, comme le montrent la majorité des rencontres intraspécifiques.

- Dans quel contexte la ritualisation apparaît-elle ?

L'émergence des comportements ritualisés nécessite avant tout un niveau d'agressivité relativement faible lors de l'interaction (Wilson, 1975). Chez les espèces présentant un degré d'agressivité croissant en fonction du lien de parenté qu'elles ont avec l'individu en compétition, on doit s'attendre à voir apparaître la ritualisation surtout dans un contexte de compétition interspécifique. C'est le cas pour *P. laboriosa* et pour les trois autres espèces étudiées. Ceci expliquerait pourquoi la ritualisation des comportements apparaît de manière presque anecdotique dans un contexte de compétition intraspécifique chez *P. laboriosa*. Les comportements ritualisés contribuent probablement à maintenir un niveau d'agressivité relativement faible au cours de l'interaction et à éviter un combat dont l'issue serait incertaine. Un équilibre du niveau d'agressivité peut s'établir au cours de l'interaction par l'intermédiaire des comportements d'intimidation (qui permettent à l'espèce de s'imposer) et des comportements d'apaisement (qui tendent au contraire à diminuer l'agressivité de l'adversaire). Cependant, en cas d'augmentation trop importante de l'agressivité, *P. laboriosa* a toujours la possibilité de se défendre réellement grâce à sa glande à poison ou de fuir.

Certaines espèces sont cependant beaucoup plus agressives au niveau interspécifique (*Acromyrmex octospinosus* ; Jutsum, 1979 ; Jutsum et coll., 1979 ; *Myrmica rubra* ; De Vroey, 1979, 1980

; *Formica rufa* ; Le Moli and Parmigiani, 1982 ; Le Moli et coll., 1982, 1984). Avec des espèces agissant ainsi, la ritualisation des comportements doit surtout exister au niveau intraspécifique, comme pour *Myrmica rubra* (De Vroey et Pasteels, 1978).

Dans la mosaïque de fourmis, la ritualisation interspécifique devrait donc surtout apparaître au cours d'interactions impliquant au moins une espèce peu agressive et peu populeuse (sub ou non-dominante). D'autres observations de comportements interspécifiques pouvant être interprétés comme des comportements ritualisés ont été mises en évidence entre *Cataulacus guineensis* et *Myrmicaria opaciventris*, deux espèces tropicales non-dominantes (Kenne, 1993). A l'inverse, les rencontres entre deux dominantes ne devraient pas permettre l'émergence de tels comportements, le seuil d'agressivité le permettant étant immédiatement dépassé dès les premiers instants de la rencontre. La ritualisation interspécifique pourrait donc bien être plus fréquente qu'on ne le pense et constituer par là même un élément-clé de la régulation des mosaïques de fourmis arboricoles.

- *Quels avantages la ritualisation des comportements agressifs apporte-t-elle à P. laboriosa?*

Au niveau intraspécifique, la ritualisation des comportements permet aux reines fondatrices d'exploiter les sources alimentaires se trouvant sur le territoire des grosses colonies ayant acquis le statut de dominantes et de dépasser le moment critique de l'éclosion des premières ouvrières au delà duquel la reine n'est plus obligée de s'exposer. La tolérance de la colonie résidente vis à vis de la reine fondatrice assure à cette dernière une certaine protection qui permet à la fondation de se développer tant que la fondatrice a besoin de fourrager à l'extérieur. Cette stratégie est très dangereuse pour la colonie résidente, dans la mesure où elle favorise l'installation d'une colonie compétitrice. On peut se demander quel est l'intérêt du choix d'une telle stratégie pour la colonie résidente. En fait, le contrôle du développement de la fondation est assuré par l'agressivité très forte des ouvrières résidentes vis à vis des ouvrières de la fondation. Pour survivre, la nouvelle société n'a alors d'autre solution que de déménager, chose qu'elle fait très facilement.

Plusieurs observations d'interactions très violentes ont été observées entre des ouvrières résidentes et des ailées étrangères non fécondées se déplaçant à proximité. Dans tous les cas, les ailées ont été tuées, de la même manière qu'une ouvrière étrangère. Ces observations impliquent que les ouvrières perçoivent une différence entre reines fécondées et ailées et agissent en conséquence. On peut supposer que la reine fondatrice soit à l'origine d'une phéromone qui contiendrait un message visant à essayer de se faire passer pour la propre reine de l'ouvrière. L'ouvrière percevant à la fois ce message et le visa chimique différent de la reine étrangère, tous deux contradictoires, déclencherait alors des comportements ritualisés, qui suffiraient à détourner la reine du nid d'autant plus facilement que la fondatrice est surtout motivée par la récolte alimentaire ou la recherche de matériaux de construction. Ces comportements semblent d'ailleurs inefficaces lorsque la fondatrice est suffisamment

motivée pour tenter de s'alimenter sur une proie déjà exploitée. Pour tester l'hypothèse d'une phéromone émise par la fondatrice, une série d'expériences sont envisageables, dans lesquelles il serait possible de tester le comportement de fourrageuses et de gardiennes, confrontées en dehors du nid à leur propre reine, à une reine fondatrice étrangère, à une ailée soeur vierge, ou à une ailée non soeur vierge. On devrait s'attendre à voir apparaître la ritualisation uniquement avec les reines fondatrices, tandis que la reine et l'ailée soeur seraient ramenées dans le nid et que l'ailée non soeur serait attaquée.

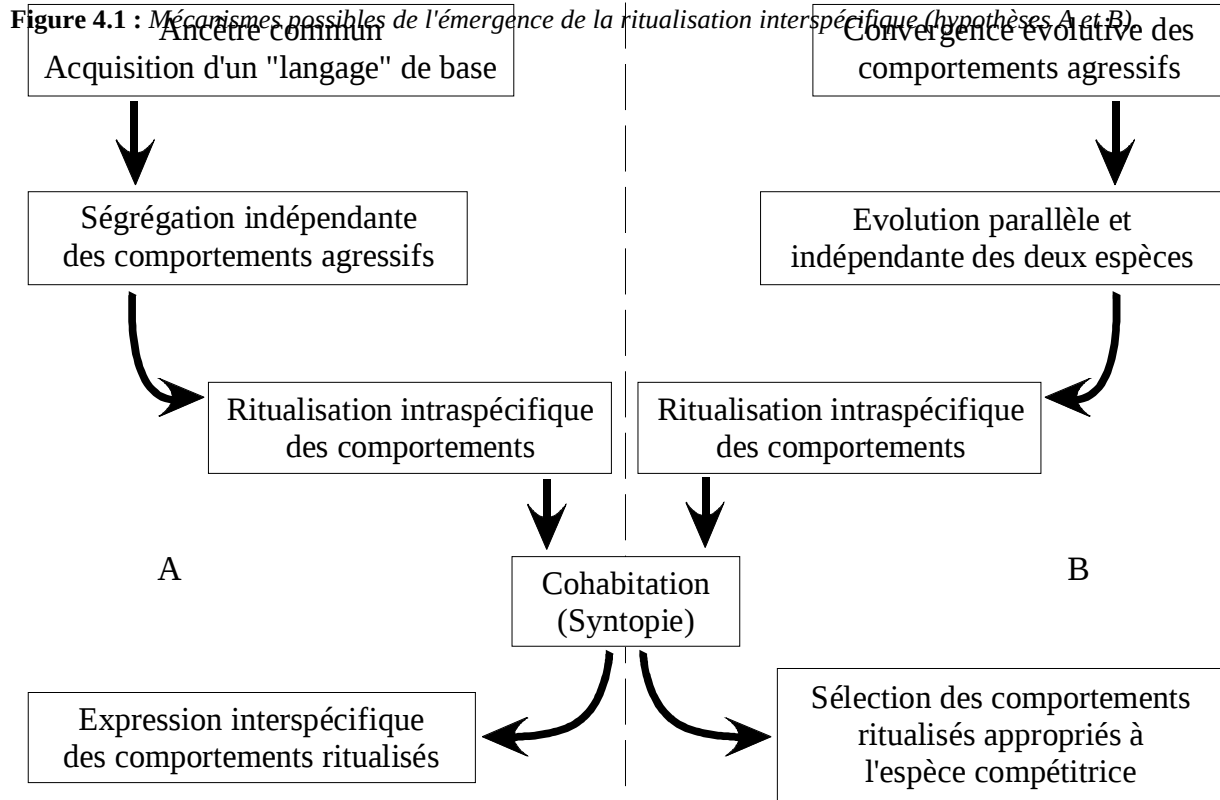
Au niveau interspécifique, la ritualisation des comportements donne la possibilité à l'espèce de gérer au mieux la compétition trophique en diminuant les coûts d'exploitation des ressources du milieu, et par là même, d'améliorer l'investissement reproducteur de l'espèce. Pour les espèces à effectifs réduits, la perte de fourrageuses au cours de combats interspécifiques peut avoir de lourdes conséquences sur la survie de la colonie. La manifestation de comportements ritualisés au cours de rencontres interspécifiques entre fourrageuses d'espèces non dominantes a pour avantage direct d'économiser à celles-ci la perte d'une ou plusieurs ouvrières au cours d'un combat dont l'issue reste incertaine. Ainsi dans nos études, en rompant le contact ou en apaisant l'agresseur, *P. laboriosa* peut exploiter une source de nourriture constamment occupée par une autre espèce. Elle peut aussi éloigner avec plus ou moins de succès une espèce compétitrice par simple intimidation.

Comment la ritualisation interspécifique peut-elle être apparue?

Tout système de communication est constitué d'un émetteur, d'un récepteur, et d'une information circulant du premier vers le second. La ritualisation des comportements nécessite un investissement à la fois dans le codage et le décodage de l'information. Elle émerge d'autant plus difficilement qu'émetteur et récepteur sont différents.

Pour tenter d'expliquer l'émergence de la ritualisation interspécifique, nous avons échafaudé deux scénarios (Figure 4.1). Ils mettent en évidence l'importance de la proximité géographique des deux espèces ainsi que l'émergence de la ritualisation intraspécifique avant la ritualisation interspécifique.

Le premier scénario (A) suppose l'existence d'un ancêtre commun qui serait à l'origine d'un " langage " de base. A partir de ce " langage " de base, une ségrégation des comportements se serait produite dans chaque espèce indépendamment l'une de l'autre, les espèces pouvant être allopatriques ou sympatriques. Au cours de l'évolution serait alors apparue la ritualisation intraspécifique de certains comportements agressifs, chaque espèce développant ses propres comportements ritualisés. Puis, après le passage de l'allopatrie (ou de la sympatrie) à la syntopie, les comportements ritualisés se seraient exprimés au niveau interspécifique, d'autant plus facilement que les deux espèces génétiquement proches auraient gardé un " langage " de base commun. Jusqu'à présent, les différentes es-



èces ayant montré des comportements ritualisés au niveau interspécifique appartiennent toutes à la famille des Formicinae, trois d'entre elles faisant partie de la même tribu des Camponotini.

Le deuxième scénario (B) repose sur une convergence évolutive des comportements agressifs entre deux espèces non obligatoirement génétiquement proches. Après une évolution parallèle et indépendante des deux espèces et la ritualisation intraspécifique indépendante de certains de leurs comportements, elles seraient devenues syntopiques. Ce rapprochement géographique aurait intensifié les relations interspécifiques. La communication se serait alors établie entre les deux espèces par la sélection respective du comportement ritualisé le plus approprié au comportement de l'espèce en compétition. Dans ce cas, la ritualisation pourrait être permise entre deux espèces génétiquement éloignées, à condition qu'elles habitent dans le même biotope et qu'elles soient peu agressives. Il ne peut donc probablement pas s'appliquer aux espèces interspécifiquement plus agressives

La faible agressivité dont *P. laboriosa* fait preuve vis à vis des autres espèces laisse fortement supposer que cette espèce n'est pas une espèce réellement dominante. Il convient néanmoins de vérifier cette hypothèse en étudiant plus particulièrement son statut au sein de la mosaïque arboricole et les relations qu'elle établit avec les espèces environnantes. Ceci fera l'objet du chapitre suivant.

**4.4 RITUALISED VERSUS AGGRESSIVE BEHAVIOURS DISPLAYED BY
POLYRHACHIS LABORIOSA (F. SMITH) DURING INTRASPECIFIC COMPETITION.
(ARTICLE 1)**

Ritualised versus aggressive behaviours displayed by *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith) during intraspecific competition

J.L. Mercier ^{a,b,*}, A. Lenoir ^a, A. Dejean ^b

^a Laboratoire d'Ethologie et Pharmacologie du Comportement, Université F. Rabelais, Faculté des Sciences et Techniques, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France

^b Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS No. 2214, Université Paris-Nord, av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France

Accepted 7 April 1997

Abstract

The intraspecific territoriality of *Polyrhachis laboriosa* was studied thanks to dyadic confrontations between nestmates and alien foragers in chemically marked and unmarked arenas, complementing experiments and observations in nature. When foragers meet, the alien flees while the resident attacks, especially when on a marked area. However, when an alien scout extends its territory, it attacks the resident ant, such confrontation resulting in a high rate of reciprocal full attacks. When surrounded by several residents, the intruder is always spread-eagled if it does not succeed in fleeing. We described ritualised displays, such as threatening (opening mandibles; bending the gaster) or appeasing behaviours (antennal boxing; attempt at trophallaxis; pupal posture; raising the gaster). They occur only when the encounter maintains a low level of aggression, during laboratory experiments, or in nature during encounters involving a queen or an experimentally-introduced intruder. Foraging queens are tolerated on the territories of conspecific mature colonies. When they encounter resident workers, reciprocal avoidance occurs. Nevertheless, the latter perform ritualised displays when the queens approach their nest or attempt to rob their prey. This situation seems to compensate in part the archaic semi-claustral mode of foundation of this species, as the queens are indirectly protected by their conspecifics who do not tolerate other competitors around large food sources. © 1997 Elsevier Science B.V.

Keywords: Formicinae; Intraspecific competition; Ritualisation; Foraging; *Polyrhachis laboriosa*; Queen foraging

1. Introduction

Aggression and interference competition have been known to play key roles in the organisation

* Corresponding author.

of ant communities. Intraspecific competition has been studied in several ant species, with acts of aggression between residents and intruders analysed during dyadic or group encounters, in the field or in the laboratory (Le Moli and Parmigiani, 1982; Carlin and Hölldobler, 1986, 1987; review by Wilson, 1990). Recently, Retana and Cerdá (1995) recorded that the level of aggression depends on the species and on the experimental conditions. Furthermore, certain ant species have evolved ritualised aggressive behaviour (Hölldobler, 1971, 1981, 1982; Ettershank and Ettershank, 1982; Le Moli and Parmigiani, 1982; Carlin and Hölldobler, 1983; Yamaguchi, 1995). Ritualisation is frequent in Vertebrates and McFarland (1981) defined it as “an evolutionary process by which behavioural patterns become modified to serve communication”. Ritualised displays frequently become stereotyped in form and incomplete in their execution, involve a change in function, a change in motivation and are often accompanied by the evolution of special markings.

Tropical arboreal ants are distributed in a mosaic pattern in the canopy of forests and tree crop plantations. This ant mosaic corresponds to the territories of ‘dominant’ species characterised by large, polydomous colonies and intra- as well as interspecific territoriality. These ants tolerate on their territories ‘non-dominant’ and ‘sub-dominant’ species which have smaller colony sizes (Majer, 1972, 1976a,b, 1993; Leston, 1973; Hölldobler and Wilson, 1978; Majer et al., 1994). Nevertheless, under certain circumstances, sub-dominants are able to defend territories and are, as such, interesting for the understanding of the establishment of ant mosaics. The goal of this research concerns biological control using ant mosaics that could favour beneficial ant species and exclude others (see Majer, 1976a,b).

The aim of this paper is to study intraspecific aggressiveness in *Polyrhachis laboriosa*, a sub-dominant species whose status is probably due to its capacity for ritualised behaviour, both at the interspecific level (including the dominant species *Oecophylla longinoda*; see Mercier and Dejean, 1996; Mercier et al., 1996) and the intraspecific level, the present study.

2. Materials and methods

2.1. The ant species

P. laboriosa is a diurnal polydomous ant whose colonies contain from 1000 to 10 000 workers (Mercier et al., 1994). This species, although recorded in the canopy of old tropical forests, lives mostly in forest edges, along the banks of rivers, the sides of paths and in orchards (i.e. citrus, mango, cacao) (Majer, 1972, 1976a,b; Leston, 1973; Dejean et al., 1992). The nests are attached to the undersides of several leaves thanks to a mixture of vegetable fragments held together with saliva and silk (Collart, 1932). Although the species belongs to the Formicinae, colony foundation is semi-claustral (founding queens forage for the first brood), as in the primitive subfamily Ponerinae (Lenoir and Dejean, 1994). Workers forage solitarily, grazing algae and epiphylls on leaf surfaces and exploiting small extrafloral nectaries. Larger sugary food sources can also be exploited and different kinds of prey can be caught, including large, non-transportable items that are cut up on the spot by recruited workers (Bolton, 1973; Leston, 1973; Majer, 1976a,b; Dejean et al., 1994).

2.2. Description of the behavioural displays

During confrontations between workers, or between workers and foraging queens we observed and categorised the following behaviours.

2.2.1. Displays performed by the intruders

2.2.1.1. Escape displays. No aggressive behaviour was performed by the intruders, except during reciprocal full attacks, when they defended themselves against the residents. The following behaviours are not aggressive displays but they arise consequently from the aggression of the resident ant.

Fleeing: When the resident came into contact with the intruder, the latter immediately changed direction, increased its speed and tried to climb up the walls of the arena during dyadic confrontations. In natural situations it swiftly escapes or

jumps from the branch or the leaf where it encountered the resident.

Attempting to escape: When held by a leg by the resident, the intruder tried to escape by walking quickly and sinuously. It was grouped with ‘Fleeing’ display.

2.2.1.2. Ritualised displays.

Antennal boxing: The resident and the intruder faced each other and moved their antennae very rapidly. The resident tried to bite the intruder, while the latter kept the resident at a distance with its antennal movements. This display was described for the first time by Ward (1986) on *Rhytidoponera metallica*, and can be considered as the ritualisation of the identification of the opponent with the antennae, whose function is modified in an attempt to keep the opponent far away.

Attempt at trophallaxis: The intruder solicited the resident, which responded as for trophallaxis; but the exchange is very brief. Ettershank and Ettershank (1982), who observed the same behaviour in *Iridomyrmex purpureus*, concluded that it is ritualised trophallaxis, incomplete in form and whose function changed in an attempt to appease the resident.

Pupal posture: The ant being attacked folded its antennae and legs in against the body and became motionless. In the Formicinae as well as in *P. laboriosa*, the same position was observed during nest moving in the laboratory and in nature, when the carried nestmate rolled into a backward-facing pupal posture (Hölldobler and Wilson, 1990 and personal observations). In the present study, this ritualised behaviour was not followed by carrying but probably limited aggression by the resident.

2.2.2. Displays performed by the residents

2.2.2.1. Aggressive displays.

Biting: The following types of biting were observed. (1) Mandible bite. The resident bit a mandible of the intruder and pulled it out, or remained immobile. (2) Antenna bite. The resident bit the intruder at the bottom of the funiculus or at the basis of the scape. (3) Leg bite. The resident bit the intruder at the bottom of the tibia or at the tarsus. Any leg could be bitten.

Spread-eagling the intruder: This behaviour happened when the intruder was confronted with several residents and did not succeed in fleeing. Each resident bit a leg or an antenna of the resident and pulled it towards herself.

2.2.2.2. Ritualised displays.

Mandibles opening: The ant remained immobile, with the mandibles opened, threatening the intruder. This display is considered as a ritualised version of ‘biting’ and has in these situations a dissuasive function. (Hinde, 1970; Hölldobler and Wilson, 1977, 1978; De Vroey and Pasteels, 1978).

Gaster bending: When not followed by venom spraying, this display has a dissuasive function, so that it is considered as a ritualised version of ‘formic acid spraying’ (Le Moli and Parmigiani, 1982; Carlin and Hölldobler, 1983; Mercier and Dejean as ‘Flexing the gaster’ in *P. laboriosa*, 1996). This ritualised behaviour was also observed in *Myrmica rubra* (De Vroey and Pasteels, 1978).

Gaster raising: As above, this display has a dissuasive function and was already observed during interspecific competition (Mercier and Dejean, 1996).

2.2.3. Concomitant displays performed by both the intruders and the residents

2.2.3.1. Aggressive displays.

Reciprocal full attack: The resident violently attacked the intruder who defended herself, both ants locking their mandibles on the other’s body and appendages while spraying formic acid (Carlin and Hölldobler, 1983, 1986, 1987 in *Camponotus* sp.).

Venom spraying: The worker bent its gaster under the alitrunk and sprayed venom (bubbles could be seen on the other ant). This always occurred when the both workers were gripped together, so we grouped this behaviour with ‘reciprocal full attack’.

2.2.3.2. Non-aggressive displays.

Reciprocal avoidance: This behaviour was recorded during encounters in nature between non-nestmates and when alien foraging queens encountered resident workers.

Ignoring each other; reciprocal antennations:

These behaviours were recorded only during encounters between workers belonging to the same nest or to two different nests of the same colony. Such behaviours were grouped with 'no aggressive display'.

2.3. Experimental device

2.3.1. Provoked encounters under laboratory conditions

In order to test intraspecific aggression, 70 dyadic encounters were provoked between nestmates or conspecific aliens chosen among the foragers. A total of two nests belonging to neighbouring trees (10 m distant; nests A and B) were chosen as well as a third (C) situated 150 m away from the others. For each encounter, two foragers were placed in a cleaned, partitioned neutral arena (8 cm in diameter; 5 cm in height). The partition between the two foragers was removed 10 min later and the timed test (5 min) started when one of the two foragers reacted to the other. A total of six kinds of encounters were tested: (1) Encounters between nestmates from the same nest (A–A; B–B; C–C; 30 tests); (2) encounters between non-nestmates from two neighbouring nests (A–B; 20 tests); (3) encounters between non-nestmates from two distant nests (A–C; B–C; 20 tests).

The influence of territorial landmarks was tested during 40 different dyadic encounters provoked between foragers from two other non-neighbouring nests (D and E). The bottoms of 20 arenas were covered with filter paper which had been previously placed in the foraging arena of colony 'D' over 1 week (tarsal marking with hindlegs; Mercier and Lenoir, in preparation); the bottoms of the 20 others were marked by the workers of nest 'E'.

We worked under double-blind conditions: All the encounters were randomly arranged in chronological order and the observers did not know which kind of encounter they were testing. During each encounter, we recorded the behaviour of each ant every 10 s (instantaneous scan sampling), resulting in 31 behaviours per ant per replicate.

During a third test we introduced alien workers one by one into the foraging arenas (30 × 30 cm) of five colonies reared in the laboratory, and we observed the behaviour of the intruders and of the residents when they met.

2.3.2. Provoked encounters in nature

We introduced foraging workers previously caught with a forceps onto the territories of different colonies in a zone with several active workers. The introduced workers can originate from: (1) the same nest; (2) another nest belonging to the same colony; (3) another nest belonging to another colony situated in close proximity; or (4) a nest more than 150 m away.

2.3.3. Intercolonial encounters under semi-free conditions

We tested eight colonies of *P. laboriosa* (two at a time), in order to study intraspecific competition during a series of experiments lasting from 2 to 4 months. The nests were installed on shrubs of 1–2 m high (*Alchornea cordifolia*, *Bridelia micrantha*, Euphorbiaceae and *Costus albus*, Zingiberaceae) cultivated in large planters, the workers being free to explore over a balcony (13 × 3 meters), of a building in Yaoundé, Cameroon. *A. cordifolia* produced abundant extrafloral nectar, while *B. micrantha* and *C. albus* supported Homoptera (depending on the period, Coccidae, Stictococcidae, Membracidae and Tettigometridae), so that a large part of the nutrition required by the colonies was furnished by these plants. In order to facilitate observations, prey and drops of honey were placed on a nearby table that the ants rapidly explored.

Encounters between alien foraging workers were observed for 1-h periods at different times of the day, permitting behavioural sequences to be defined and their frequency noted. We also recorded the behaviour of three founding queens (originating from areas several kilometres away from the places where we obtained the colonies) during their foraging activities on the territories of the colonies.

2.4. Statistical comparisons

For statistical comparisons we used the Student *t*-test for comparisons of displays during dyadic encounters in the arena and the Fisher exact test for comparisons of percentages in the other cases.

3. Results

3.1. Provoked dyadic encounters in arenas (Table 1, experiments 1–5).

During the control encounters between nestmates (exp. 1), only 0.2% of aggressive behaviour was observed. No significant difference was recorded when the tests concerned workers originating from two neighbouring nests (exp. 2; 2.4% of the displays). In both cases, the aggression corresponded to a ritualised display: mandibles opening (only three workers opened their mandibles for a short time in exp. 1). This threatening display was often observed in nature and in the laboratory when the nests were disturbed. First, the guards were very aggressive, running in all directions, trying to bite everything and making a rattling noise with their gaster. After a moment, they stopped and kept their mandibles opened. The two nests could be consequently considered as belonging to the same colony (Mercier et al., 1994).

We recorded significantly more aggressive behaviour during encounters between non-nestmates in a neutral arena (exp. 3; only 61% of non-aggressive behaviour), with the emergence of biting (9.6%) and reciprocal full attack with venom spraying (3%). We observed more cases of ritualised displays, with mandibles opening (11.9%) and pupal posture (1.1%).

When the confrontations occurred on a marked territory (exps. 4 and 5), the ants were more aggressive (only 39.9–43.1% of non-aggressive behaviour); the rate of biting (36.8–38.5%) was significantly superior and three situations occurred: (1) when bitten on its mandible, the intruder was immobilised; (2) when bitten on the antenna, the intruder did not seem able to resist and was at the mercy of the resident ant, who

forced the intruder into every part of the arena; (3) when bitten on a leg, the intruder reacted by moving (see ‘attempt to escape’), biting or trying to raise up on its legs with the aim of bending the gaster between its legs and spraying venom; in the face of the latter behaviour, the resident laid down, trying to keep the intruder on the ground and prevent it from spraying venom. The rate of reciprocal full attacks with venom spraying (3.1–9%) was not significantly superior to that of encounters in a neutral arena, while the rate of ritualised behaviour decreased to 5.8% ((1.5 + 0.4 + 3.9) – (0.7 + 1.1 + 4%)), mandibles opening displays (3.9–4%) being significantly inferior.

We observed that workers were more aggressive in marked arenas than in unmarked ones, the resident biting more frequently in its own arena (36.8–38.5%) than in a neutral one (9.6%). During encounters in marked arenas, the resident became significantly more aggressive than the intruder. It had more tendency to bite (36.8–38.5%), while the latter had more tendency to flee (6.8–11.2%).

We recorded more ritualised displays by workers during experiments in unmarked arenas, when they were not too aggressive, than in marked ones. In our study, antennal boxing was always followed by an attempt at trophallaxis from the intruder. This display had an appeasing role: The resident temporarily lost its aggressiveness and began trophallaxis, then groomed itself and explored the arena. When it met the intruder again, it could be very aggressive.

3.2. Natural encounters between non-nestmates (Table 1, experiments 6 and 7; Table 2, experiment 8).

In nature we observed spontaneous encounters between non-nestmates (exp. 6) resulting in reciprocal avoidance (33.3%); one worker attacked, while the other fled (26.7%); or a reciprocal full attack with venom spraying (40%).

A few days after the colonies were placed on the balcony (see Section 2.3.3) and separated from each other by less than 10 m, two small territories were established, each colony exploiting food sources on its own territory. Encounters between

Table 1
Comparison of the different behavioural phases recorded during provoked or natural dyadic encounters between foraging workers or between foraging workers and queens

Experiments Behavioural phases recorded	Confrontations between workers during dyadic encounters						
	1	2	3	4	5	6	7
	Nestmates		Neighbouring nests	Non-nestmates on neutral arena	Non-nestmates on marked arena		
	A–A; B–B; C–C		A–B	A–C; B–C	Territory D		
					Territory E		
Reciprocal avoidance (%)	— ^a	—	—	—	—	33.3 ^b	—
No aggressive response (%)	99.8 ^a	97.6 ^a	61 ^b	43.1 ^c	39.9 ^c	—	—
Reciprocal full attack/venom spraying (%)	— ^a	—	3 ^{a,b}	3.1 ^b	9 ^b	40.0 ^c	96.5 ^d
Behaviour of the intruder							
Fleeing (%)	— ^a	—	—	14.4 ^b	6.8 ^b	26.7 ^c	3.5 ^d
Pupal posture (%)	— ^a	—	—	1.1 ^a	0.7 ^a	—	—
Antennal boxing/attempt at trophallaxis (%)	— ^a	—	—	—	1.1 ^a	—	—
Behaviour of the resident							
Mandibles opening (%)	0.2 ^a	2.4 ^{a,c}	11.9 ^b	3.9 ^c	4 ^c	—	—
Gaster bending (%)	— ^a	—	—	—	—	—	—
Biting (%)	— ^a	—	9.6 ^b	36.8 ^c	38.5 ^c	—	—
No. of encounters	30	20	20	20	20	30	170
No. of acts	1860	1240	1240	1240	1240	—	—
No worker killed (%)	^e	^e	^e	^e	^e	60.0	3.5
One worker killed (%)	—	—	—	—	—	6.7	12.9
Two workers killed (%)	—	—	—	—	—	33.3	83.6

All the behaviours in italics correspond to ritualised displays.
a–d Indicate significant differences for one line.
^e The observations finished before the end of the encounter; the percentages were calculated from the number of displays.

Table 2
Comparison of the different behavioural phases recorded during provoked or natural encounters between an alien foraging worker or queen and several residents

Experiments	8	9	10	11	12	13	14
Behavioural phases recorded	Confrontations between one worker and several residents						
	Foragers on bal-cony	Intruder = worker introduced	1 queen vs 1 worker				Intruder = queen that met
	In nature	In laboratory	Both forage	Next to the nest	Foragers	Guards	
Reciprocal avoidance (%)	— ^a	—	100 ^b	—	6.7 ^c	—	—
Reciprocal full attack/venom spraying (%)	98.4 ^a	31.7 ^b	6.5 ^c	—	—	—	—
Behaviour of the intruder							
Fleeing (%)	1.6 ^a	68.3 ^b	72.2 ^b	—	—	—	4.4 ^a
Avoiding the resident (%)	— ^a	—	21.3 ^a	—	100	—	95.6 ^b
Ignoring the resident (%)	— ^a	—	—	—	93.3 ^b	—	—
Behaviour of the resident							
No aggressive response (%)	— ^a	—	15.2 ^a	—	93.3 ^b	—	—
Attempting to seize (%)	1.6 ^a	35.4 ^b	65.8 ^c	—	—	—	—
<i>Mandibles opening</i> (%)	— ^a	5 ^a	3.9 ^a	—	42.8 ^d	—	—
<i>Gaster raising</i> (%)	— ^a	—	2.2 ^a	—	57.2 ^b	—	100 ^b
Biting (%)	— ^a	27.9 ^a	6.4 ^b	—	—	—	—
Spread-eagling (%)	98.4 ^a	59.6 ^b	12.9 ^c	—	—	—	—
No. of acts	—	—	310 ^e	44	28	119 ^e	68 ^e
No. of encounters	62	79	5	—	—	17	17
No individual killed (%)	1.6	35.4	^f	100	100	100	100
Intruder killed (%)	98.4	64.6	—	—	—	—	—

All the behaviours in italics correspond to ritualised displays.

^{a–d} Indicate significant differences for one line.

^e Percentages were calculated from this value, which corresponds to the number of interactions between the intruder and several residents.

^f The observations finished frequently before the end of the fight.

non-nestmates were observed when a scout ant explored the other territory and encountered a resident (exp. 7). The intruder fled in only 3.5% of the encounters, the other cases resulting in a reciprocal full attack (96.5%) with the death of one worker (12.9%) or both (83.6% of the cases). Workers were significantly more aggressive in this situation than in experiment 6. This can be explained by the fact that during the observations in nature, we recorded three probable situations. (1) The same as noted above (exp. 7; a scout on the territory of a forager), resulting in reciprocal full attacks. (2) Reciprocal avoidance, frequent but never recorded on the balcony, may correspond to encounters between foragers (or maybe scouts) outside their territories or at the limits of their territories (see the notion of 'no-ant's land' between two territories of a dominant species; Hölldobler and Wilson, 1978). (3) The differences between the rates of fleeing displays by only one worker (26.7 vs. 3.5%) may be due to encounters between foragers, one being on its territory, the other, who flees, outside its territory. This situation was controlled by introducing foragers onto alien territories (see Table 2; exp. 9).

When the intruder met a resident surrounded by nestmates, it avoided combat by swiftly escaping in 1.6% of the cases, while in all others (98.4%) a reciprocal full attack took place, followed by the spread-eagling of the intruder (Table 2; exp. 8). In all these situations, no ritualised behaviour occurred.

3.3. Introduction of a worker on the territory of a colony in nature (Table 2; experiment 9)

Confrontations between non-nestmates resulted in an attempt at biting on the part of the resident, while the intruder fled (68.3%) or counterattacked, so that a reciprocal full attack occurred (31.7%). Intruders that did not succeed in fleeing (27.9%) were spread-eagled as were those who participated in a reciprocal full attack (59.6% of intruders were spread-eagled). Note the difference with the previous case (exp. 8), with a lower rate of reciprocal full attack and a higher rate of fleeing displays. In the previous case, the scouts that extended the territory of their colonies were

aggressive (high rate of reciprocal full attacks), while foragers introduced on alien territories had a tendency to flee. Due to the lower level of aggression recorded, ritualised displays such as mandibles openings were recorded in 5% of the cases.

3.4. Introduction of an alien worker into the foraging area of a colony bred in the laboratory (Table 2, experiment 10)

Although presenting similarities with the previous case, this situation had different results as the alien workers showed aggressive behaviour in only 6.5% of the cases. Generally, they fled (72.2%; the resident attempted to seize them in 65.8% of the cases), or avoided the residents (21.3%). Only 6.4% of the intruders ended up by being bitten by a resident, then spread-eagled. When bitten, one of them reacted by counterattacking, so that a reciprocal full attack was recorded before the intruder was spread-eagled. The level of aggression in laboratory experiments was therefore obviously lower than in nature. The residents did not show any aggressive response in 15.2% of the cases, while they opened their mandibles (3.9%) or raised their gaster (2.2%) when the intruder ran in front of them. We suppose that the latter behaviour is accompanied by the emission of chemical compounds (maybe formic acid) as the competitors avoid antennal contact with a raised abdomen. When contact occurred, they cleaned their antennae for a long time.

3.5. Natural dyadic encounters between a worker and an alien found in a queen (Table 2; Experiments 11 and 12)

When a foraging worker and a founding queen met, they always avoided each other and pursued their foraging activity without any modification to their speed (did not increase) or sinuosity (did not decrease as for straight fleeing). Alien founding queens were therefore tolerated on the foraging area of established colonies (exp. 11). In such a situation, resident workers were never aggressive when faced with foraging queens. When an alien

foraging queen approached a nest to less than 20 cm (exp. 12), resident workers presented 100% of the ritualised aggressive postures such as mandibles opening (42.8%) and gaster bending (57.2%). These behaviours were dissuasive enough for the queens who changed direction and were never attacked.

3.6. Foraging queens encountering workers cutting up a large prey on the spot (three queens: 17 cases: Table 2; Experiments 13 and 14)

Hunting workers are able to attack large prey too big to be transported by one worker. The prey are numbed or paralysed by several bites followed by venom spraying. The hunting workers then return to the nest to recruit nestmates that cut up the prey on the spot. The pieces of prey are then transported to the nest by individual workers without any co-operation between them. One of these workers (sometimes two) plays the role of guard (Dejean et al., 1994).

The alien queens avoided direct contact with the workers and were never attacked by the guards who continued to cut up pieces of prey in their vicinity. The guards only raised and oriented their gaster towards the queens in such a manner that their access to the prey became difficult. The queens attempted to pass around the guards who continued to cut up the prey while pivoting laterally thus again hindering access to the prey. The only aggressive behaviour performed by the guards towards the queens was gaster raising (100%), so that the latter always ended up by robbing a piece of prey without being injured. Once, one of them succeeded in successively robbing two pieces of prey. Although the guards perform 100% of the ritualised behaviour in the two situations, they seem to be less aggressive towards the queens when on a food source than when next to their nest.

4. Discussion

The intraspecific aggressiveness of *P. laboriosa* in the laboratory remains low. It is highest during encounters on a marked area. In this case, accord-

ing to the Bourgeois' strategy (Maynard Smith, 1976), the resident is more aggressive than the intruder. The intraspecific aggressiveness remains also still lower than in nature (see also Wilson, 1971). This could be due to the absence of predators or competitors; it could also be the consequence of handling and of experiments conducted on these colonies (the phenomenon of habituation). In nature, reciprocal full attacks occur in most of the cases and end when the intruder succeeded in fleeing or is spread-eagled. Aggression is highest when two societies compete for a territory, involving the death of at least one ant in 100% of the reciprocal full attacks. Under natural conditions where space is unlimited, two neighbouring societies are more than 10 m distant, each colony defending a large territory. When space is limited, for example on the balcony where the two colonies were less than 10 m distant, the two territories are too small. In this case, intraspecific competition is high, involving violent encounters between scouting intruders and resident workers. Such encounters often end with the spread-eagling of the scouting intruder by several residents. This behaviour is similar to that of *O. longinoda* and *O. smaragdina* and is possibly due to large adhesive pads permitting good adherence to the substrate and as a consequence a good level of effectiveness in stretching other insects (Hölldobler and Wilson, 1978, 1990; Hölldobler, 1979, 1983; Dejean, 1990; Wojtuziak et al., 1995). But, unlike *Oecophylla*, *P. laboriosa* never uses this behaviour for immobilising heterospecific competitors or prey (Dejean et al., 1994; Mercier and Dejean, 1996).

Foraging foundresses are tolerated on the territories of conspecific mature colonies, whereas ants generally have a tendency to eliminate conspecific incipient colonies (Hölldobler and Wilson, 1990). Only the guards are aggressive towards them, avoidance generally disabling the interactions. Although the competition between queens and workers is direct and immediate when the encounter takes place around a food-source, the guards are less aggressive than when they are next to their nest and always perform ritualised behaviour. It is known that the aggressiveness of ants decreases as a function of the distance from

the nest (Wilson, 1971; De Vroey and Pasteels, 1978). The semi-claustral mode of foundation of *P. laboriosa* obliges the queens to forage for food and materials. The level of danger to which this archaic mode exposes the queens depends on the territory on which they forage. The more hostile the territory, the greater the danger. So the queens are less in danger on territories where they are tolerated by the conspecific workers who do not tolerate other competitors on large food-sources. We could suppose that by protecting a non-nest-mate queen, the residents increase the genetic fitness of the species to the detriment of their own survival. In fact, they only temporarily protect the foundress, which is vulnerable until the emergence of the first workers. But the presence of such intruding workers triggers a greater number of very aggressive encounters between conspecifics ants competing for territory. The high level of mortality among the intruders prevents the newly-founded colony from developing. To avoid being eliminated, we can suppose that the colony moves according to its natural tendency to build new nests.

Fresneau and Errard (1994) noted that the level of aggression developed by two workers during an encounter depends on each individual chemical template and odours of the substrate. In nature, the level of aggression depends on the context of the encounter and on the functional caste of the workers. According to this, we can classify the following situations recorded in the laboratory with an increasing order in the level of aggression: level 0, dyadic encounter between nestmates (exps. 1 and 2); level 1, encounter between a queen and one or several foragers (exps. 11 and 13); level 2, encounter between a queen and one or several guards (exps. 12 and 14); level 3, dyadic encounter between non-nestmates on a neutral area in the laboratory (exp. 3); level 4, encounter between non-nestmates on a marked area in laboratory (exps. 4 and 5); level 5, encounter between a forager introduced and several residents (exps. 9 and 10); level 6, dyadic encounter between foragers in nature (exp. 6); level 7, encounter between a scout ant and one or several residents (exp. 7 and 8).

Ritualised behaviour occur only when the level of aggression between the ants remains low, from level 0 to 5 (except for level 1, where no interaction occurs, the opponents avoiding or ignoring each other). But we do not know if this is the consequence or the cause of such a low level of aggressiveness. The ritualised displays can be separated in two categories: (1) ritualised threatening or intimidating displays (mandibles opening; gaster bending); and (2) ritualised displays of surrender or appeasement displays (antennal boxing; attempt at trophallaxis; pupal posture; gaster raising). The proportion of ritualised displays remains low, except during encounters involving queens, during which 100% of the displays (except fleeing and avoidance) are ritualised. It is known that queens have a different chemical template than workers (Carlin and Hölldobler, 1986, 1987; Bonavita-Cougourdan et al., 1990); it seems therefore that the odour of alien *P. laboriosa* queens appeases or repels resident workers or else inhibits aggression in workers (see also Francke et al., 1980 in *Formica polyctena*), thus favouring the emergence of ritualised behaviour.

One of the problems posed by the mosaics of arboreal ants concerns the difficulty of manual exploitation of arboreal plantations, due to the existence of very aggressive even dangerous species. Aggression and interference competition play key roles in the organization of ant mosaics. The level of aggression developed by each species depends on its own status, the status of the opponent and environmental factors. The distribution of dominant species in a mosaic pattern interferes in the distribution of sub-dominant and non-dominant ants that they will tolerate on or exclude from their own territory. In this context, the aggressiveness of sub-dominant species like *P. laboriosa* is sufficiently low to permit them to perform ritualised behaviour during their interactions with other species. They can exploit food resources without being strongly attacked (Mercier and Dejean, 1996; Mercier et al., 1996). On the other hand, their aggressiveness is sufficiently high to acquire, under certain conditions, the status of dominant, and thus exclude the other usually aggressive dominant species from their territory. Such species are interesting because they

can help us to understand how a species becomes a dominant and favour the development of such species to the detriment of other more aggressive ones, thus facilitating the task of harvesting.

Acknowledgements

We are grateful to B. Bolton (Natural History Museum, London) for the identification of the ants and to C. Djieto-Lordon and P.R. Ngnegueu (Faculty of Sciences of Yaoundé, Cameroon) for their help in the field and to the anonymous reviewers for their helpful comments. This work was supported by a CAMPUS project of the French Ministry of Cooperation (108/CD/90).

References

- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J.L., Poveda, A., 1990. Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de reconnaissance chez les Fourmis: Le code d'information complexe de *Camponotus vague*. Actes Coll. Ins. Soc. 6, 273–280.
- Bolton, B., 1973. The ant genus *Polyrhachis* F. Smith in the Ethiopian region (Hymenoptera: Formicinae). Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. 28, 285–369.
- Carlin, N.F., Hölldobler, B., 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. Science 222, 1027–1029.
- Carlin, N.F., Hölldobler, B., 1986. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.), I: Hierarchical cues in small colonies. Behav. Ecol. Sociobiol. 19, 123–134.
- Carlin, N.F., Hölldobler, B., 1987. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.) II: Large colonies. Behav. Ecol. Sociobiol. 20, 209–217.
- Collart, A., 1932. Une fourmi qui utilise la soie des araignées (*Polyrhachis laboriosa* F. Smith). Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belgium 8, 1–4.
- Dejean, A., 1990. Prey capture strategy of the African weaver ant. In: Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds.), Applied Myrmecology: A World Perspective. Westview Press, Boulder, CO, pp. 472–481.
- Dejean, A., Zapfack, L., Ngnegueu, P.R., McKey, D., Belin, M., 1992. Relations plantes fourmis en lisière de forêt et dans la clairière. In: Hallé, F., Pascal, O. (Eds.), Biologie d'une canopée de forêt équatoriale II. Rapport de mission: Radeau des Cimes Octobre–Novembre, 1991, réserve de Campo, Cameroun. Fondation Elf, pp. 87–94.
- Dejean, A., Lenoir, A., Godzinska, E.J., 1994. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). Sociobiology 23, 293–313.
- De Vroey, C., Pasteels, J.M., 1978. Agonistic behaviour of *Myrmica rubra* L. Ins. Soc. 25, 247–265.
- Ettershank, G., Ettershank, J.A., 1982. Ritualized fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). J. Austr. Entomol. Soc. 21, 97–102.
- Francke, W., Bühring, M., Horstmann, K., 1980. Untersuchungen über Pheromone bei *Formica polyctena* (Förster). Zeitschrift für Naturforschung C35, 829–831.
- Fresneau, D., Errard, C., 1994. L'identité coloniale et sa représentation chez les fourmis. Intellectica 2 (19), 91–115.
- Hinde, R.A., 1970. Animal Behavior. A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology (2nd edition). Mac-Graw Hill, Kogakusha, pp. 876 or New York, pp. 457.
- Hölldobler, B., 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). Zeitschrift für Vergleichende Physiologie 75, 123–142.
- Hölldobler, B., 1979. Territories of the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* Latreille): A field study. Zeitschrift für Tierpsychologie 51, 201–213.
- Hölldobler, B., 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 9, 301–314.
- Hölldobler, B., 1982. Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera: Formicidae) during foraging. Occologia 52, 208–213.
- Hölldobler, B., 1983. Territorial behaviour of the green tree ant (*Oecophylla longinoda*). Biotropica 15, 241–250.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1977. Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille). Proc. Natl. Acad. Sci. USA 74, 2072–2075.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1978. The multiple recruitment of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 3, 19–60.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1990. The Ants. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 732.
- Le Moli, F., Parmigiani, S., 1982. Intraspecific combat in the red-wood ant (*Formica lugubris* Zett.). Aggr. Behav. 8, 145–148.
- Lenoir, A., Dejean, A., 1994. Archaic foundation of the societies in the formicine ants *Polyrhachis*. Ins. Soc. 41, 225–234.
- Leston, D., 1973. The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. PANS, London 19, 311–341.
- McFarland, D., 1981. The Oxford Companion to Animal Behaviour. Oxford University Press, Oxford, pp. 657.
- Majer, J.D., 1972. The ant-mosaic in the Ghana cocoa farms. Bull. Ent. Res. 62, 151–160.
- Majer, J.D., 1976a. The ant mosaic in Ghana cocoa farms: Further structural considerations. Bull. Ent. Res. 13, 145–156.
- Majer, J.D., 1976b. The maintenance of the ant-mosaic in the Ghana cocoa farms. J. Appl. Ecol. 13, 123–144.
- Majer, J.D., 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia—its

- structure and influence on arthropod diversity. In: Lasalle, J., Gauld, I.D. (Eds.), *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 115–141.
- Majer, J.D., Delabie, J.H.C., Smith, M.R.B., 1994. Arboreal ant community in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26, 73–83.
- Maynard Smith, J., 1976. Evolution and the theory of games. *Am. Sci.* 64, 41–45.
- Mercier, J.L., Dejean, A., 1996. Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Ins. Soc.* 43, 17–29.
- Mercier, J.L., Lenoir, A., Dejean, A., 1994. Polydomous societies of the tree-dwelling ant *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith). In: Lenoir, A., Arnold, G., Lepage, M. (Eds.), *Les insectes sociaux*. Paris, Publications Université Paris-Nord (12th Congr. Int. Union for the Study of Social Insects [IUSSI]), pp. 472.
- Mercier, J.L., Dejean, A., Lenoir, A., 1996. Competition trophique entre fourmis arboricoles: mise en évidence de comportements ritualisés. *Actes Coll. Ins. Soc.* 10, 75–83.
- Retana, J., Cerdá, X., 1995. Agonistic relationships among sympatric Mediterranean ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect. Behav.* 8, 365–380.
- Ward, P.S., 1986. Functional queens in the Australian green-head ant *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 93, 1–12.
- Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 548.
- Wilson, E.O., 1990. Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, pp. 551.
- Wojtuziak, J., Godzinska, E.J., Dejean, A., 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Trop. Zool.* 8, 309–318.
- Yamaguchi, T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the Harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc.* 42, 89–101.

**4.5 RITUALIZED BEHAVIOR DURING COMPETITION FOR FOOD BETWEEN
TWO FORMICINAE.
(ARTICLE 2)**

Research article

Ritualized behavior during competition for food between two Formicinae

J. L. Mercier and A. Dejean

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS N° 667, Université Paris-Nord, Avenue J. B. Clément, F-93430 Villetaneuse, France

Key words: Formicinae, ritualization, interspecific competition, foraging, rhythm of activity.

Summary

Polyrhachis laboriosa and *Camponotus brutus* are two syntopic ants of the African equatorial forest. Although they occupy two different ecological niches (nesting area, diet, rhythms of activity), they are in competition for the exploitation of large permanent food sources.

C. brutus, which is nocturnal, changed its rhythm of activity in the presence of large permanent food sources to exploit it day and night, while *P. laboriosa*, diurnal, did not change its rhythm of activity. Encounters between workers of the two species at the food source always resulted in duels, even though several other workers were present. When attacked by *C. brutus*, *P. laboriosa* workers showed a novel "flee-return" strategy (fleeing over a 20-cm distance and returning to the source) instead of escaping definitively from the source and displayed ritualized behavior (i.e., fleeing, raising the gaster, flexing the gaster). These types of behavior appeased *C. brutus* workers and enabled *P. laboriosa* to avoid overt aggression and to exploit the source in spite of the presence of a competitor.

C. brutus also exhibited ritualized behavior during the duels (i.e., back-and-forth jerking of the body, series of light bites on a leg). *C. brutus* intimidated *P. laboriosa* rather than really attacking it. This ritualization, used at an interspecific level, may be the result of a coevolutionary process or the effect of learning that certain types of behavior are beneficial. In any case, both species benefit from the possibility of exploiting large permanent food sources through confrontations that never lead to overt aggression.

Introduction

Numerous studies have shown how ants exploit resources in their environment. The complementary nature of the diets of competing species and their spatial-temporal distribution play a fundamental role in access to food sources (Lévieux, 1976; Hölldobler and Wilson, 1990).

Ritualized aggressivity has often been recorded in intraspecific competition. During confrontations between conspecific neighboring nests of *Myrmecocystus mimicus*, 200 or more workers of each colony engaged in ritualized display fights

called territorial tournaments. Each worker attempted to dislodge its opponent through various types of menacing behavior; for example, bending sideways, showing lateral displays, raising the gaster or occasionally climbing onto pebbles (Hölldobler, 1981). In *Camponotus socius*, the back-and-forth jerking of the body was considered by Hölldobler (1971) to be a ritualization of the more primitive "mandible pulling" displayed by *C. sericeus*. In the *Formica rufa* group and in *C. americanus*, alien workers confronted one another in a ritualized version of "formic acid spraying" (Le Moli and Parmigiani, 1982; Carlin and Hölldobler, 1983). In *Iridomyrmex purpureus* and *Messor aciculatus*, when hostile workers of two neighboring nests encountered one another, they engaged in a kind of ritualized combat which consisted of "boxing" each other with their forelegs (Ettershank and Ettershank, 1982; Yamaguchi, 1995).

Few studies have been undertaken on interspecific competition (Kugler, 1984; Plateaux, 1984; Fellers, 1987; Banks and Williams, 1989; Savolainen, 1991) and only a few have described the types of behavior engendered by the competition for food (Hölldobler, 1986; Gordon, 1988).

Among tropical arboreal ants, one can distinguish "dominant" species, characterized by extremely populous societies (several hundreds of thousands to several million individuals) and highly developed interspecific as well as intraspecific territorial behavior. As a result, their territories are distributed in a mosaic pattern in the forest canopy. They tolerate on their territory nonterritorial and less populous species (about one thousand individuals) classified as "nondominant" (Room, 1971; Majer, 1972, 1976; Leston, 1973). Nonetheless, species do exist whose status is intermediary. In general, they behave like nondominant species, but are capable, under certain conditions, of defending a territory. They are, as such, cited as subdominant. *Polyrhachis laboriosa* and *Camponotus brutus* fall into this latter category (Dejean et al., 1994a). They are capable of excluding certain dominant species from their territory, but share exploitation zones when they are syntopic.

We decided to study the behavioral interactions between *P. laboriosa* and *C. brutus* during the shared exploitation of a sugary food source under close-to-natural conditions.

Materials and methods

In nature, one can observe competition between workers of *C. brutus* and *P. laboriosa* for large sugary food sources. Our objective was to reproduce competition under close-to-natural conditions of observation, in order to easily verify the functioning of territorial overlapping and to analyze behavior.

P. laboriosa and *C. brutus* live in pioneer vegetation in the skirts of forests, along the banks of rivers or the side of paths, and in orchards (i.e., citrus, mango, cacao) (Leston, 1973; Dejean et al., 1992). They are both likely to play a role in the ecological equilibrium of an area of obvious economic interest.

Colonies of *P. laboriosa* are polycalic. Each nest contains from 1000 to 10000 workers (Mercier et al., in prep.). The nests are built from leaves bound together with vegetal debris, saliva, and spider silk (Collard, 1932). Workers forage alone and exploit extrafloral nectaries, tend Homoptera, and can be predatory. They use group

recruitment for large sugary food sources or large prey retrieval (Mercier, 1992; Dejean et al., 1994b; Mercier et al., in prep.). In orchards, *P. laboriosa* can be syntopic with both dominant and nondominant species (Leston, 1973; Majer, 1976).

Colonies of *C. brutus* are also polycalic. They build their nests on the ground under old tree stumps, in tree trunks, in the old hollow branches of trees, or in association with epiphyte ferns. Even though it is polyphagous, *C. brutus* mainly tends Homoptera.

Experimental device

A series of preexperiments using two colonies of *P. laboriosa* and two of *C. brutus* enabled us to finetune a definitive experimental setting which reproduces natural conditions. The ants were left to explore freely the balcony (13×3 cm) of a building in Yaounde, Cameroon. One colony of *P. laboriosa* had built its nest in a 1.5-meter high *Bridelia micrantha* (Euphorbiaceae). A second *B. micrantha*, parasitized by Coccidae, was 2 meters away from the nest of *P. laboriosa*. The honeydew of the Coccidae fell onto the floor over a surface of 60×100 cm. One colony of *C. brutus* nested in a flower box containing *Alchornea cordifolia* (Euphorbiaceae) parasitized by Aphididae. An abundant and permanent source of honey was placed on a table (1.2 m×0.6 m×0.8 m) 3 meters away from the nest of *C. brutus* and 9 meters from the nest of *P. laboriosa*.

Daily rhythms of activity

During the months of April and May 1993 (sunrise at 6:30 a.m.; sunset at 6:30 p.m.), we studied the daily rhythms of activity of *P. laboriosa* and *C. brutus* over two control zones and over the zone where competition occurred. The *Bridelia micrantha* parasitized by Coccidae constituted the control zone of *P. laboriosa*. The species being diurnal, data (number of workers present) were taken each half hour from 5 a.m. to 9 p.m. during 10 days and each hour from 9 p.m. to 5 a.m. during 5 days. The control zone of *C. brutus* was the *Alchornea cordifolia* parasitized by Aphididae. A first series of data gathered each hour over a 24-hour period was fine-tuned by two other series of data taken over 20 nonsuccessive days: (1) each hour between 5 a.m. and 8 a.m. and between 5 p.m. and 8 p.m. and (2) every three hours during the rest of the 24-hour period. The competition zone was the 30-cm diameter area around the honey source; data were gathered every hour over a period of 5 days.

Interspecific competition over a food source

Encounters between *P. laboriosa* and *C. brutus* were observed for 1-hour periods at different times of the day. We noted the behavior of the ant originating the interaction and the continued behavioral interactions between the two ants. We were, thus, able to define behavioral sequences as well as their frequency.

Results

Daily Rhythms of Exploitation (Fig. 1)

During the night, only *C. brutus* occupied the food source, whereas during the day, there were interactions between the two species. Interactions occurred during three periods: in the morning with the arrival of *P. laboriosa*; in the daytime when both species are actively foraging; and in the evening with the departure of *P. laboriosa*.

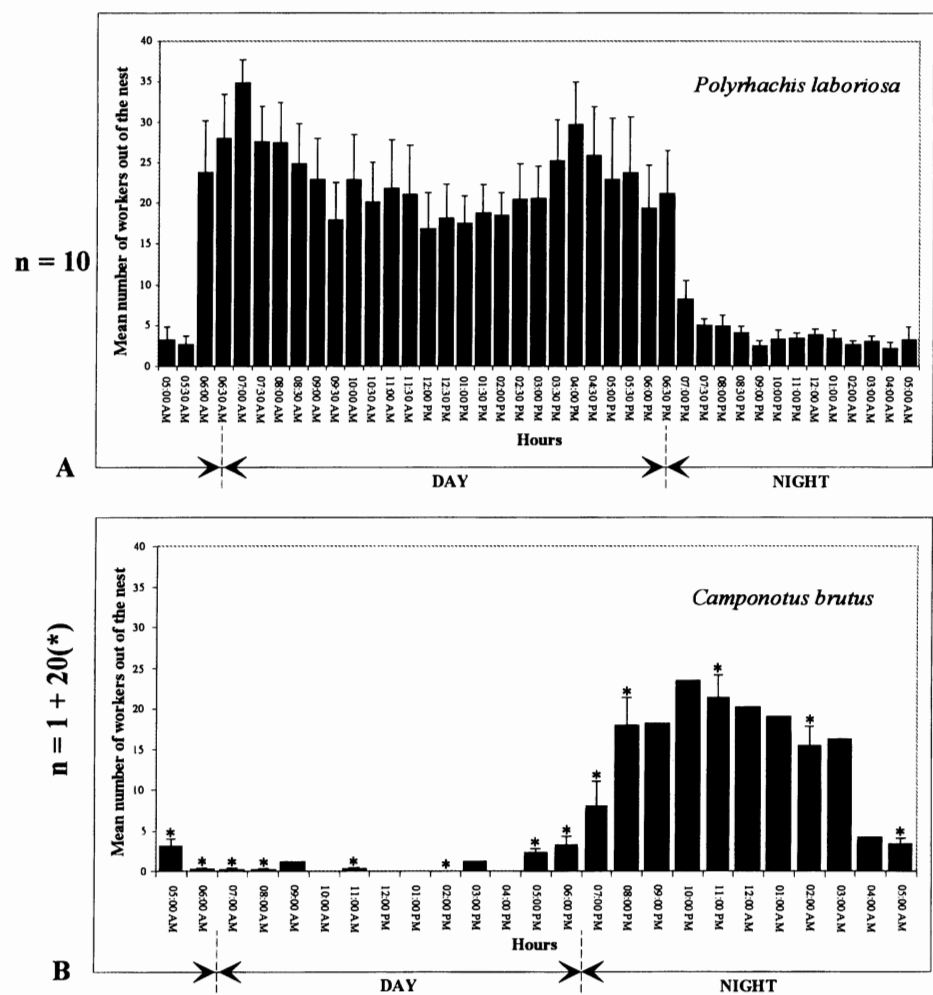


Figure 1. Rhythm of daily activity of *P. laboriosa* and *C. brutus* (local time). A: Control rhythm of *P. laboriosa* (n = 10). B: Control rhythm of *C. brutus* (n = 1 + 20*). C: Rhythm of *P. laboriosa* and *C. brutus* on the same source (n = 5). *: the standard error is based on the data taken over 20 non-successive days

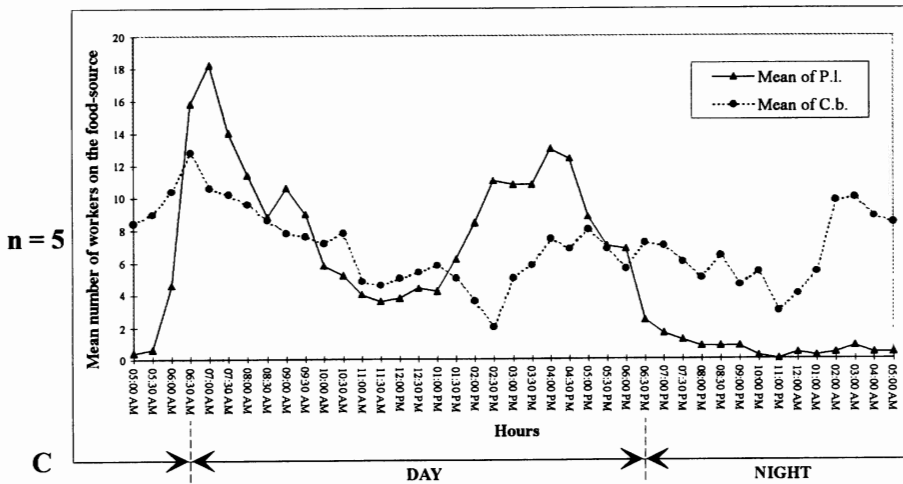


Figure 1 (continued)

In the control area, *P. laboriosa* had a diurnal and bimodal rhythm of exploitation, with peaks in activity occurring around 7 a.m. and 4 p.m. Workers activity began at dawn (6 a.m.) and finished suddenly at dusk (7 p.m.). During the day, permanent activity diminished appreciably during the hottest hours (12 p.m. to 1 p.m.). At dusk, workers which were far away from the nest, remained there all night. *C. brutus* had a nocturnal rhythm of exploitation (6:30 p.m. to 6 a.m.) with a maximum of activity around 11 p.m.

In a situation of competition, the rhythm of exploitation of *P. laboriosa* remained identical to the control rhythm. During the day, workers of *P. laboriosa* were more numerous than those of *C. brutus* (4–18 vs. 2–10). Between 6 p.m. and 7 p.m., this number dropped rapidly. There was no activity during the night. The rhythm of exploitation of *C. brutus* differed from the control rhythm. It was spread over 24 hours. The main period of activity was no longer strictly nocturnal, but shifted to the period 2 a.m. to 10:30 a.m. The number of *C. brutus* workers increased between 6 a.m. and 6:30 a.m. when *P. laboriosa* arrived at the source. From 10:30 a.m. to 3:30 p.m., at least 2 to 6 workers of *C. brutus* stayed permanently at the sugar source. Between 4 p.m. and 5 p.m., several more workers of *C. brutus* arrived at the source; some of them exploited the source, whereas others actively sought out workers of *P. laboriosa* in order to chase them away.

Interspecific competition

Competition between *P. laboriosa* and *C. brutus* around the food source occurred each time a worker from one species encountered a worker from the other. The behavioral sequences observed were all originated by pairs of ants. Several other workers were found around the site of the encounter, but they never interfered.

Definitions of the observed behavior

- “Abandoning” (Ab): the worker stops its aggressive behavior and takes up its activity without taking the presence of the other into account.
- “Back-and-Forth Jerking of the Body” (BFJB): this is the same as described in *C. socius* by Hölldobler (1971). However, it is directed toward the gaster or the legs of the opponent.
- “Climbing on the Intruder and Strongly Biting” (CISB): *C. brutus* climbs onto the abdomen and/or the thorax of *P. laboriosa* and bites it at the level of the petiole or thorax.
- “Fighting” (Fi): the *P. laboriosa* worker turns around, grips the *C. brutus* worker with its legs, and tries to bite it. After few seconds of combat, the two antagonists let each other go and go to opposite sides to clean themselves.
- “Flexing the Gaster” (FG): the *P. laboriosa* worker puts itself into a position of defense, the flexed gaster comes into contact with a part of the body of the *C. brutus* worker (there is never “formic acid spraying”: the part of the body in contact with the tip of the gaster is never wet, as during full attacks in intra-specific encounters).
- “Fleeing” (Fl): the worker, which is immobile or moving slowly, quickly moves away once it comes into contact with the antennae or mandibles of the competing ant.
- “Ignoring the intruder” (Ign): the close presence of a *P. laboriosa* worker does not provoke a reaction in *C. brutus*.
- “Immobility” (Im): the worker is immobile on the food source; it might be in the process of absorbing honey.
- “Moving” (M): exploration of the substratum or active search for an eventual intruder. This behavior always begins the observed behavioral sequence.
- “Moving away at Contact” (MatC): antennal contact between a *C. brutus* worker and one of *P. laboriosa*, resulting in two possibilities. If the latter is immobile at the time of contact, it turns around. If it is moving forward, it changes direction. Its speed increases, but remains lower than the speed at which it would flee.
- “Moving away before Contact” (MbC): the same reaction as above, but the change in direction occurs before contact.
- “Moving Toward the Intruder” (MTI): the competing ant, having perceived the presence of the intruder, will advance toward it.
- “Raising the Gaster” (RG): the gaster of *P. laboriosa* is raised horizontally toward the back. *C. brutus* momentarily continues the “back-and-forth jerking of the body”, directed toward the gaster of its opponent. After a few seconds, the attack is finally stopped.
- “Returning to the Source” (RS): after fleeing, the worker moves steadily, slows down or stops, and finally makes a U-turn and returns to the source.
- “Series of Light Bites on a Leg” (SLBL): the *C. brutus* worker lightly bites a leg of *P. laboriosa* several times.
- “Staying” (S): the worker stays in place.
- “Staying/Moving” (S/M): the *P. laboriosa* worker resists the attacks of its opponent, either by staying in place or by advancing slowly over a length of 1 to 2 cm.
- “Strongly Biting” (SB): the *C. brutus* worker bites a leg of *P. laboriosa* and holds its grip.

Analysis of behavioral sequences between P. laboriosa and C. brutus

The six most frequent sequences, out of the 22 different sequences recorded, represented 66% of the total cases (Tab. 1). They were characterized either by *P. laboriosa* avoiding *C. brutus* (seq. 3 and 7) or by *C. brutus* attacking *P. laboriosa* (seq. 8, 9, 10, and 21). Duels (57.4% of the interactions; seq. 1, 2, and 8 to 22) only took place at the source. In the other 42.6% cases, no aggressivity occurred between the two workers, with one avoiding the other.

P. laboriosa workers triggered only 18.6% of the total interactions versus 81.4% for *C. brutus*. Moreover, *P. laboriosa* workers avoided *C. brutus* before (12.4%; seq. 3) or at contact (5.8%; seq. 4) rather than displaying aggressivity (0.4%; seq. 1 and 2). In comparison, attacks by *C. brutus* represented 57% of the encounters (seq. 8 to 22). Most of the duels ended with a very low level of aggressivity, "a series of light bites on a leg" being the most aggressive behavior. These types of behavior (BFJB; SLBL) were sufficient for each species to intimidate the opponent (seq. 2, 8 to 12, 15 and 16; 39.2%). In the other duels, the level of aggressivity was greater (from strong biting to fighting), but it never resulted in injuries or the death of one of the two antagonists (seq. 1, 13, 14, 17 to 22; 18.2%).

When attacked, *P. laboriosa* broke contact by fleeing about 20-cm and then always returned to the food source (seq. 8, 9, 11, 13 to 15, 17, 21 and 22; 41.1%). In the other cases, it resisted *C. brutus* by staying at the source (seq. 1, 2, 10, 12, 16, 18 to 20; 16.3%).

The workers of *P. laboriosa* raised their gaster in 19.5% of the cases (seq. 9 and 10), so that *C. brutus* always stopped its attack, then groomed itself, or moved slowly around the source. We considered that *C. brutus* was appeased, because when *P. laboriosa* remained in place without raising the gaster (seq. 18), the level of aggressivity of *C. brutus* always increased. The duel then turned into a real, but extremely short, fight. The workers separated without either having been harmed.

Relationships between the different sequences and the rhythm of activity of the ants

There were significantly more interactions between *P. laboriosa* and *C. brutus* in the morning than in the evening, when workers of both species were more numerous at the source ($X^2 = 31.1$; $P < 0.0001$; Tab. 2).

The sequences originated by *P. laboriosa* were more frequent in the evening, when new workers of *C. brutus* arrived. Shortly after, the workers of *P. laboriosa* went back to their nest (seq. 1 to 4). In the morning, *P. laboriosa* workers moved before contact less frequently than in the afternoon or in the evening (seq. 3) or moved at contact less frequently than in the evening (seq. 4). They exploited the food source until they came into contact with *C. brutus*. Although *P. laboriosa* workers attacked *C. brutus* workers three times (seq. 1 and 2), more often than no they went back to their nest, rather than attack the opponent.

The sequences originated by *C. brutus* were more frequent in the morning when *P. laboriosa* workers arrived (seq. 8 to 22). The duels were also more frequent, as *P. laboriosa* workers more frequently resisted the attacks of *C. brutus* (significant difference between the morning and the evening; seq. 10, 12, 16, 18, 19, and 20). On

Table 1. Description of the behavioral sequences between *P. laboriosa* and *C. brutus*

Sequence	1	2	3	4	Display	Sequence	5	6	7	Display						
Behavior of <i>P. laboriosa</i>	M MTI	M MTI	M MTI	M	Moving Moving Toward the Intruder Moving away before Contact Moving away at Contact Back and Forth Jerking of the Body Flexing the Gaster	Behavior of <i>C. brutus</i>	M Ign	M MTI	M MTI	Moving Ignoring Moving Toward the Intruder						
Response of <i>C. brutus</i>	FI	FI	Im	Im	Immobility Fleeing	Response of <i>P. laboriosa</i>	MbC	MatC		Moving away before Contact Moving away at Contact						
N° of seq.	1	2	92	43	Total: 138	N° of seq.	46	44	90	Total: 180						
Sequence	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Display
Behavior of <i>C. brutus</i>	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	M MTI BFJB	Moving Moving Toward the Intruder Black and Forth Jerking of the Body
Response of <i>P. laboriosa</i>	RG	RG	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	S/M	Raising the Gaster Staying or Moving
Response of <i>C. brutus</i>			SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	SLBL	Series of Light Bites on a Leg Strongly Biting Climbing on the Intruder and Strongly Biting
Response of <i>P. laboriosa</i>			S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	Staying Flexing the Gaster
Response of <i>C. brutus</i>		Ab	Ab		Ab	SB	SB	SB	Ab	SB	SB	SB	SB	SB	SB	Strongly Biting Abandoning
Response of <i>P. laboriosa</i>	FI RS	FI RS		FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	FI RS	Fighting Fleeing Returning to the Source
N° of seq.	101	72	72	20	19	17	20	2	2	5	12	5	8	61	6	Total: 422

Total number of observations: 740.

Table 2. Relationship between the different sequences and the rhythm of activity of the ants

Display	Sequence	morning: 6 a.m. – 7 a.m. vs afternoon: 12 p.m. – 1 p.m.	morning: 6 a.m. – 7 a.m. vs evening: 6 p.m. – 7 p.m.	afternoon: 12 p.m. – 1 p.m. vs evening: 6 p.m. – 7 p.m.
Moving by <i>P. laboriosa</i>	1 to 4	morning < afternoon $X^2 = 8.60, P = 0.0034$	morning < evening $X^2 = 21.30, P < 0.0001$	afternoon < evening $X^2 = 5.99, P = 0.0144$
Moving before contact	3 and 6	morning < afternoon $X^2 = 20.10, P < 0.0001$	morning < evening $X^2 = 5.12, P = 0.0237$	N.S.
	3	morning < afternoon $X^2 = 16.60, P < 0.0001$	morning < evening $X^2 = 12.90, P = 0.0003$	N.S.
Moving at contact	4 and 7	N.S.	morning < evening $X^2 = 13.10, P = 0.0003$	afternoon < evening $X^2 = 36.70, P < 0.0001$
	4	N.S.	morning < evening $X^2 = 6.77, P = 0.0092$	afternoon < evening $X^2 = 20.10, P < 0.0001$
	7	N.S.	morning < evening $X^2 = 4.39, P = 0.0362$	afternoon < evening $X^2 = 13.90, P = 0.0002$
Attacks by <i>C. brutus</i>	8 to 22	morning > afternoon $X^2 = 12.10, P = 0.0005$	morning > evening $X^2 = 23.10, P > 0.0001$	afternoon > evening $X^2 = 5.46, P = 0.0194$
	12	morning > afternoon $X^2 = 11.40, P = 0.0007$	morning < evening $X^2 = 3.83, P = 0.0089$	N.S.
Resistance by <i>P. laboriosa</i>	10, 12, 16, 18, 19, and 20	morning > afternoon $X^2 = 15.7, P < 0.0001$	morning > evening $X^2 = 20.9, P < 0.0001$	afternoon > evening $X^2 = 4.74, P = 0.0295$
	12	morning > afternoon $X^2 = 11.40, P = 0.0007$	morning > evening $X^2 = 3.83, P = 0.0089$	N.S.
Raising the gaster by <i>P. laboriosa</i>	9 and 10	N.S.	morning > evening $X^2 = 4.86, P = 0.0275$	afternoon < evening $X^2 = 6.73, P = 0.0095$

the other hand, *P. laboriosa* workers raised their gasters less frequently in the evening, when they were ready to go back to their nest, than at other times of the day (seq. 9 and 10).

Discussion

Generally, during interspecific competition over a permanent food source, each ant colony adjusts its foraging period to that of the other, thereby optimizing the time needed for harvesting. One of the antagonists can constantly harrass its rival, steal its prey, or obstruct the entrances to its nest (Hölldobler, 1982, 1986; Gordon, 1988; Banks and Williams, 1989; Savolainen, 1991). The ant which has been attacked is led to reduce or move its activity in time or space, or even to change its diet (Leston, 1973; Majer, 1976; Kugler, 1984; Fellers, 1987; Greenslade, 1987; Savolainen, 1991). An equilibrium might also be established, which is characterized by a temporal reduction in the simultaneous presence of the antagonists at the source. In this case, each species forages at the permanent source, but for less time than if it were alone (Swain, 1977 in Hölldobler and Wilson, 1990; Hölldobler, 1986). During hinge periods, conflicts can be seen during which the species that begins its foraging activity chases the other away from a food supply. These conflicts often end up with cases of mutilation or even death.

Daily rhythm of activity

The present results show that during competition for a large permanent food source *P. laboriosa* kept its rhythm of exploitation, while *C. brutus* shifted its rhythm in order to permanently occupy and defend the source. Therefore, this situation differed from those previously known, the overlapping of periods of exploitation being spread out over the entire daylight period (12 hours).

Interspecific competition

The joint exploitation of the same food source for 12 hours each day (neither of the two species changed its diet) was possible because the two species were less aggressive than competing species in other studies. Only a few conflicts between *P. laboriosa* and *C. brutus* involved high levels of aggressivity, and they resulted in neither mutilation nor death. The majority of the encounters resulted in duels containing ritualized displays, such as the "back-and-forth jerking of the body", "a series of light bites on a leg", the "flee-return" strategy, and the "raising" and the "flexing" of the gaster.

Mc Farland (1981) defined ritualization as "an evolutionary process by which behavioral patterns become modified to serve communication". Ritualized displays occur during intraspecific competition. They frequently become stereotyped in form and incomplete in their execution, involve a change in function or a change in motivation, and are often accompanied by the evolution of special markings.

In the present results, the ritualization of conflict appeared at the interspecific level. It is reminiscent of the types of ritualization known in intraspecific competition (Hölldobler, 1971, 1981; Ettershank and Ettershank, 1982; Le Moli and Parmigiani, 1982; Carlin and Hölldobler, 1983). Previous data on ritualization at the interspecific level were only obtained from laboratory observations of food exchanges during aggressive confrontations (Bhatkar, 1983; Kloft, 1983).

Ritualized behavior patterns

Hölldobler (1971) described the “back-and-forth jerking of the body” in *C. socius* as an apparent ritualization of the more primitive “mandible pulling” displayed by *C. sericeus*. This behavior, also observed in *C. brutus*, was used to intimidate the intruder. It was directed toward the gaster or the legs of *P. laboriosa* rather than toward its head.

In the same manner, “a series of light bites on a leg” can be considered as a ritualized biting behavior, because it involved a change in function. In fact, *C. brutus* seized and immediately released a leg of *P. laboriosa*, rather than biting it. This sequence was repeated several times, in order to intimidate *P. laboriosa*.

The workers of *P. laboriosa* demonstrated a peculiar behavior which we call “flee-return”. When confronted with *C. brutus*, they first led or moved away. This break in contact permitted them to avoid direct confrontation, mainly provoked by *C. brutus*. This behavior is a kind of ritualized flight because *P. laboriosa* did not leave the food source regardless of the level of aggressivity of the competing ant. After fleeing over a maximum distance of 20 cm, the ant always made a U-turn and quickly returned to the food source, which it exploited until the next duel.

The “raising of the gaster” displayed by *P. laboriosa* and the resulting inhibition of aggressivity in *C. brutus* were an integral part of the process of ritualization. *P. laboriosa* likely emitted an allomone (venom) as did *Formicoxenus provancheri* when faced with its host *Myrmica incompleta* (Lenoir et al., 1992). In that case, the emission of a droplet of volatile liquid was quite visible.

Faced with strong attacks by *C. brutus*, *P. laboriosa* sometimes demonstrated a “flexing of the gaster” directed toward the alien. However, “venom spraying” was never observed. This display seems to be a ritualized version of “formic acid spraying” already known in the *F. rufa* group and *C. americanus* (Le Moli and Parmigiani, 1982; Carlin and Hölldobler, 1983).

In conclusion, *P. laboriosa* obviously benefits from this situation because it can exploit large food sources permanently occupied by a competitor. With regard to *C. brutus*, one can ask why it provokes ritualized duels with *P. laboriosa* rather than trying to rid it from the source. The time spent chasing away *P. laboriosa* workers is at the expense of time for foraging, but most of the intimidations are successful. This permits *C. brutus* to avoid full attacks with venom spraying by *P. laboriosa*. This very effective venom (1) enables individuals to kill very large prey (Dejean et al., 1994b), (2) permits *P. laboriosa* workers to decimate *Crematogaster* spp. during interspecific competition, and (3) is at the origin of the death of both workers during diadic encounters in intraspecific competition (Mercier and Dejean, in prep.).

Even if we present evidence of mutualistic behavior, we cannot assert that (1) the ritualization was developed at an interspecific level during a coevolutionary selection process or (2) it is the result of workers learning to select certain behavior displays from their repertoire that have desirable effects. On the other hand, and without having been proven, it could be that the coexistence of two subdominant species permits them to keep competing dominant species from a territory.

Acknowledgements

This work was supported by a CAMPUS project of the French Ministry of Cooperation (108/CD/90). We are grateful to the anonymous reviewers for their helpful comments.

References

- Banks, W.A. and D.F. Williams, 1989. Competitive displacement of *Paratrechina longicornis* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae) from baits by fire ants in Mato Grosso, Brazil. *J. Entomol. Sci.* 24:381–391.
- Bhatkar, A.P., 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance. In: Social insects in the tropics. P. Jaisson ed., Presses de l'Université Paris XIII, Villetaneuse, 2:105–123.
- Carlin, N.F. and B. Hölldobler, 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science* 222:1027–1029.
- Collart, A., 1932. Une fourmi qui utilise la soie des araignées (*Polyrhachis laboriosa* F. Smith). *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.* 8:1–4.
- Dejean, A., L. Zapfack, P.R. Ngnegueu, D. McKey and M. Belin, 1992. Relations plantes-fourmis en lisière de forêt et dans la clairière. In: Biologie d'une canopée de forêt équatoriale II. Rapport de mission: radeau des cimes Octobre – Novembre 1991, réserve de Campo, Cameroun. F. Hallé et O. Pascal, ed., Fondation Elf. pp. 87–94.
- Dejean, A., Amougou Akoa, C. Djieto-Lordon and A. Lenoir, 1994a. Mosaic ant territories in an African secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 23:275–292.
- Dejean, A., A. Lenoir and E.J. Godzinska, 1994b. The hunting behavior of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology* 23:293–313.
- Ettershank, G. and J.A. Ettershank, 1982. Ritualized fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* Smith (Hymenoptera: Formicidae). *J. Austr. Entomol. Soc.* 21:97–102.
- Fellers, J.H., 1987. Interference and exploitation in guild of woodland ants. *Ecology* 68:1466–1478.
- Gordon, D.M., 1988. Nest-plugging: interference competition in desert ants (*Pogonomyrmex barbatus* and *Novomessor cockerelli*). *Oecologia* 75:114–118.
- Greenslade, P.J.M., 1987. Environment and competition as determinants of local geographical distribution of five meat ants, *Iridomyrmex purpureus* and allied species (Hymenoptera: Formicidae). *Aust. J. Zool.* 35:259–273.
- Hölldobler, B., 1971. Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). *Z. Vergl. Physiol.* 75:123–142.
- Hölldobler, B., 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9:301–314.
- Hölldobler, B., 1982. Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera: Formicidae) during foraging. *Oecologia* 52:208–213.
- Hölldobler, B., 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia* 69:12–15.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

- Kloft, W. J., 1983. Interspecific trophallactic relations between ants of different species, genera and subfamilies – an important strategy in population ecology. *Annals of Entomology* (India), 1:85–86.
- Kugler, C., 1984. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. *Biotropica* 16:227–234.
- Le Moli, F. and S. Parmigiani, 1982. Intraspecific combat in the red-wood ant (*Formica lugubris*, Zett.). *Aggr. Behav.* 8:145–148.
- Lenoir, A., C. Errard, A. Francoeur and R. Loiselle, 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 39:81–97.
- Leston, D., 1973. The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *PANS*, London 19:311–341.
- Lévieux, J., 1976. Nutrition des fourmis tropicales. V. Eléments de synthèse. Le mode d'exploitation de la biocénose. *Ins. Soc.* 24:235–260.
- Mc Farland, D., 1981. The Oxford companion to Animal Behaviour. Oxford University Press, Oxford. 657 pp.
- Majer, J. D., 1972. The ant-mosaic in the Ghana cocoa farms. *Bull. Ent. Res.* 62:151–160.
- Majer, J. D., 1976. The maintenance of the ant-mosaic in the Ghana cocoa farms. *J. Applied Ecol.* 13:123–144.
- Mercier, J. L., 1992. Structure sociale et organisation du milieu chez *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera: Formicidae). DEA Thesis, *Université Paris-Nord*. 22 pp.
- Plateaux, L., 1984. Repartition of the two ants *Leptothorax nylanderi* and *L. parvulus* and competition in the field between them. *Actes Coll. Ins. Soc.* 1:191–201.
- Room, P. M., 1971. The relative distributions of ants species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.* 40:735–751.
- Savolainen, R., 1991. Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28:1–7.
- Yamaguchi, T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the Harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc.* 42:89–101.

Received 22 December 1994;
revised 27 April and 14 June 1995;
accepted 19 June 1995.

**4.6 AGGRESSIVE BEHAVIOUR AMONG AFRICAN ARBOREAL FORMICINE ANTS
DURING INTERSPECIFIC COMPETITION
(ARTICLE 3)**

Running title: Mercier *et al.*: Competition among tropical ants.

1: *Laboratoire d’Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS N°2214*

Université Paris-Nord, France.

2: *Laboratoire d’Ethologie et Pharmacologie du Comportement*

Université F. Rabelais de Tours, France.

**Aggressive behaviour among African arboreal formicine ants
during interspecific competition.**

JEAN-LUC MERCIER ^{1,2}, ALAIN DEJEAN ¹ & ALAIN LENOIR ².

Abstract. *Polyrhachis laboriosa*, *P. weissi* and *Oecophylla longinoda* are three syntopic ants of the African equatorial forest that share territories actively defended by the latter species. Although they occupy three different ecological niches (characterised by different nesting areas, diet, rhythms of activity, status of dominance in the ant mosaic), they are in competition for the exploitation of large, permanent food sources. *P. laboriosa* is a "sub-dominant" species (i.e. "non-dominant" species able in certain situations to reach the status of "dominant"), that we studied when confronted with *O. longinoda* ("dominant" species with large populations, defending at both intra- as well as interspecific levels territories distributed in a mosaic pattern in the forest canopy) and with *P. weissi* ("non-dominant" species with smaller colonies, tolerated on the territory of the "dominant" species). In the communities of arboreal ant species able to share the same trees, intimidating ritualised behaviour (i.e. opening mandibles, bending the gaster, posture with opened mandibles and antennae apart, facing each other with their mandibles touching), swift moving by the "sub-dominant" and "non-dominant" species, resistance to the venom of other species and probably repellent or appeasing odours permit coexistence. In such a this situation, the colonies of "sub-dominant" species can develop on the territories of "dominant" and share resources with them without the loss of individuals during fighting. "Non-dominant" species develop the same strategies when facing "sub-dominant" ones.

Introduction

According to Hölldobler & Wilson (1990), "a territory is defined as an area occupied more or less by an animal or group of animals by means of repulsion through overt defence or advertisement." Aggression and interference competition have been known to play key roles in the organisation of ant communities. Among tropical arboreal ants, "dominant" species are principally characterised by highly developed intraspecific and interspecific territoriality. As a result, their territories are distributed in a mosaic pattern in the forest canopy, of which they exclude all the other dominant species (Majer, 1972; Leston, 1973; Hölldobler & Wilson, 1978; Majer *et al.*, 1994). On the contrary, they tolerate on their own territory "non-dominant" species, which are less aggressive and do not defend a territory (Majer, 1993; Mercier *et al.*, 1994). Nonetheless, species do exist whose status is intermediary. Generally, they behave like "non-dominant" species, but are capable, under certain conditions, of defending a territory and they are, as such, cited as "sub-dominant" (Majer, 1976a, b).

Intraspecific and interspecific competition often involve wounds and death of one or both of the belligerents. Nevertheless, certain mechanisms do exist, which function is to limit the cost of such interactions for both species. For example, the complementary nature of the diets of competing species and their spatial-temporal distribution allow them to access to food sources and limiting competitive interactions (Lévieux, 1976; review by Hölldobler & Wilson, 1990). Furthermore, certain ant species have evolved ritualised aggressive behaviour (Hölldobler, 1971, 1981, 1982; Ettershank & Ettershank, 1982; Le Moli & Parmigiani, 1982; Carlin & Hölldobler, 1983; Yamaguchi, 1995). Ritualisation is frequent in Vertebrates and Mc Farland (1981) defined it as "an evolutionary process by which behavioural patterns become modified to serve communication". Ritualised displays frequently become stereotyped in form and incomplete in their execution, involve a change in function, a change in motivation, and are often accompanied by the evolution of special markings. If numerous studies have been undertaken on intraspecific ritualisation (review in Hölldobler & Wilson, 1990; Mercier *et al.*, 1997), only a few have described ritualised behaviour engendered by interspecific competition (Bahtkar, 1983; Kloft, 1983; Mercier & Dejean, 1996). Previous studies on intraspecific and interspecific ag-

gressive behaviour involving workers of *Polyrhachis laboriosa* F. Smith showed that ritualised displays only occurred when the level of aggression between both belligerents remained low (Mercier & Dejean, 1996; Mercier *et al.*, 1997). Moreover, studies concerning the establishment of arboreal ant mosaics only provide information about behavioural interactions between the "dominant" species. They do not take care of interactions involving "non-dominant" and "sub-dominant" species. So we hypothesised that ritualised behaviour: (1) would occur during interspecific competition between *P. laboriosa* and other species and would be more frequent than observed within the mosaics; (2) would occur during less aggressive interactions between two species at different levels in the hierarchy.

Therefore, we decided to study the behavioural interactions of workers of a "sub dominant" species (*P. laboriosa* was chosen because it evolves intraspecific and interspecific ritualisation (Dejean *et al.*, 1994a; Mercier & Dejean, 1996; Mercier *et al.*, 1997)) when faced with workers of a "dominant" species (*O. longinoda* was chosen because it tolerates *P. laboriosa* on its territory and its territoriality is well known (Hölldobler, 1979, 1983; Hölldobler and Wilson, 1978; Dejean and Beugnon, 1991)); and when faced with workers of a "non-dominant" species of the same genus (*P. weissi* was chosen because it can share tree foliage with *P. laboriosa*; Mercier, pers. obs.).

Materials and methods

The Ant Species

P. laboriosa, *O. longinoda* and *P. weissi*, although recorded in the canopy of old tropical forests, live more often in the skirts of forests, along the banks of rivers or the sides of paths and in orchards (i.e., citrus, mango, cacao) (Majer, 1972, 1976a, b; Leston, 1973; Dejean *et al.*, 1992; Mercier, pers. obs.). Table 1 shows the main characteristics of each species.

Description of the behavioural displays

Escape displays

Fleeing: when the ant came into contact with the competitor, it immediately changed direction and increased its speed, escaping in opposite direction to the competitor.

Avoidance: when the ant came into contact with the competitor, it immediately changed direction but increased its speed only over 5 to 10 cm, then pursued its foraging.

Non-aggressive displays

Ignoring: the worker did not take care of the competitor and pursued its foraging without changing direction.

Agonistic displays

Mandibles opening: the ant remained immobile, with the mandibles opened, threatening the competitor. This display is considered as a ritualised version of "biting" and has in this situation a dissuasive function (Hinde, 1970; Hölldobler & Wilson, 1977, 1978; De Vroey & Pasteels, 1978).

Gaster bending: when not followed by venom spraying, this display may have a dissuasive function, so that it is considered then as a ritualised version of "formic acid spraying" (Le Moli & Parmigiani, 1982; Carlin & Hölldobler, 1983; Mercier & Dejean as "Flexing the gaster" in *P. laboriosa*, 1996). This ritualised behaviour was also observed in *Myrmica rubra* (De Vroey & Pasteels, 1978).

Gaster raising: as above, this display has an appeasing function in *P. laboriosa* and was already observed during interspecific competition (Mercier & Dejean, 1996). It is accompanied with opening mandibles in *O. longinoda*, and has a dissuasive function.

Drumming: the workers of *P. laboriosa* hit the substrate with the tip of their gaster, making a rattling noise. This is considered as an alarm behaviour.

"Outstretching posture": The worker remains immobile and oriented toward the intruder. Its body is forward, antennae are tilted back, mandibles apart, and the midlegs and hindlegs are outstretched backward (see Fig. 1); this posture seems to permit the swift backward movement of the body if needed.

Full attack: one worker violently attacked the competitor, biting it and bending the gaster until the intruder escaped.

Except for drumming, "outstretching posture" and full attack, the displays described in this section have been already described as ritualised displays in other studies. Their occurrence as ritualised displays in this study will be discussed.

Experimental Set-up

Encounters were performed between *P. laboriosa* and *O. longinoda* and between *P. laboriosa* and *P. weissi*. One colony of two different species was collected in the same time and reared on a balcony (13m x 3m) of a building in Yaoundé, Cameroon. They were free to explore over it and were regularly but independently fed with honey. In total, we collected from different areas several kilometres distant, four different colonies of *O. longinoda* (during four different periods), eight different colonies of *P. laboriosa* (four for studying confrontations with *O. longinoda* and four for confrontations with *P. weissi*) and four different colonies of *P. weissi* (during four different periods). Everyday, pairwise encounters were recorded during 1H-periods at different times of the day corresponding to the periods when workers of both species were more numerous (see Table 1, circadian rhythm; Dejean, 1991; Mercier and Dejean, 1996). During these periods, we placed a prey on a table free of access for both species. The observers were forced to wait for situations when workers of the two competing species were present at the same time near the prey and interacted. For that reason, each series of experiments between two colonies lasted between two to four months.

Small numbered Tettigonidae larvae easily transportable by a worker of *P. laboriosa* (< 1 cm), or large numbered Tettigonidae not transportable by a single worker (> 4 cm), were used as prey.

All these experiments were completed with field observations of dyadic encounters between November 1987 and June 1994 in Southern Cameroon, by a team of two to six researchers, during more than 200 outings.

Statistical comparisons were done with Statistica software (student t-test) or Statexact software (Fisher exact test).

Results

I. Interspecific Encounters between Foragers of *P. laboriosa* and *O. longinoda*

We recorded 317 encounters between *O. longinoda* and *P. laboriosa* (Table II). During natural dyadic encounters or during encounters involving a prey, *P. laboriosa* never performed any aggressive behaviour toward *O. longinoda*, except in the situation when the last species attempted to rob a large prey exploited by the former (1 case out of 13; seq. 5). Only the workers of *O. longinoda* always stopped if they were moving, opened their mandibles or raised their gaster, while workers of *P. laboriosa* always pursued their foraging (seq. 1), or noticeably increased their speed and avoided *O. longinoda* workers (seq. 2).

P. laboriosa never attempted to rob a prey spread-eagled by workers of *O. longinoda*. They always changed their path and continued to forage without approaching the group of *O. longinoda* (seq. 3). Only in 2 cases, they seemed to flee in opposite direction from the position of *O. longinoda* workers.

When transporting a small prey and encountering a group of *O. longinoda*, *P. laboriosa* immediately accelerated its movement and avoided the group. It was so agile and swift that the *O. longinoda* never attempted to rob the prey (seq. 4). In reaction, *O. longinoda* stopped, then opened their mandibles (5 cases out of 14) or raised their gaster (9 cases out of 14).

Though the hunting behaviour has been already described by Dejean *et al.* (1994), we give there more information about the role of guards. During 147 preliminary observations of workers of *P. laboriosa* cutting up a large prey on the spot, one to three workers moved around the prey along a path which swept in a complete ellipse, without withdrawing from the prey for more than 3 cm and played the role of a guard. Each guard moved slowly leaning its body to one side, the corresponding hind leg, stretched out, was dragged over the substrate, as was the tip of the gaster. Sometimes, the

guard tapped its gaster on the substrate. Finally, without the presence of any competitor, one to six ellipsoid trails were laid around the zone where the prey was cut up ($\mu = 2.36 \pm 1.19$ rounds; $n = 25$).

In the present study, the guards of *P. laboriosa* significantly increased the number of rounds around the prey when workers of *O. longinoda* were present (one to eight rounds; $\mu = 3.3 \pm 1.92$ rounds; $n = 12$; $t = 3.8$; $df = 11$; $p < 10^{-2}$). In 12 cases out of 13 (92.3%), *O. longinoda* avoided the five to nine workers of *P. laboriosa*. But in one case, the situation differed (7.7%): the prey was cut up by only three workers of *P. laboriosa*, when a worker of *O. longinoda* discovered the scene. It opened its mandibles and raised its gaster, alarming six nestmates situated in the vicinity. One of them returned to the nest laying a recruitment trail, so that numerous other *O. longinoda* arrived in a few seconds. One *O. longinoda* worker succeeded in approaching the prey, seized a leg and pulled it back. Others arrived immediately at this point and also seized the leg and pulled it back. The prey was moved in this way over 5 cm and became surrounded by 10 workers of *O. longinoda* which carried it whole to their nest. The three workers of *P. laboriosa* which were cutting up the prey remained in place mandibles apart, gaster curved and antennae folded backward. They abandoned the spot more than 10 min after the *O. longinoda* robbed their prey.

II. Interspecific Encounters between Foragers of *P. laboriosa* and *P. weissi*.

192 encounters were recorded between *P. laboriosa* and *P. weissi* (Table III). No aggressive interactions occurred between lonely foragers of both species (seq. 1). *P. weissi* obviously avoided *P. laboriosa* in only 13 cases out of 105 (12.4%).

*Encounters between a forager of *P. weissi* and a group of workers of *P. laboriosa* (seq. 2-4).*

Because of the circadian rhythms of both species, all the interactions observed around a prey (77 cases) always occurred when workers of *P. laboriosa* were cutting up the prey on the spot. In 65 cases (84.4%), the workers of *P. weissi* discovered the scene by chance. In 12 cases (15.6%), they fol-

lowed significantly ($p < 10^{-3}$)⁽¹⁾ the recruitment trail of *P. laboriosa* toward the prey or toward the nest of *P. laboriosa* before turning back and approaching the prey.

When perturbed by workers of *P. weissi*, the guards of *P. laboriosa* significantly increased the number of rounds around the prey (two to 11 rounds; $\mu = 4.43 \pm 1.99$ rounds; $n = 23$; comparison with absence of competitors: $t = 8.5$; $df = 22$; $p < 10^{-3}$).

The workers of *P. weissi* always attempted to approach the prey in spite of the presence of the guards of *P. laboriosa*, which were more and more aggressive as a function of their approach. First, they undertook a new round, intensified chemical trails or not and periodically tapped the substrate, causing the abandon of the progression of the intruder in 25 cases out of 77 (Table III, seq. 2).

The other workers of *P. weissi* persisted in approaching the prey (52 cases; 67.5%; Table II, seq. 3). While other workers of *P. laboriosa* pursued the cutting up of the prey, one of the guards always intervened between the prey and the intruder. Mandibles and antennae apart, gaster bent under the alitrunk, they tapped the substrate repeatedly. They could also undertake a new marking round (11 cases out of 52) or advance toward the intruder (6 cases). Then the intruders abandoned in 28 cases (53.8%).

While they continued to approach the prey (24 cases out of 52; 46.2%; Table III, seq. 4), the guards of *P. laboriosa* always showed an "outstretching posture", and tapped the substrate with their gaster. Guards and intruders faced each other with mandibles in contact during one to ten seconds. Then, if the intruder did not flee (9 cases out of 24; 37.5%), the guard attacked it and sprayed venom, so that *P. weissi* fled over 10 to 20 cm then stopped to clean its antennae and different parts of the body during a long time (more than five minutes).

Encounters between several foragers of P. weissi and a group of workers of P. laboriosa.

⁽¹⁾ Statistical difference between orientation toward the nest or the prey and a theoretical random orientation at the point where they crossed the trail.

In 22 cases out of the 77 previously observed encounters (28.6%), the foragers of *P. weissi* did not really abandoned but recruited two to six nestmates which attempted to approach together the prey cut up by *P. laboriosa* (seq.5). In spite of the presence of the guards, one to three of them reached the prey in 19 cases out of 22 (86.4%). They were never attacked by the *P. laboriosa* that cut up the prey on the spot, permitting them to lick the haemolymph of the prey and in 6 cases to be able to rob a piece of the prey. In total, we observed 35 direct confrontations involving one of the workers of *P. weissi* and one of the guards of *P. laboriosa*. The guards were significantly more aggressive (full attacks : 22 cases out of 35; 62.8%) than when only one worker of *P. weissi* was present (9 out of 24 confrontations, 37.5%) (Fisher exact test: $p = 0.049$).

Note: We never observed encounters between a worker of *P. laboriosa* and a transporting worker of *P. weissi* or a group of *P. weissi* cutting up a large prey on the spot. This is due to the shifting of the peak of activity between these species, to the very low density of workers on the trees, such as in nature, and to the very rapid capture and retrieval of small, numbed prey by solitary foraging workers of both species.

Discussion

Interspecific aggressiveness of *P. laboriosa* during encounters with *O. longinoda* or *P. weissi* remained generally very low and never led to any injury nor death, contrary to intraspecific aggressiveness in *P. laboriosa* (Mercier *et al.*, 1997). Ritualised displays occurred in different situations depending on the level of motivation of each species.

O. longinoda was alerted at a higher rate than *P. laboriosa*, but no physical contact nor overt aggression occurred between both species. They only opened their mandibles and bent or raised their gaster.

During confrontations between *P. laboriosa* and *P. weissi*, agonistic behaviour occurred only between guards of *P. laboriosa* and foragers of *P. weissi*. *P. weissi* followed the trails of *P. laboriosa*, as they did with the trails of *Atopomyrmex mocquersyi* (Dejean, 1996). The level of aggressivity of

P. laboriosa increased from "opening the mandibles" to "bending the gaster" and "full attack" when the intruders approached the prey too closely.

Such displays were already recorded when foragers of *P. laboriosa* were confronted with workers of *C. brutus* on a permanent food source (Mercier & Dejean, 1996). As they provoked a significant reaction from the antagonist, and as a direct conflict was avoided, they were considered as ritualised displays. For example, the "raising the gaster" displayed by *P. laboriosa* inhibited the aggressivity of *C. brutus*. In our study, the "opening the mandibles" and "raising the gaster" displayed by *O. longinoda* did not elicit any response from *P. laboriosa* in 194 out of the 317 cases (61.2%). Though they seemed to be stereotyped in form, they could not be considered as ritualised displays in these cases. Nevertheless, in 122 other cases, *P. laboriosa* reacted to such agonistic displays and always avoided *O. longinoda* or fled. The "opening the mandibles" and "raising the gaster" displays had in these situations a function of intimidation. They can be considered as ritualised behaviours, since they permitted to avoid overt conflict. We expect that the level of motivation of *P. laboriosa* must be sufficiently high (i.e., defending a prey or avoiding a group of *O. longinoda* workers) to elicit a reaction from the forager to agonistic displays of *O. longinoda*.

We have few information about *P. weissi*, except that it is a non aggressive and "non dominant" species. In most of the cases, the threatening displays performed by the guards of *P. laboriosa* were sufficient to avoid a direct conflict. The succession of intimidation displays showed by the guards as the intruder approached the prey include chemical signals (reinforcement of scent trails around the prey) and ritualised signals, such as vibrate signals (tapping) and semantic signals (rounds without marking, opening mandibles, gaster bent, outstretching posture). In consequence, guards attacked the intruders in only 14 cases out of 77 (18.2%) by bending the gaster or spraying venom, but never attempted to seize them.

Generally, during interspecific competition over a permanent food source in ants, the time needed by each species for foraging is optimised by different mechanisms which function is to reduce the period of simultaneous presence of the antagonists at the source (Leston, 1973; Lévieux, 1976; Majer,

1976a, b; Swain, 1977 in Hölldobler & Wilson, 1990; Hölldobler, 1982, 1986; Kugler, 1984; Plateaux, 1984; Fellers, 1987; Greenslade, 1987; Gordon, 1988; Banks & Williams, 1989; Savolainen, 1991). During hinge periods, conflicts often end up with cases of mutilation or death. The level of aggressiveness in ants depends on the species and on the experimental conditions (Retana & Cerdá, 1995). Fellers (1987) pointed out that the aggressiveness was influenced by the subfamily to which the species belonged, Formicinae being the dominant species, Myrmicinae and Dolichoderinae being the subordinate ones. All the studies undertaken on arboreal ant mosaics contradict his opinion (Leston, 1973; Majer, 1976a, b, 1993; Majer *et al.*, 1994). *O. longinoda* and *P. laboriosa* have a diurnal rhythm of activity, the same nesting preferences and the same diet, and can be associated with the same species in young ant mosaics (Mercier, 1997). Nevertheless, *O. longinoda* generally displace *P. laboriosa* from the trees where they live, because it lives in more populous societies and is more aggressive towards other species than *P. laboriosa*. But we never saw *O. longinoda* capturing nor spread-eagling the workers of *P. laboriosa*, as they do for other ant species.

P. laboriosa had evolved ritualised displays with alien conspecific workers (Mercier *et al.*, 1997) and also with *O. longinoda* ("dominant" species; this study), *C. brutus* (another "sub-dominant" species; Mercier & Dejean, 1996), and *P. weissi* ("non-dominant" species ; this study). Ritualisation only emerged in situation when the level of aggressiveness was low, between two species at a different level of the dominance hierarchy, during situations of direct competition, when the level of motivation of both species in reacting to aggressive behaviour is high enough. We assume that ritualised behaviour would be more frequent than expected, and may be considered as an important mechanism of regulation of the interspecific aggressiveness between the different species of an ant mosaic.

Ritualisation would occur between non aggressive species or between species which share the same territories and may be a key permitting to explain the structure of ant mosaics and the possibility for "sub-dominant" and "non-dominant" species to be tolerated by "dominant" species.

Acknowledgements

This research was financed by a *Campus* grant (108 CD 90) of the French Ministry of Cooperation, entitled "Impact of tree inhabiting ants on economically important tropical trees". We are grateful to B. Bolton (Natural History Museum, London) for the identification of the ants and to C. Djieto-Lordon and P.R. Ngnegueu (Faculty of Sciences of Yaoundé, Cameroon) for their help in the field.

Literature cited

- Banks, W. A., & Williams, D. F., 1989. Competitive displacement of *Paratrechina longicornis* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae) from baits by fire ants in Mato Grosso, Brazil. *J. Entomol. Sci.*, **24**: 381-391.
- Bahtkar, A. P., 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance. In: *Social insects in the tropics* (Ed. by Jaisson, P.), **2**: 105-123. Villetaneuse: University Paris XIII Press.
- Bolton, B., 1973. The ant genus *Polyrhachis* F. Smith in the Ethiopian region (Hymenoptera: Formicinae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, **28**: 285-369.
- Carlin, N. F., & Hölldobler, B., 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, **222**: 1027-1029.
- Collart, A., 1932. Une fourmi qui utilise la soie des araignées (*Polyrhachis laboriosa* F. Smith). *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, **8**: 1-4.
- Dejean, A., 1990a. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation with territoriality and predatory behaviour. *Physiol. Entomol.*, **15**: 393-403.
- Dejean, A., 1990b. Prey capture strategy of the African weaver ant. In: *Applied Myrmecology: a world perspective* (Ed. by Vander Meer, R. K., Jaffe, K. & A. Cedenio), pp. 472-481. Boulder, Colorado: Westview Press.
- Dejean, A., 1991. Adaptation d'*Oecophylla longinoda* aux variations spatio-temporelles de la densité des proies. *Entomophaga*, **3**: 29-54.
- Dejean, A., 1996. Trail sharing in African arboreal ants. *Sociobiology*, **27**: 1-10.

- Dejean, A., Amougou Akoa, Djieto-Lordon, C., & Lenoir, A., 1994a. Mosaic ant territories in an African secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **23**: 275-292.
- Dejean, A., Lenoir, A., & Godzinska, E. J., 1994b. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a "non-dominant" arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology*, **23**: 293-313.
- Dejean, A., Zapfack, L., Ngnegueu, P. R., McKey, D. & Belin, M., 1992. Relations plantes-fourmis en lisière de forêt et dans la clairière. In: *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale II. Rapport de mission: radeau des cimes Octobre-Novembre 1991, réserve de Campo, Cameroun*. (Ed. by Hallé, F. & O. Pascal), pp. 87-94. Fondation Elf..
- De Vroey, C., & Pasteels, J.M., 1978. Agonistic behaviour of *Myrmica rubra* L. *Ins. Soc.*, **25**: 247-265.
- Ettershank, G., & Ettershank, J. A., 1982. Ritualized fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Austr. Entomol. Soc.*, **21**: 97-102.
- Fellers, J. H., 1987. Interference and exploitation in guild of woodland ants. *Ecology*, **68**: 1466-1478.
- Gordon, D. M., 1988. Nest-plugging: interference competition in desert ants (*Pogonomyrmex barbatus* and *Novomessor cockerelli*). *Oecologia*, **75**: 114-118.
- Greenslade, P. J. M., 1987. Environment and competition as determinants of local geographical distribution of five meat ants, *Iridomyrmex purpureus* and allied species (Hymenoptera: Formicidae). *Aust. J. Zool.*, **35**: 259-273.
- Hinde, R.A., 1970. *Animal Behaviour. A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology* (2nd edition). Mac-Graw Hill, Kogakusha, pp. 876, or New-York, pp. 457.
- Hölldobler, B., 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). *Z. Vergl. Physiol.*, **75**: 123-142.
- Hölldobler, B., 1979. Territories of the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* Latreille): a field study. *Z. Vergl. Physiol.*, **51**: 201-213.

- Hölldobler, B., 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9**: 301-314.
- Hölldobler, B., 1982. Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera: Formicidae) during foraging. *Oecologia*, **52**: 208-213.
- Hölldobler, B., 1983. Territorial behaviour of the green tree ant (*Oecophylla longinoda*). *Biotropica*, **15**: 241-250.
- Hölldobler, B., 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia*, **69**: 12-15.
- Hölldobler, B., & Lumsden, C. J., 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, **210**: 732-739.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O., 1977. Weaver ants : social establishment and maintenance of territory. *Science*, **195**: 900-902.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O., 1978. The multiple recruitment of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **3**: 19-60.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O., 1990. *The Ants*, 732 pp. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, Mass.
- Kloft, W. J., 1983. Interspecific trophallactic relations between ants of different species, genera and subfamilies - an important strategy in population ecology. *Ann. Entomol. (India)*, **1**: 85-86.
- Kugler, C., 1984. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. *Biotropica*, **16**: 227-234.
- Ledoux, A., 1958. La construction du nid chez quelques fourmis arboricoles de France et d'Afrique tropicale. *Proc. Xxth Int. Congr. Entomol.*, Montreal, **2**: 521-528.
- Le Moli, F., & Parmigiani, S., 1982. Intraspecific combat in the red-wood ant (*Formica lugubris*, Zett.). *Aggr. Behav.*, **8**: 145-148.
- Leston, D., 1973. The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *PANS*, London, **19**: 311-341.

- Lévieux, J., 1976. Nutrition des fourmis tropicales. V. Eléments de synthèse. Le mode d'exploitation de la biocénose. *Ins. Soc.* **24**: 235-260.
- Majer, J. D., 1972. The ant-mosaic in the Ghana cocoa farms. *Bull. Ent. Res.*, **62**: 151-160.
- Majer, J. D., 1976a. The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *Bull. Ent. Res.*, **13**: 145-156.
- Majer, J. D., 1976b. The maintenance of the ant-mosaic in the Ghana cocoa farms. *J. Applied Ecol.*, **13**: 123-144.
- Majer, J. D., 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on arthropod diversity. In: *Hymenoptera and biodiversity* (Ed. by LaSalle, J. & I. D. Gauld), pp. 115-141. Wallingford, UK: CAB International..
- Majer, J. D., Delabie, J. H. C., & Smith, M. R. B., 1994. Arboreal ant community in Brazilian cocoa farms. *Biotropica*, **26**: 73-83.
- Mc Farland, D., 1981. *The Oxford companion to Animal Behaviour*, 657 pp. Oxford: Oxford University Press.
- Mercier, J. L., 1997. Les communications sociales chez la fourmi *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera: Formicidae). Ph. D. Thesis, University Paris XIII, 252 pp.
- Mercier, J. L., & Dejean, A., 1996. Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Ins. Soc.*, **43**, 17-29.
- Mercier, J. L., Lenoir, A., & Dejean, A., 1994. Polydomous societies of the tree-dwelling ant *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith). In: *Les insectes sociaux* (Ed. by Lenoir, A., G. Arnold & M. Lepage), (Abstract 12th Congress International Union for the Study of Social Insects [IUSI])p. 472. Paris: University Paris-Nord Press.
- Mercier, J. L., Lenoir, A., & Dejean, A., 1997. Ritualized versus aggressive behaviours displayed by *Polyrhachis laboriosa* during intraspecific competition. *Behav. Proc.*, **41**: 39-50.

- Plateaux, L., 1984. Repartition of the two ants *Leptothorax nylanderi* and *L. parvulus* and competition in the field between them. *Actes Coll. Ins. Soc.*, **1**: 191-201.
- Retana, J., & Cerdá, X., 1995. Agonistic relationships among sympatric Mediterranean ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, **8**: 365-380.
- Savolainen, R., 1991. Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28**: 1-7.
- Vanderplank, F.L., 1960. The bionomics and ecology of the red tree ant *Oecophylla* sp., and its relationship to the coconut bug *Pseudotheraptus wayi* Brown (Coreidae). *J. Anim. Ecol.*, **29**: 15-33.
- Way, M.J., 1954. Studies of the life history and oecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Ent. Res.*, **4**: 93-112.
- Wojtuziak, J., Godzinska, E. J., & Dejean, A., 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Trop. Zool.*, **8**: 309-318.
- Yamaguchi, T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the Harvester ant, *Messor aciculatus* (F. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc.*, **42**: 89-101.

	<i>Oecophylla longinoda</i>	<i>Polyrhachis laboriosa</i>	<i>Polyrhachis weissi</i>
Worker size (mm)	Triphasic allometry (Ledoux, 1950) Minor : < 5.0 / Major : > 10.0	Monomorphic (Bolton, 1973) 10.2 – 11.6	Monomorphic (Bolton, 1973) < 6.0
Colony size	Up to 800.000 workers Polydomous (Way, 1954; Vanderplanck, 1960)	1.000 – 10.000 workers Polydomous (Mercier et al., 1994; Mercier, 1997)	Small societies < 5.000 workers Polydomous (Dejean, pers. obs.)
Habitat	Nests in foliage Leaves bound together with larval silk	Nests in foliage Vegetable fragments agglomerated with saliva and web silk (Bolton, 1973; Collart, 1932)	Nests under leaves or in hollow branches Vegetable fragments agglomerated with larval silk (Bolton, 1973)
Dominance status	Dominant Absolute territories (day and night) Majer, 1976a, b; Hölldobler and Lumsden, 1980)	Sub-dominant Less aggressive (Leston, 1973; Majer, 1976a, b; Dejean et al., 1994a; Mercier et al., 1997)	Non-dominant Non aggressive
Defence mechanism	Spread-eagling	Venom spraying Spread-eagling Ritualised behaviour (Mercier and Dejean, 1996; Mercier et al., 1997)	Venom spraying (Dejean, pers. obs.)
Circadian rhythm	Mainly diurnal (Dejean, 1990a)	Diurnal; Bimodal peak (Mercier and Dejean, 1996)	Diurnal; Crepuscular peak (Dejean, pers. obs.)
Mode of foraging	Permanent Trunk-route (Hölldobler and Wilson, 1978;)	Individual foraging Group recruitment (Mercier, 1997; Mercier and Lenoir, submitted)	Individual foraging; Trail sharing of other species (Dejean, 1996; Mercier, pers. obs.)
Diet	Omnivorous Stalk; tends Homoptera (Dejean, 1990b, 1991; Wojtuziak et al., 1995)	Omnivorous Tends Homoptera reared by of others ants Hunting behaviour (Dejean et al., 1994b)	Omnivorous (Dejean, pers. Obs.)

Table I: Characteristics of the different species studied.

Behavioural phases recorded Sequence	<i>Polyrhachis laboriosa</i> (Pl) versus <i>Oecophylla longinoda</i> (Ol)									
	Natural dyadic encounters between workers of both species				Encounters between 1 worker of Pl and several workers of Ol				Encounters between several workers	
	1		2		3		4		5	
	<i>Ol</i> stalk		<i>Ol</i> forage		<i>Ol</i> spread-eagling a numbed prey		<i>Pl</i> transporting a small prey		<i>Pl</i> cutting a large prey on the spot	
	<i>Pl</i>	<i>Ol</i>	<i>Pl</i>	<i>Ol</i>	<i>Pl</i>	<i>Ol</i>	<i>Pl</i>	<i>Ol</i>	<i>Pl</i>	<i>Ol</i>
No response	100%	46.7%	83.3%	-	-	-	-	-	92.3%	-
Avoidance / 1 worker	-	-	16.7%	-	97.9%	-	100%	-	-	92.3%
One ant flees	-	-	-	-	2.1%	-	-	-	-	-
Stop	-	-	-	100%	-	-	-	100%	-	-
Mandible opening	-	21.3%	-	19.4%	-	Yes *	-	35.7%	7.7%	7.7%
Raise the gaster	-	32.0%	-	34.7%	-	Yes *	-	64.3%	-	-
Bend the gaster	-	-	-	-	-	-	-	-	7.7%	7.7%
Recruit in place	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.7%
N° of cases	122		72		96		14		13	
% of workers killed	0%		0%		0%		0%		0%	

Table II: Comparison of the different behavioural phases recorded during competition between *Polyrhachis laboriosa* and *Oecophylla longinoda* (percentages). Total number of cases : 317; Total > 100% when several behaviours occurred simultaneously. *: Several out of the ants that were spread-eagling the prey reacted to the presence of *P. laboriosa* forager.

Behavioural phases recorded Sequence	<i>Polyrhachis laboriosa</i> (Pl) versus <i>Polyrhachis weissi</i> (Pw)									
	Natural dyadic encounters		Foragers of Pw approaching workers of Pl cutting a large prey on the spot						Recruited workers of <i>P. weissi</i>	
	1		2		3		4		5	
			6 < x < 10cm		2 < x < 6cm		x < 2cm			
	<i>Pl</i>	<i>Pw</i>	<i>Pl</i>	<i>Pw</i>	<i>Pl</i>	<i>Pw</i>	<i>Pl</i>	<i>Pw</i>	<i>Pl</i>	<i>Pw</i>
No response	100%	87.6%	-	-	-	-	-	-	-	-
Avoidance	-	12.4%	-	-	-	-	-	-	-	-
Continue to cut up the prey	-	-	41.6%	-	-	-	-	-	-	-
Make a simple round	-	-	31.2%	-	-	-	-	-	-	-
Make a round and mark	-	-	27.3%	-	-	-	-	-	-	-
Continue to advance	-	-	-	67.5%	-	-	-	-	-	-
Stay in place tapping	-	-	-	-	67.3%	-	-	-	-	-
Go toward the intruder	-	-	-	-	11.5%	-	-	-	-	-
Make a new round	-	-	-	-	21.2%	-	-	-	-	-
Persist and approach	-	-	-	-	-	46.2%	-	-	-	-
Outstretching posture	-	-	-	-	-	-	100%	-	-	-
Stay in place	-	-	-	-	-	-	37.5%	-	37.2%	-
Bend the gaster	-	-	-	-	-	-	25%	-	-	-
Spray venom	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Full attack	-	-	-	-	-	-	37.5%	-	62.8%	-
Abandon or flee	-	-	-	32.5%	-	53.8%	-	100%	-	13.6%
Reach the prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	86.4%
N° of cases	105		77		52 out of 77		24 out of 52		22 out of 77	
% of workers killed	0%		0%		0%		0%		0%	

Table III. Comparison of the different behavioural phases recorded during competition between *Polyrhachis laboriosa* and *Polyrhachis weissi* (percentages). Total number of cases : 192; Total > 100% when several behaviours occurred simultaneously.

5 ETUDE DES ASSOCIATIONS ENTRE *POLYRHACHIS LABORIOSA* ET LES ESPECES ENVIRONNANTES.

5.1 INTRODUCTION.

Il est depuis longtemps admis que les fourmis interviennent de manière prépondérante dans la plupart des écosystèmes terrestres, et plus particulièrement sous les tropiques (Fittkau et Klinge, 1973 ; Wilson, 1959a). On les retrouve à toutes les latitudes, dans des milieux aussi variés que des mines abandonnées, la taïga, au milieu des forêts tropicales ou en bordure de mer (Majer, 1984, 1985 ; Majer et de Kock, 1992 ; Majer et Delabie, 1994 ; Morrison, 1996 ; Puntilla et coll., 1996). Les écosystèmes les mieux étudiés sont généralement des plantations, car l'homme et les fourmis y sont directement en compétition et l'impact des différentes espèces sur le développement et l'exploitation des plantes présentant un intérêt économique, qu'il soit bénéfique ou non, est loin d'être négligeable (Strickland, 1951a, b ; Brown, 1959a, b ; Greenslade, 1971 ; Majer, 1972, 1976, 1994 ; Taylor, 1977 ; Jackson, 1984 ; Dejean et coll., 1993b ; Majer et Queiroz, 1993). L'idée générale de ces recherches est d'essayer d'utiliser les fourmis comme agents biologiques contre les insectes ravageurs nuisibles aux plantations (Room, 1973 ; Majer, 1982, 1986 ; Way et Khoo, 1991, 1992 ; Fiala et coll. 1994 ; Ctimedeiros et coll., 1995).

De nombreuses études concernant la distribution spatiale des fourmis arboricoles et leurs interactions ont montré que certaines d'entre elles se répartissent dans le milieu en juxtaposant leurs territoires (Strickland, 1951a, b ; Greenslade, 1971 ; Room, 1971, 1975 ; Majer, 1976 ; Taylor, 1977). Mais chaque espèce n'a pas le même statut. On distingue ainsi plusieurs catégories, en fonction de critères biologiques et comportementaux (Leston, 1971, 1973, 1978 ; Room, 1971 ; Majer, 1972, 1976, 1986, 1993 ; Dejean et coll., 1994a).

- **Les espèces dominantes** : ces espèces forment des colonies polycaliques très populeuses, présentent une très forte agressivité intra- et interspécifique et excluent totalement de leur territoire les autres dominantes. Leurs territoires sont généralement étendus et continus.

- **Les espèces co-dominantes** : ce sont des espèces normalement dominantes, qui cohabitent sur les mêmes territoires dans certaines conditions. Elles ont souvent des rythmes d'activité différents ou fourragent sur des parties différentes de l'arbre.

- **Les espèces non dominantes** : ces espèces sont les plus nombreuses ; l'effectif des sociétés est plus faible, et elles sont facilement tolérées sur les territoires des espèces dominantes.

- **Les espèces sub-dominantes** : ces espèces sont des espèces non dominantes qui, dans des conditions favorables, sont capables de défendre un territoire et d'acquérir localement le statut de dominantes. Elles sont donc citées comme dominantes ou non dominantes selon les cas.

Vanderplank (1960) a réalisé la première approche de la notion de mosaïque de fourmis, en élaborant des cartes de distribution de différentes espèces sur des cocotiers des îles Salomon. La "théorie" des mosaïques de fourmis, élaborée par Leston (1970, 1973, 1975, 1978), suggère que dans les milieux tropicaux humides, où la végétation est plus ou moins permanente, les espèces dominantes se répartissent selon une mosaïque tridimensionnelle en ajustant leur territoire à celui des autres. Basée sur une multitude d'observations, elle a été depuis bien des fois confirmée (Greenslade, 1971 ; Room, 1971, 1975 ; Majer, 1972, 1976 ; Taylor, 1977 ; Jackson, 1984 ; Majer et Camer-Pesci, 1991 ; Dejean et coll., 1993a, 1994a ; Majer et Querioz, 1993 ; Majer et coll., 1994 ; Majer et Delabie, 1994 ; Morrison, 1996). Malgré tout, peu d'études rendent compte de l'évolution temporelle de cette mosaïque ; on signalera notamment celles de Brown (1959b), de Greenslade (1971) et de Majer (1972).

Notre travail présente un intérêt en éco-éthologie théorique, dans la mesure où il fournit pour la première fois des informations sur la formation et l'évolution naturelle d'une mosaïque de fourmis arboricoles, en mettant en évidence les associations entre les espèces présentes sur la plantation. Afin d'essayer de définir la place de *P. laboriosa* au sein de la mosaïque, nous avons tenté de voir avec quelles espèces dominantes elle se trouvait le plus souvent. Nous avons donc dans un premier temps établi une cartographie des nids de *P. laboriosa* trouvés chaque année, puis nous avons déterminé quels types d'association (positive ou négative) cette espèce développe avec les dominantes.

5.2 MATERIEL ET METHODES

◆ Site d'étude

La mosaïque de fourmis a été étudiée sur la parcelle de manguiers de la plantation de l'IRA à Minkomeyos ("la colline aux fourmis"), près de Yaoundé (Cameroun) (cf. Chapitre 1).

◆ Méthode d'échantillonnage

Plusieurs méthodes sont utilisables pour essayer de déterminer les différentes espèces de fourmis arboricoles.

Méthode de piégeage : elle consiste à placer des pièges de différente nature sur le tronc, dans le feuillage ou au sol (Kharboutli et Mack, 1993).

Méthode chimique : cette méthode a été développée au cours d'études portant sur le contrôle des populations d'insectes nuisibles dans les plantations de cacaoyers (Majer, 1972, 1976). Elle consiste à étaler des draps de 5x5 mètres sur le sol, sous le feuillage des arbres que l'on étudie, puis à asperger la canopée à l'aide d'une émulsion insecticide de pyrèthre à 0,1%. Après 30 minutes, l'arbre est secoué et les insectes morts sont récupérés pour être identifiés et comptés. Cette méthode présente l'avantage de donner une évaluation approximative de la biomasse de chaque espèce, mais aussi l'in-

convénient de sous-estimer les espèces vivant dans le bois, car elles sont très peu atteintes par le produit chimique.

Méthode d'évaluation par abattage : cette méthode a notamment été utilisée de manière opportuniste par Dejean et coll. (1994a) sur une zone de la forêt camerounaise en cours de défrichement. Chaque arbre abattu est systématiquement inspecté au niveau du feuillage entier, du tronc et des branches ; l'écorce est soulevée, les branches mortes sont cassées et réduites en morceaux. Cette méthode permet de déceler la présence de la presque totalité des espèces présentes, y compris les espèces peu populeuses et discrètes. Mais elle détruit aussi le milieu.

Si ces deux méthodes donnent d'excellents résultats soit au niveau quantitatif, soit au niveau qualitatif, elles ne sont utilisables que lorsque plantes ou insectes sont amenés à disparaître, car elles dénaturent directement le milieu ou la faune. Elles ne donnent donc que des clichés ponctuels qui ne permettent pas de suivre une évolution naturelle de l'écosystème.

Méthode d'évaluation par observation directe : cette méthode simple et peu coûteuse a été la plus utilisée (Greenslade, 1971 ; Room, 1971 ; Leston, 1978 ; Jackson, 1984) ; elle consiste à observer le plus minutieusement possible le tronc (en soulevant les écorces), les branches (en cassant les branches mortes) et le feuillage des arbres (en inspectant les faces inférieure et supérieure des feuilles). Une étude qualitative est effectuée et une simple indication sur l'abondance relative de chaque espèce est faite en fonction du nombre d'individus observés. Cette méthode est plus particulièrement adaptée aux arbustes et aux arbres de petite taille, qui peuvent être entièrement visités sans dommages. Elle permet aussi de voir évoluer la mosaïque de fourmis dans le temps, et d'essayer de comprendre les mécanismes qui régissent les interactions entre les différentes espèces.

C'est cette dernière méthode que nous avons utilisée, en effectuant des relevés sur la plantation au cours de quatre années consécutives (1993-1996), sur des périodes d'un mois, entre Février et Avril ; ces données ont été complétées avec des données recueillies par des étudiants Camerounais en 1990 et 1991.

L'observation systématique du tronc des manguiers, des branches et du feuillage a permis de déceler la présence d'un certain nombre d'espèces. Une recherche plus spécifique des nids de *P. laboriosa* a été effectuée en suivant les ouvrières le long du tronc et des branches ou dans le feuillage.

Des échantillons ont été récoltés et envoyés au Docteur B. Bolton pour détermination.

◆ Méthode de traitement des données

Utilisation des coefficients point-tétrachoriques dans l'établissement des associations positives et négatives entre les différentes espèces

Une association positive entre deux espèces caractérise leur installation préférentielle sur un même arbre, de telle sorte que leurs territoires se chevauchent. A l'inverse, une association négative traduit leur exclusion réciproque des mêmes aires d'exploitation. Chaque association est définie par un coefficient point-tétrachorique, défini comme suit.

		Espèce 2		
		+	-	
Espèce 1	+	a	b	a+b
	-	c	d	c+d
		a+c	b+d	N

a : nombre d'arbres sur lesquels les espèces 1 et 2 sont présentes.

b : nombre d'arbres sur lesquels seule l'espèce 1 est présente.

c : nombre d'arbres sur lesquels seule l'espèce 2 est présente.

d : nombre d'arbres sur lesquels aucune des deux espèces n'est présente.

N : nombre total d'arbres.

Calcul du coefficient de corrélation point-tétrachorique :

$$r_{\phi} = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}} \quad (-1 < r_{\phi} < 1)$$

Les coefficients trouvés sont testés à l'aide d'un test exact de Fisher au seuil 0,05. Lorsque le test est significatif, l'association est considérée comme significativement positive (les deux espèces s'attirent) si $r_{\phi} > 0$; elle est négative (les deux espèces s'excluent) si $r_{\phi} < 0$.

♦ Calcul de l'indice de dominance de l'espèce

L'indice de dominance utilisé jusqu'à présent tient compte du nombre d'associations positives et négatives qu'une espèce établit avec les autres (Room, 1971 ; Majer et coll., 1994). Il est défini comme suit :

$$ID = \frac{\sum A^{-} - \sum A^{+}}{\sum A^{-} + \sum A^{+}},$$

où A^{-} est une association négative et A^{+} , une association positive. Les espèces sont considérées comme dominantes si $ID > 0,8$ et sont dites non dominantes lorsque $ID < -0,8$. Entre -0,8 et 0,8, les espèces sont assimilées à des sub-dominantes.

5.3 RESULTATS

5.3.1 EVOLUTION GLOBALE DE LA MOSAÏQUE DE FOURMIS SUR LA PLANTATION EN FONCTION DU TEMPS

5.3.1.1 EVOLUTION DE LA PLANTATION AU COURS DU TEMPS

D'année en année, on assiste à une augmentation progressive du nombre d'arbres occupés par les fourmis (Figure 5.1) ; si 81 arbres sur 284 étaient encore inoccupés en 1990, il en reste seulement 4 sur 293 en 1996. Parallèlement, le nombre total d'espèces présentes dans la plantation est stable de 1990 à 1994, puis augmente jusqu'à 29 au cours des deux années suivantes.

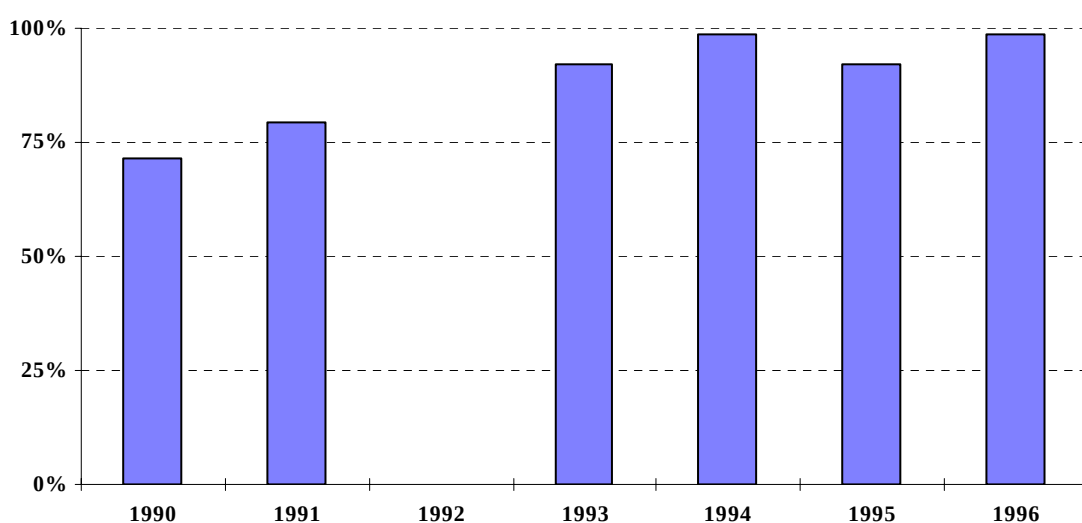


Figure 5.1 : Évolution du pourcentage d'arbres occupés dans la plantation au cours du temps.

Nombre d'espèces/arbre	Nombre d'arbres occupés					
	1990	1991	1993	1994	1995	1996
0	81	57	23	4	23	4
1	156	155	72	40	69	53
2	36	61	102	85	70	87
3	9	17	48	76	56	49
4	2	4	29	47	31	49
5			11	18	26	30
6			4	13	9	14
7			1	9	7	6
8				2	2	2
9					1	
10					1	
Nb total d'arbres	284	294	290	294	295	294
Nombre moyen d'espèces par arbre (± écart-type)	0,90±0,20	1,12 ± 0,22	1,74 ± 0,26	2,33 ± 0,26	2,12 ± 0,21	2,27 ± 0,23

Tableau 5.1 : Évolution de la répartition globale des fourmis sur les manguiers de la plantation au cours du temps

Le nombre moyen d'espèces par arbre s'élève à $0,9 \pm 0,2$ en 1990, atteint un maximum de $2,33 \pm 0,26$ en 1994, puis redescend à $2,12 \pm 0,21$ en 1995 avant d'amorcer une nouvelle hausse en 1996 ($2,27 \pm 0,23$) (Tableau 5.1). La distribution des arbres est très resserrée autour de la moyenne en 1990 et 1991, puis a tendance à s'élargir. On a ainsi pu retrouver jusqu'à 10 espèces différentes sur un même arbre en 1995.

5.3.1.2 LISTE DES ESPECES TROUVEES

La majorité des espèces trouvées appartiennent à la sous-famille de Myrmicinae, représentée par 14 espèces réparties en 6 genres différents (Tableau 5.2). 9 espèces de Formicinae, regroupées en trois genres seulement, apparaissent sur la plantation. Les Ponerinae sont peu représentées, avec cinq espèces seulement. On trouve aussi deux espèces de Pseudomyrmecinae du genre *Tetraponera*.

Parmi toutes ces espèces, on distingue :

- les espèces populeuses toujours très fréquentes sur la plantation.

Atopomyrmex mocquersyi, *Crematogaster* sp1, (le nom de cette espèce est à confirmer), *Tetramorium* (*Macromischoides*) *aculeatum*, *Oecophylla longinoda* ; toutes ces espèces sont considérées comme des dominantes (Leston, 1970 ; Room, 1971; Léviéux, 1976a ; Taylor, 1977 ; Majer, 1976a, b, 1994 ; Dejean et coll., 1992 ; Ngnegueu, 1993 ; Dejean et coll., 1994a).

- les espèces toujours présentes mais moins fréquentes et moins populeuses.

Tetraponera anthracina, *Cataulacus* sp1, *Myrmecaria opaciventris*, *Tetramorium africanum*, *Camponotus brutus*, *Camponotus* sp1, *Camponotus* sp2 et *P. laboriosa*. Ces espèces jouent un rôle plus ou moins important dans l'évolution temporelle de la mosaïque.

- les espèces apparaissant au cours de l'étude et occupant de nombreux arbres.

Tetraponera sp, *Cataulacus* sp2, *Crematogaster* sp2, *Crematogaster* sp3, *Crematogaster* sp6, *Crematogaster* sp7, *Camponotus* sp4. Ces espèces occupent souvent la plantation de manière très rapide.

- les espèces disparaissant au cours de la période d'étude.

C'est le cas de *Pheidole* sp, qui disparaît durant trois ans avant de s'installer à nouveau, ainsi que de *Tapinoma* sp (?).

- les espèces observées occasionnellement sur la plantation.

Ectatomma sp, *Odontomachus* sp1, *Odontomachus* sp2, *Paltothyreus tarsatus*, *Anomma* sp, *Crematogaster* sp4, *Crematogaster* sp5, *Camponotus* sp3, *Polyrhachis militaris*, ainsi qu'une espèce pilleuse du couvain de *Crematogaster* sp2. De par leur faible fréquence, ces espèces ont été considérées comme ayant peu d'impact sur la mosaïque. Nous n'en tiendrons donc pas compte dans notre étude.

Tableau 5.2 : Liste des espèces trouvées sur la plantation au cours du temps. Les chiffres correspondent au nombre d'arbres sur lesquels chaque espèce est présente. * : espèce terricole trouvée occasionnellement au sol dans la plantation. ** : espèce observée dans la plantation, mais non observée dans les arbres. 1990 1991 1992 1993 1994 1995 1996

Sous-famille	Nom	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
Ponerinae	<i>Ectatomma</i> sp	-	-	-	-	-	-	1
	<i>Odontomachus</i> sp1	-	-	-	-	-	4	4
	<i>Odontomachus</i> sp2	-	-	-	-	-	-	1
	<i>Paltothyreus tarsatus</i> Mayr	-	-	1*	2*	-	-	1*
	<i>Platythyrea modesta</i> Roger	-	-	5	4	10	-	5
Dorylinae	<i>Anomma</i> sp	-	-	**	-	**	-	-
Pseudo-myrmecinae	<i>Tetraponera anthracina</i> Santschi	9	7	43	38	44	44	42
	<i>Tetraponera</i> sp	-	-	-	10	16	16	22
Myrmicinae	<i>Atopomyrmex mocquersyi</i> André	32	42	69	68	43	43	37
	<i>Cataulacus</i> sp1	3	3	20	34	62	62	73
	<i>Cataulacus</i> sp2	-	1	28	35	60	60	44
	<i>Crematogaster</i> sp1	48	65	66	78	74	74	60
	<i>Crematogaster</i> sp2	-	-	23	15	10	10	26
	<i>Crematogaster</i> sp3	-	-	29	48	68	68	86
	<i>Crematogaster</i> sp4	-	-	-	-	-	-	4
	<i>Crematogaster</i> sp5	-	-	-	-	1	1	2
	<i>Crematogaster</i> sp6	-	-	-	-	43	43	23
	<i>Crematogaster</i> sp7	-	-	-	-	38	38	80
	<i>Myrmecaria opaciventris</i> Emery	4	17	17	48	10	10	15
	<i>Pheidole</i> sp	7	3	-	-	18	18	15
	<i>Tetramorium aculeatum</i> Mayr	81	85	55	70	54	54	54
	<i>Tetramorium africanum</i> Mayr	7	6	9	8	4	4	1
	<i>Tetramorium</i> sp	-	-	-	-	-	-	-
Dolichoderinae	<i>Tapinoma</i> sp (?)	17	21	-	-	-	-	-
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp1	5	7	34	54	51	51	55
	<i>Camponotus</i> sp2	1	16	45	96	-	-	21
	<i>Camponotus</i> sp3	-	-	-	-	-	-	5
	<i>Camponotus</i> sp4	-	-	-	-	57	57	71
	<i>Camponotus brutus</i> Forel	1	2	3	13	5	5	4
	<i>Oecophylla longinoda</i> Latreille	27	34	79	116	46	46	45
	<i>Polyrhachis laboriosa</i> F. Smith	15	24	59	84	41	41	33
	<i>Polyrhachis militaris</i> Fabricius	-	-	-	2	-	-	-
	<i>Polyrhachis weissi</i> Santschi	6	4	38	49	12	12	32
espèce pilleuse de couvain								1
Nombre total d'espèces observées dans les arbres		15	16	17	19	23	23	29

Malgré l'importance de la population d'*Anomma* sp, cette espèce n'a jamais été observée dans les arbres. Il en est de même pour *Paltothyreus tarsatus* ("fourmi cadavre" de très grande taille) dont les quelques ouvrières observées exploraient uniquement la litière.

5.3.2 EVOLUTION DE L'ESPECE *P. LABORIOSA* AU SEIN DE LA MOSAÏQUE EN FONCTION DU TEMPS

5.3.2.1 DISTRIBUTION DES NIDS DE *P. LABORIOSA* SUR LA PLANTATION

De 1990 à 1994, *P. laboriosa* a été détectée sur un nombre croissant d'arbres (de 24 en 1990 à 84 en 1994) (Tableau 5.2). A partir de 1995, on constate une nette régression du nombre d'arbres sur lesquels sa présence est décelée (41 arbres en 1995 ; 33 arbres en 1996). Cependant, de 1993 à 1996, le recensement effectué montre que le nombre de nids repérés est relativement constant (1993 : 59 nids ; 1994 : 76 nids ; 1995 : 52 nids ; 1996 : 55 nids) (Figure 5.2). Le nombre moyen de nids par arbre occupé passe de $1,48 \pm 0,93$ en 1993, à $2,2 \pm 1,16$ en 1996. De plus, un nombre d'arbres moins important est visité par les exploratrices et les fourrageuses. Les limites de ces sociétés polycaliques sont plus resserrées dans l'espace. Elles occupent de manière relativement constante le haut et le bas de la plantation.

5.3.2.2 ASSOCIATIONS DE *P. LABORIOSA* AVEC LES ESPECES ENVIRONNANTES

Nous avons calculé les associations positives et négatives que *P. laboriosa* développait avec les différentes espèces, en laissant de côté les espèces apparues occasionnellement au cours des 6 années. Puis nous avons établi des diagrammes rendant compte des associations positives et négatives entre les espèces (Figure 5.3 et Figure 5.4). Nous avons considéré plus particulièrement les relations de *P. laboriosa* avec les espèces dominantes (Leston, 1970 ; Room, 1971; Lévieux, 1976a ; Taylor, 1977 ; Majer, 1976a, b, 1994 ; Dejean et coll., 1992 ; Ngnegueu, 1993 ; Dejean et coll., 1994a) : *A. mocquersyi*, *Crematogaster* sp1, *T. aculeatum*, *O. longinoda*. Nous ajouterons à ces espèces *Crematogaster* sp2, *Crematogaster* sp3, toutes deux dominantes mais arrivant plus tard, ainsi que *T. africanum* et *M. opaciventris* qui, nous le verrons, tiennent une place particulière dans la mosaïque.

◆ Année 1990

Les espèces dominantes ne forment pas d'associations positives entre elles ; *T. africanum* est associée de manière très marquée à *Camponotus* sp2, et *T. aculeatum* est associée à *Camponotus* sp1. *P. laboriosa* n'est significativement associée à aucune autre espèce.

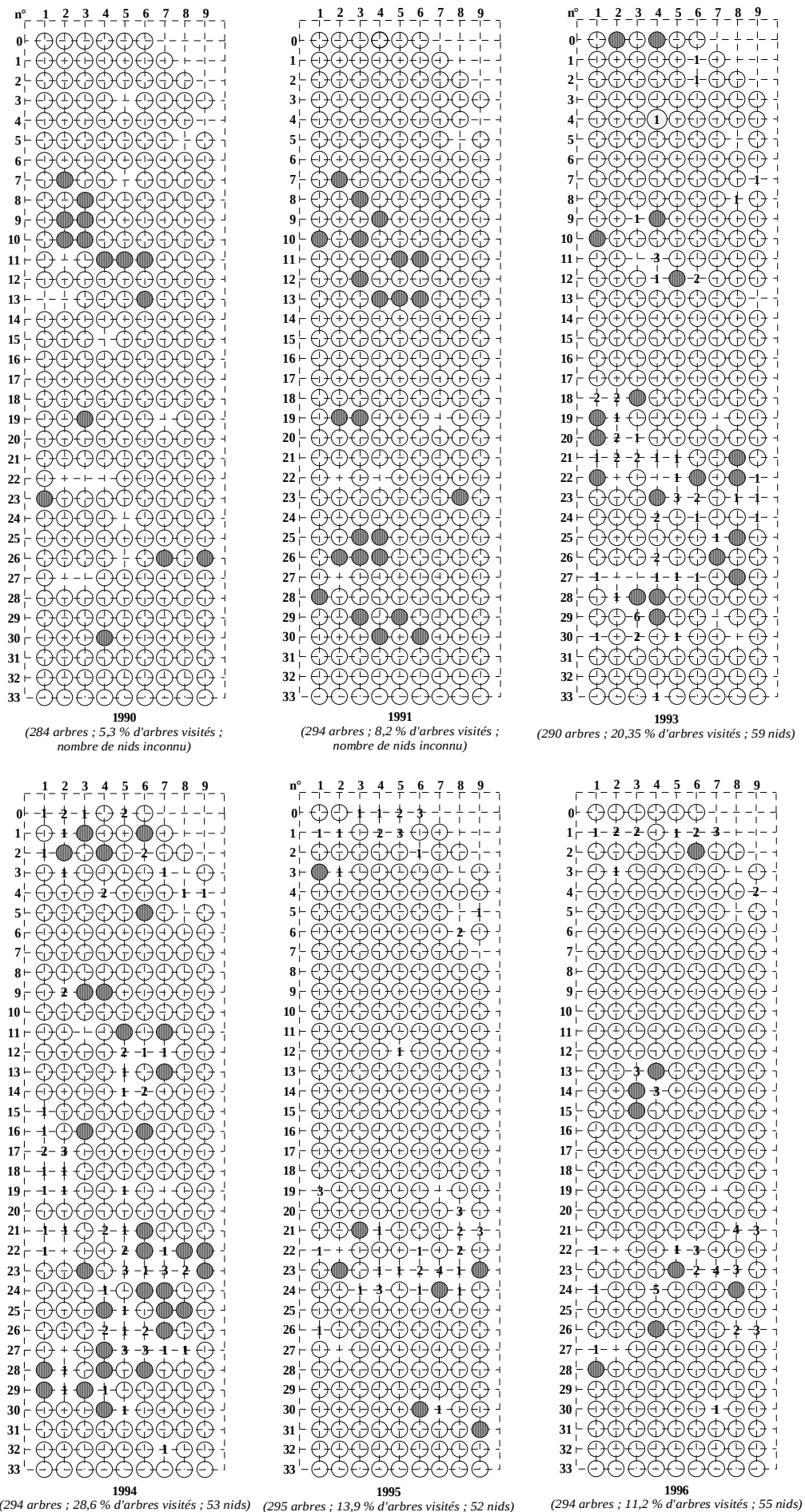


Figure 5.2 : Distribution des nids de *P. laboriosa* sur la parcelle de manguiers au cours du temps.

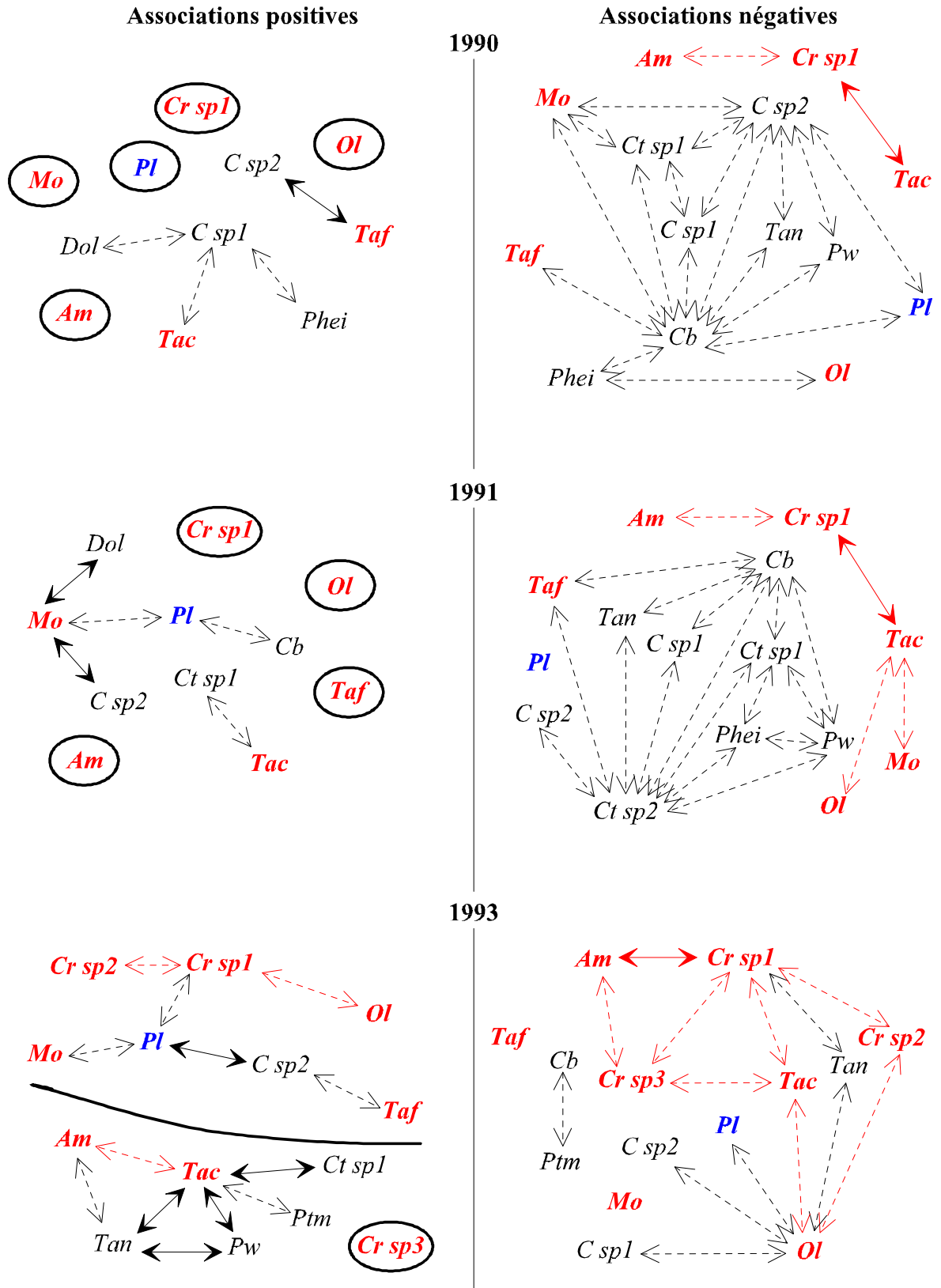


Figure 5.3 : Diagrammes représentant l'évolution des associations positives et négatives établies entre les différentes espèces de fourmis de la plantation, entre 1990 et 1993. Les espèces en rouge représentent les espèces principalement étudiées. Flèches continues : associations caractérisées par $|r\phi| > 0,1$; flèches en pointillés : associations caractérisées par $0 < |r\phi| < 0,1$. Am : *Atopomyrmex mocquersyi* ; C sp : *Camponotus* sp ; Cb : *Camponotus brutus* ; Cr sp : *Crematogaster* sp ; Ct sp : *Cataulacus* sp ; Dol : *Dolichoderine* ; Mo : *Myrmica opaciventris* ; Ol : *Oecophylla longinoda* ; Phei : *Pheidole* sp ; Pl : *Polyrhachis laboriosa* ; Ptm : *Platythyrea modesta* ; Pw : *P. weissi* ; Tac : *Tetramorium aculeatum* ; Taf : *Tetramorium africanum* ; Tan : *Tetraponera anthracina* ; Tpsp : *Tetraponera* sp.

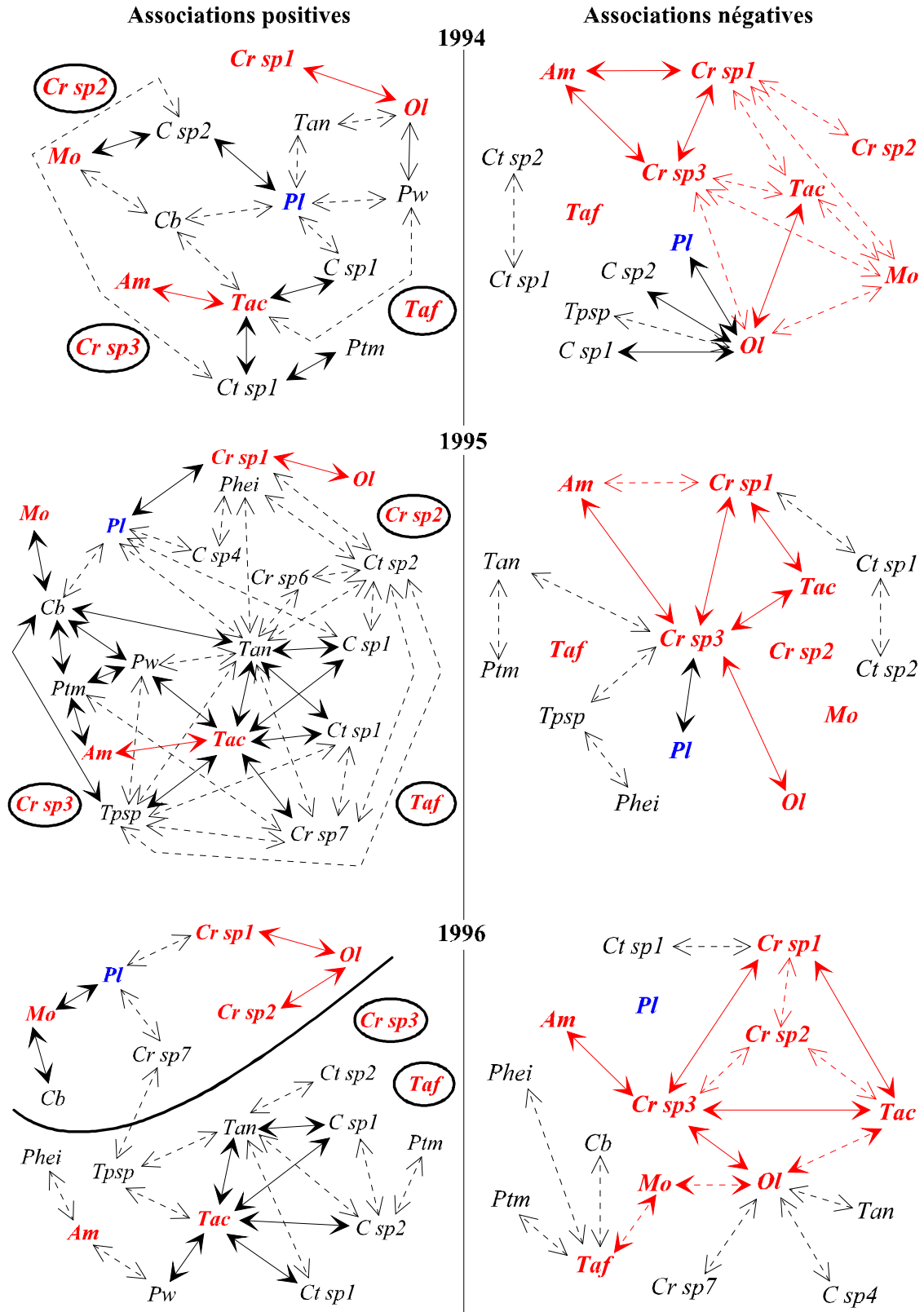


Figure 5.4 : Diagrammes représentant l'évolution des associations positives et négatives établies entre les différentes espèces de fourmis de la plantation, entre 1994 et 1996. Les espèces en rouge représentent les espèces principalement étudiées. Flèches continues : associations caractérisées par $|r\phi| > 0,1$; flèches en pointillés : associations caractérisées par $0 < |r\phi| < 0,1$. Am : *Atopomyrmex mocquersyi* ; C sp : *Camponotus* sp ; Cb : *Camponotus brutus* ; Cr sp : *Crematogaster* sp ; Ct sp : *Cataulacus* sp ; Dol : *Dolichoderine* ; Mo : *Myrmecaria opaciventris* ; Ol : *Oecophylla longinoda* ; Phei : *Pheidole* sp ; Pl : *Polyrhachis laboriosa* ; Ptm : *Platythyrea modesta* ; Pw : *P. weissi* ; Tac : *Tetramorium aculeatum* ; Taf : *Tetramorium africanum* ; Tan : *Tetraponera anthracina* ; Tpsp : *Tetraponera* sp.

tions négatives ont lieu entre les espèces non dominantes. ***P. laboriosa* n'est significativement rejetée par aucune espèce dominante, mais est négativement associée à *C. brutus* et *Camponotus* sp2.**

♦ Année 1991

Aucune association positive ne s'établit entre dominantes. *T. aculeatum* tolère *Cataulacus* sp1 sur son territoire. *M. opaciventris* est très fortement associée à une Dolichoderine et *Camponotus* sp2. ***P. laboriosa* cohabite avec *Camponotus* sp2 et *C. brutus*.**

Les plus fortes associations négatives interviennent entre *Crematogaster* sp1 et *T. aculeatum*. De même, les espèces dominantes nidifiant de la même manière (*O. longinoda*, *T. aculeatum* d'une part et *Crematogaster* sp1 et *A. mocquerysi* d'autre part) se rejettent aussi. *T. africanum* exclue *C. brutus* et *Cataulacus* sp2, qui elle-même s'oppose à de nombreuses dominantes. *M. opaciventris* évite *T. aculeatum*. ***P. laboriosa* ne développe aucune association négative.**

♦ Année 1993

L'émergence dans la mosaïque de deux nouvelles espèces dominantes, *Crematogaster* sp2 et *Crematogaster* sp3 accentue considérablement le nombre d'associations positives et négatives. On voit ainsi se former deux communautés distinctes, centrées autour de l'association de deux dominantes. La première communauté gravite autour de la cohabitation de *Crematogaster* sp1 et *O. longinoda*, **à laquelle est rattachée *P. laboriosa*, qui elle-même crée une liaison très forte avec *Camponotus* sp2 ; elle cohabite aussi avec *M. opaciventris*.** La deuxième association positive entre dominantes se fait entre *A. mocquerysi* et *T. aculeatum*, dont le territoire sert de refuge à quatre espèces non dominantes fortement associées à elle et entre elles. Les autres espèces dominantes restent indépendantes, même si *T. africanum* et *Crematogaster* sp2 s'associent aussi avec *Camponotus* sp2.

Crematogaster sp1 repousse très fortement *A. mocquerysi*, ainsi que *T. aculeatum* et les deux autres espèces de *Crematogaster*. En fait, les deux communautés s'excluent mutuellement et font de même avec *Crematogaster* sp2 et *Crematogaster* sp3 nouvellement arrivées. *O. longinoda* ne tolère sur son territoire aucune formicine. ***P. laboriosa* n'est véritablement rejetée que par *O. longinoda*.**

♦ Année 1994

La mosaïque est caractérisée par un renforcement des associations positives entre les espèces dominantes précédemment associées (*Crematogaster* Sp1 et *O. longinoda* ; *A. mocquerysi* et *T. aculeatum*). Les autres dominantes n'établissent de relations, d'ailleurs peu nombreuses, qu'avec les espèces non dominantes. Certaines espèces non dominantes sont très fortement inféodées à *T. aculeatum*, comme *Cataulacus* sp1 et *Camponotus* sp1. *Cataulacus* sp2 s'installe préférentiellement sur le territoire d'*O. longinoda*. *M. opaciventris* et *P. laboriosa* sont fortement liées à *Camponotus* sp2

et à *C. brutus*. ***P. laboriosa* établit aussi des associations positives avec *Camponotus* sp1, *P. weissi* et *T. anthracina*.**

Crematogaster sp3 rejette toutes les autres espèces dominantes, mises à part *Crematogaster* sp2 et *T. africanum*; les plus fortes dissociations ont lieu entre *Crematogaster* sp1, *Crematogaster* sp3 et *A. mocquerysi* (toutes les trois vivent dans le bois) et entre *O. longinoda* et *T. aculeatum* (les deux vivent dans le feuillage). ***O. longinoda* rejette aussi très fortement les autres formicines, *Camponotus* sp1, *Camponotus* sp2 et *P. laboriosa*.** *M. opaciventris* est dissociée du groupe *Crematogaster* sp1-*O. longinoda* de *T. aculeatum* et de *Crematogaster* sp3.

◆ Année 1995

De plus en plus d'associations positives se créent entre les espèces et certaines d'entre elles sont fortes. Les associations *A. mocquerysi*-*T. aculeatum* et *Crematogaster* sp1-*O. longinoda* sont renforcés. Les groupes d'espèces s'individualisent plus nettement, surtout autour de *A. mocquerysi* et *T. aculeatum*. Six espèces non dominantes sont fortement liées à *T. aculeatum* : il s'agit de *Tetrapone-ra* sp, *T. anthracina*, *Cataulacus* sp1, *Crematogaster* sp7 *Camponotus* sp1 et *P. weissi*. *Crematogaster* sp3 et *T. africanum* n'établissent de relation significativement positive avec aucune des autres espèces présentes cette année sur la plantation. *M. opaciventris* reste à l'écart des dominantes et n'établit de relation positive qu'avec *C. brutus*. Dans l'autre groupe constitué autour de *Crematogaster* sp1 et *O. longinoda*, on retrouve *Cataulacus* sp2, mais aussi *Crematogaster* sp6 nouvellement arrivée. **Une relation positive forte existe aussi entre *Crematogaster* sp1 et *P. laboriosa*.**

Les associations négatives sont elles aussi très nombreuses ; *Crematogaster* sp3 exclue les dominantes des deux communautés, **mais aussi *P. laboriosa***. Les autres dissociations confirment les regroupements effectués par l'établissement des associations positives, notamment entre *Crematogaster* sp1 et *T. aculeatum*.

◆ Année 1996

Les résultats obtenus au cours de cette dernière année confirment la tendance des années précédentes. Tandis que la liaison entre *A. mocquerysi* et *T. aculeatum* s'affaiblit un peu, *O. longinoda* renforce ses associations positives avec *Crematogaster* sp1, mais aussi avec *Crematogaster* sp2. *T. anthracina*, *Cataulacus* sp1, *Camponotus* sp1, *Camponotus* sp2, et *P. weissi* se développent préférentiellement sur le territoire de *T. aculeatum*. *Crematogaster* sp3 et *T. africanum* ont peu de contacts avec les autres espèces. ***P. laboriosa* et *C. brutus* s'associent très fortement avec *M. opaciventris*.**

Crematogaster sp3, *Crematogaster* sp2 et les dominantes des deux communautés s'excluent mutuellement, de même que *Crematogaster* sp1-*O. longinoda* et *T. aculeatum*. Aucune association négative significative n'est développée vis à vis des dominantes par *T. africanum*, du fait que cette es-

pèce n'occupe plus qu'un seul arbre. Alors que *M. opaciventris* évite surtout *T. africanum* et *O. longinoda* (qui exclue aussi trois autres non dominantes), ***P. laboriosa* n'est l'objet d'aucun rejet significatif.**

5.3.3 ANALYSE DU STATUT DES ESPECES EN PRESENCE

La représentation graphique année par année des espèces les plus représentées et développant des associations positives et négatives significatives, ainsi que le calcul des indices de dominance (Figure 5.3 à Figure 5.6), montrent que le statut de chaque fourmi fluctue de manière importante. En 1990 et 1991, *A. mocquerysi*, *Crematogaster* sp1, et *O. longinoda* acquièrent un statut de dominantes. Seule *T. aculeatum* n'accède pas à ce statut. *P. laboriosa* est dominante en 1990 et inclassable en 1991, du fait qu'elle ne développe aucune association positive ou négative avec quiconque. Les autres espèces sont peu représentées sur la plantation (présence < 5% des arbres selon le critère de Majer et Delabie, 1994). En 1993, *Camponotus* sp1 et *Crematogaster* sp3, nouvellement arrivée, deviennent dominantes au détriment des autres, qui redescendent au statut de sub-dominantes ($-0,8 < ID < 0,8$). La chute de leur indice de dominance correspond à la mise en place des associations *Crematogaster* sp1-*O. longinoda* et *A. mocquerysi*-*T. aculeatum*, et au renforcement des associations positives entre *T. aculeatum* et certaines espèces non dominantes. *M. opaciventris* se trouve quant à elle dans la zone correspondant aux non dominantes ($ID < -0,8$). ***P. laboriosa* a un statut de sub-dominante.** De 1994 à 1996, seule *Crematogaster* sp3 est constamment dominante. D'après le graphique *Crematogaster* sp3, *O. longinoda*, *A. mocquerysi* et *T. aculeatum* restent sub-dominantes, mais individualisées dans le haut de la zone de sub-dominance. Les autres espèces ont tendance à glisser vers la zone de non dominance. ***P. laboriosa* évolue de la même manière.**

Si l'on raisonne sur un indice de dominance global, calculé à partir de la moyenne des indices de dominance annuels, *Crematogaster* sp3 est la seule espèce dominante de la plantation, toutes les autres espèces étant des sub-dominantes ; on retrouve tout de même *Crematogaster* sp1, *Crematogaster* sp2 et *O. longinoda* à la limite du seuil de dominance (Figure 5.6).

5.4 DISCUSSION GENERALE DU CHAPITRE 5

L'occupation de la parcelle de manguiers par les fourmis est inégale, en raison de l'âge différent des arbres. Une bande de trois manguiers sur 15 rangées, située en haut de la plantation, est constituée de jeunes arbres âgés de cinq ans. Ils ne sont pas encore colonisés et constituent des zones potentielles d'extension territoriale.

On peut distinguer deux phases dans l'établissement de la mosaïque sur la plantation.

1990-1994 : phase d'accroissement des territoires. Les espèces dominantes occupent progressivement les arbres vierges et les arbres occupés seulement par des non dominantes. Seule *T. aculeatum* est en régression, chassée par *Crematogaster* sp1, *O. longinoda*, et par la présence en 1993 de *Crematogaster* sp3.

1994-1996 : phase de régression des espèces dominantes, sauf *Crematogaster* sp3, qui continue à s'étendre. Les arbres étant quasiment tous occupés, aucune expansion territoriale n'est plus possible sans qu'elle se fasse au détriment des autres. Parallèlement, les espèces non dominantes associées aux dominantes se développent fortement.

Le nombre d'espèces trouvées sur la plantation de manguiers est relativement faible (29 au maximum en 1996). Sept espèces ont un rôle déterminant au sein de la mosaïque. Elles colonisent entre 62% (1990) et 87,8% (1994) des arbres de la parcelle. En comparaison, Way (1953) fait état de l'existence de 4 espèces dominantes, se répartissant sur 100% des arbres. Majer (1976) a recensé 11 dominantes, co-dominantes et sub-dominantes sur 52 espèces dans les plantations de cacao du Ghana. Ces 11 espèces occupaient 70,4% des parcelles étudiées. Dejean et coll. (1994) ont trouvé dans la réserve de Campo (Cameroun) 6 dominantes en forêt primaire et 5 en forêt secondaire, occupant 90,2% des arbres. Sur 69 espèces recensées dans les cacaoyères camerounaises, Jackson (1984) a trouvé 5 dominantes, qui occupaient 79% des arbres. Dans la plantation de manguiers de Minkomeyos, coexistent selon les critères de dominance habituels, une dominante vraie (*Crematogaster* sp3), quatre co-dominantes associées deux à deux (*Crematogaster* sp1-*O. longinoda* et *A. mocquersyi*-*T. aculeatum*), et plusieurs sub-dominantes dont *P. laboriosa*.

L'étude plus poussée des relations entre toutes les espèces montre une ébauche de séparation entre les espèces non dominantes ou sub-dominantes, qui se répartissent différemment sur les territoires occupés par les dominantes. On retrouve ainsi deux groupes d'espèces associées.

- **Dominantes :** *A. mocquersyi* et *T. aculeatum*, **associées avec non dominantes :** *P. weissi*, *P. modesta* *Cataulacus* sp1 (probablement *C. guineensis*) et *T. anthracina* ; ces deux dernières espèces sont sub-dominantes en forêt (Dejean et coll., 1994a).



- **Dominantes** : *Crematogaster* sp1 et *O. longinoda*, associées avec non dominante : *Cataulacus* sp2. *P. laboriosa* se rattache plus fréquemment à ce deuxième groupe. Ces deux dominantes, ainsi que *Crematogaster* sp3, sont intolérantes vis à vis de la plupart des espèces non dominantes. Les autres espèces établissent de nombreuses relations entre elles, servant de lien entre les dominantes.

Morrison (1996) a montré que chaque dominante de la communauté de fourmis polynésienne qu'il étudiait est positivement et exclusivement associée à un groupe d'espèces non dominantes.

En 1990, la place disponible sur la plantation permet l'expansion du territoire des dominantes de manière indépendante. On peut cependant remarquer que si aucune espèce dominante ne développe de relations privilégiées avec une autre, certaines d'entre elles ne s'excluent pas, comme *A. mocquerysi* et *T. aculeatum*, ou comme *Crematogaster* sp1 et *O. longinoda*. En 1991, l'extension des territoires est toujours possible, mais limitée par le mauvais état de certains arbres et le trop jeune âge des arbres les plus récents, qui ne sont pas encore assez gros pour offrir nourriture et protection aux espèces dominantes. *Crematogaster* sp1 chasse *T. aculeatum* et *A. mocquerysi* de certaines zones. En 1993,

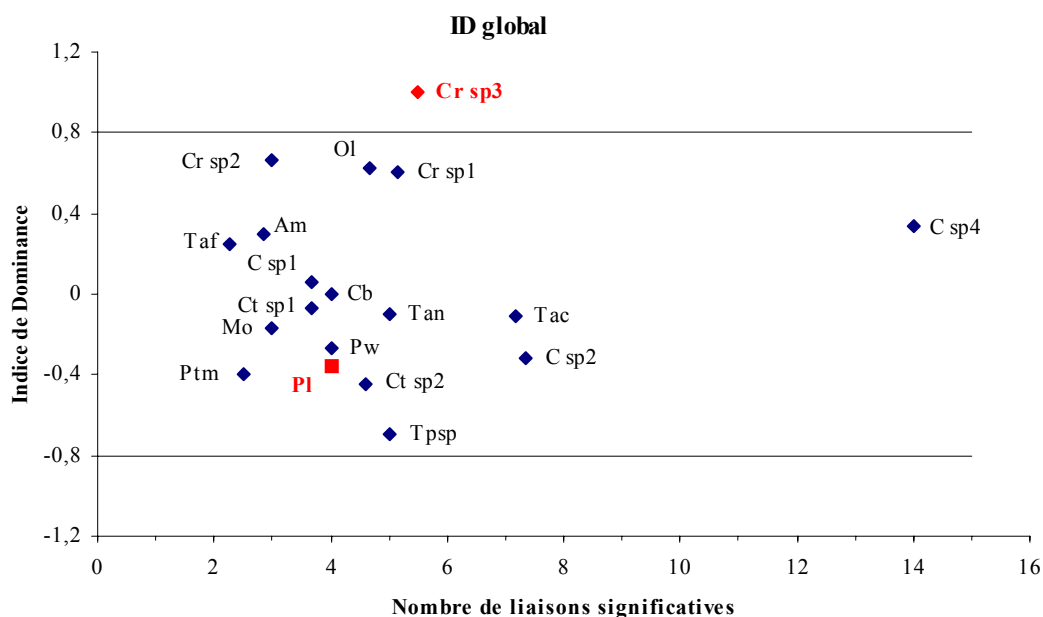


Figure 5.6 : Représentation des indices de dominance globaux des espèces de fourmis de la plantation. ID global est la moyenne des indices de dominance annuels. Am : *Atopomyrmex mocquersyi* ; C sp : *Camponotus* sp ; Cb : *Camponotus brutus* ; Cr sp : *Crematogaster* sp ; Ct sp : *Cataulacus* sp ; Dol : *Dolichoderine* ; Mo : *Myrmecaria opaciventris* ; Ol : *Oecophylla longinoda* ; Phei : *Pheidole* sp ; Pl : *Polyrhachis laboriosa* ; Ptm : *Platythyrea modesta* ; Pw : *P. weissii* ; Tac : *Tetramorium aculeatum* ; Taf : *Tetramorium africanum* ; Tan : *Tetraoponera anthracina* ; Tpsp : *Tetraoponera* sp.

une double co-dominance s'établit à la fois entre *Crematogaster* sp1 et *O. longinoda*, et entre *A. mocquersyi* et *T. aculeatum*. Cette co-dominance correspond à l'arrivée de deux espèces dominantes supplémentaires, dont l'une, *Crematogaster* sp3 est très exclusive vis à vis des autres dominantes. Cette dernière impose un réagencement des territoires des autres espèces, renforçant les cohabitations par manque de place. Elle va dès lors se développer au détriment des autres dominantes, dont les territoires diminuent. Contrairement à ce qu'a décrit Jackson (1984), l'installation tardive de *Crematogaster* sp3 au détriment des autres montre que les espèces dominantes arrivées en dernier ne sont pas forcément exclues par les autres.

Les antagonismes les plus marqués se produisent entre les espèces ayant le même mode de nidification. *T. aculeatum*, *T. africanum*, *O. longinoda*; et *P. laboriosa*, qui forment toutes des nids dans les feuilles et se repoussent fortement. De même, *A. mocquersyi*, *Crematogaster* sp1, *Crematogaster* sp2, et *Crematogaster* sp3, qui vivent dans le bois, s'excluent mutuellement. Greenslade (1971) a suggéré que la dominance était aussi influencée par la taille des individus, les espèces ayant des ouvrières de petite taille étant plus dominantes que les autres. Dans notre cas, les espèces les plus dominantes sont effectivement *Crematogaster* sp3, *Crematogaster* sp1, et *T. aculeatum*, dont les ouvrières mesurent moins de 0,5 cm.

tout de même associée à *M. opaciventris* sur des arbres non encore colonisés ou lorsque la compétition interspécifique s'accroît. A l'inverse de cette dernière, *P. laboriosa* n'est pas réellement colonisatrice puisqu'on la retrouve aussi avec d'autres espèces dominantes. Néanmoins, c'est sur ce type d'habitat qu'elle peut établir une dominance temporaire, empêchant momentanément les autres de s'installer lorsque la colonie est suffisamment importante. Elle peut profiter aussi de la disparition des dominantes initialement présentes sur l'arbre pour asseoir un territoire sur plusieurs arbres (cf. Chapitre 1).

O. longinoda tolère peu *T. aculeatum*, et tolère peu de non dominantes conformément à ce qu'ont décrit Dejean et coll. (1994a). Selon les auteurs, *O. longinoda* est décrite comme dominante ou comme co-dominante en association avec *Crematogaster castanea* (Room, 1971 ; Majer, 1976 ; Dejean et coll., 1994a). *Crematogaster* sp1 peut-être *Crematogaster castanea*. Si, selon Aryeetey (1971), *T. aculeatum* préfère se développer sur des canopées denses, elle arrive cependant très bien à coloniser la canopée discontinue. Cela lui est d'autant plus facile qu'elle a colonisé tous les *Alchornea cordifolia* qui bordent le bas de la plantation. Elle est d'ailleurs plus présente dans le bas de celle-ci. Quoiqu'il en soit, *M. opaciventris* est essentiellement colonisatrice. D'après Greenslade (1971), une espèce colonisatrice ne peut pas être considérée comme une dominante, puisqu'elle est remplacée par d'autres. Mais si l'on s'inscrit dans la logique d'une dynamique de la mosaïque, cette espèce est une dominante qui intervient au début du mécanisme de formation de la mosaïque. Étant terricole, il lui est difficile d'occuper constamment l'arbre et de s'opposer à l'arrivée d'autres espèces. Room (1971) suggère d'ailleurs qu'aucune espèce terricole ne peut être dominante dans un arbre. Néanmoins, *M. opaciventris* peut être très agressive vis à vis de certaines espèces comme *Anomma* sp, et même les empêcher de grimper sur le tronc des arbres qu'elle exploite (Dejean, com. pers.). Elle est en tout cas peu tolérée par les espèces dominantes vivant dans les arbres (Kenne, 1993).

T. africanum est une autre espèce très difficile à classer selon la méthode habituelle. Sa fréquence dans la plantation est très faible, puisqu'elle occupe neuf arbres au maximum. Cependant, elle répond à tous les critères de définition d'une dominante : elle est de petite taille, forme des sociétés populeuses et polycaliques, mais qui occupent un seul arbre à la fois, tout comme la fourmi brésilienne *Pseudomyrmex* sp50 (Majer et Queiroz, 1993). En revanche, l'arbre est totalement occupé, et les ouvrières agressent en permanence les rares espèces qui s'y trouvent. Elle répond donc à tous les critères de dominance habituellement considérés. La non extension de *T. africanum* pourrait s'expliquer : (1) soit par la structure discontinue de la canopée, qui empêcherait les colonies de s'étendre. Les ouvrières descendent au pied de l'arbre, mais aucune piste n'a jamais été observée d'un arbre à un autre ; (2) soit par un cycle de vie de la colonie relativement bref. Il est heureux que cette espèce ne prolifère pas, car son poison est localement réputé pour être l'un des plus dangereux.

L'évolution des mosaïques de fourmis a été mise en évidence par quelques travaux seulement. Vanderplanck (1960) a réalisé la première approche dynamique d'une mosaïque en étudiant la colonisation de plantations de cocotiers par *Oecophylla* sp après l'éradication chimique d'une autre espèce dominante, *Anoplolepis longipes*, prédatrice d'*Oecophylla*. Greenslade (1971) a compilé les résultats d'une étude portant sur l'évolution de quatre dominantes dans les cocotiers îles Salomon sur une période de 20 ans. C'est l'une des rares études réalisées sur l'évolution naturelle d'une mosaïque. D'autres études ont porté sur les variations de la mosaïque en fonction de l'évolution de la végétation (Majer, 1972 ; Leston, 1973).

Leston (1973) a supposé que les mosaïques de fourmis sont stables sur plusieurs années et que les variations majeures de la mosaïque sont engendrées par des variations majeures du milieu environnant. L'étude que nous avons menée infirme cette hypothèse, dans le cas des jeunes plantations, car elle a mis pour la première fois en évidence la dynamique de la formation d'une mosaïque de fourmis à partir d'un terrain vierge. Cette évolution temporelle est essentiellement due aux conflits interspécifiques. Si les liaisons entre espèces dominantes semblent relativement stables, il arrive qu'elles se modifient selon la place disponible ou selon les espèces en présence. Certaines espèces non dominantes s'associent très étroitement entre elles, puis se séparent l'année suivante. D'autre part, l'évolution de la mosaïque est aussi spatiale, le réagencement des territoires des espèces dominantes est incessant, entraînant aussi un réagencement de la distribution des non dominantes. L'exemple de *T. africanum* et de *P. laboriosa* montre que les espèces ne restent pas forcément sur les mêmes arbres, mais qu'elles déménagent (ou disparaissent) d'un arbre pour réapparaître sur un autre. **On peut donc véritablement parler de "mosaïque fluide", qui évolue de manière spatio-temporelle.**

En revanche, la colonisation de la plantation par *Crematogaster* sp3 au détriment des autres et sa forte agressivité vis à vis de la plupart des espèces laisse supposer à terme une forte réduction du nombre d'espèces présentes dans la mangueraie. Si cette tendance se précisait, elle confirmerait l'hypothèse de Majer (1976) selon laquelle le nombre d'espèces présentes dans les jeunes plantations serait plus élevé au départ, puis qu'il tendrait à diminuer jusqu'à un équilibre dépendant des espèces dominantes présentes dans le milieu.

Quoi qu'il en soit, la classification des espèces arboricoles utilisée jusqu'à présent n'est pas entièrement satisfaisante, car elle tient compte de critères suggestifs parfois non appropriés à la situation. Ainsi, nous avons vu avec *T. africanum* qu'une espèce n'a pas besoin d'avoir un territoire étendu pour être dominante. Il suffit en effet qu'elle le soit sur son propre territoire. Le critère de fréquence d'occupation d'arbres n'est donc pas réellement bon, car il oblige à négliger ce type d'espèce dominante. A l'inverse, une espèce peut être abondante et seule sur un arbre du fait qu'elle est la première arrivée. Une étude ponctuelle ne permet pas de faire la différence entre ces espèces colonisatrices et les espè-

ces dominantes à plus long terme. Il serait donc utile de trouver d'autres méthodes permettant de mieux définir la notion de dominance. De même, il est actuellement délicat de distinguer entre des co-dominantes et des sub-dominantes. La création de nouvelles méthodes de calcul d'indice de dominance tenant compte de la dynamique de la mosaïque, en raisonnant notamment sur les arbres colonisés, les arbres conquis sur les autres espèces, les arbres perdus et la plus ou moins grande stabilité des espèces sur chaque arbre, en relation avec l'observation concrète des interactions comportementales interspécifiques sur le terrain, pourront probablement permettre d'approcher plus finement la réalité de la dominance de certaines espèces sur d'autres.

Enfin, selon Dejean et coll. (1994a), les espèces non dominantes présentent souvent des défenses cuticulaires comme des épines (*Polyrhachis* sp) ou des épaississements (*Cataulacus* sp) ; si ce genre de défense passive est bien utile contre l'agressivité des espèces dominantes, il est nécessaire d'y ajouter des défenses peu agressives de type comportemental, telles que la ritualisation des comportements, décrite dans le chapitre précédent, qui semble jouer un rôle plus important qu'on ne pourrait le penser dans l'établissement de la mosaïque. Kenne (1993) a décrit une interaction particulière entre *A. mocquerysi* et *Cataulacus guineensis* ; deux ouvrières se font face tête contre tête durant plusieurs heures sans bouger, avant de repartir chacune de son côté. Ce type de comportement pourrait être interprété comme une défense passive de la part de *C. guineensis*.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Parmi les mécanismes de transmission de l'information, les signaux tactiles, chimiques et visuels occupent une place privilégiée chez les fourmis (Lenoir et Jaisson, 1982 ; Passera, 1984 ; revue dans Hölldobler et Wilson, 1990). Ils interviennent dans une multitude de fonctions qui régissent l'activité de chaque société. *P. laboriosa* a développé, tant à l'échelle de la société que de l'individu, des moyens de communication lui permettant de moduler son comportement et d'adapter sa stratégie d'exploitation des ressources du milieu en fonction des variations environnementales.

L'adaptation de *P. laboriosa* à son milieu s'exprime tout d'abord à travers la structure monogyne polycalique des sociétés qu'elle élabore, qui sont plus peuplées qu'on ne le pensait initialement et qui permettent à l'espèce d'avoir un impact plus important sur le milieu environnant. Ce type d'organisation est comparable à la structure des sociétés d'espèces syntopiques dominantes comme *O. longinoda* (Way, 1954). Elle facilite l'exploitation d'aires de récolte plus vastes, chaque fourrageuse pouvant rayonner autour de la calie à laquelle elle appartient et se déplacer d'une calie à l'autre de la société (Hölldobler et Wilson, 1977, 1978). Elle est aussi corrélée à la forte tendance des ouvrières de cette espèce à construire fréquemment de nouveaux nids satellites. Comme la majorité du couvain sexué se trouve dans les calies n'abritant pas la reine fécondée et que les reines nouvellement fécondées sont très bien réacceptées dans leur calie d'origine, l'organisation polycalique de la société de *P. laboriosa* pourrait favoriser un mode de colonisation du milieu par bourgeonnement ou par scission, sans exclure pour autant la dissémination par essaimage (Burnat et Godzinska, 1997).

L'organisation sociale de *P. laboriosa* est en relation étroite avec les systèmes d'exploitation des ressources du milieu mis en œuvre par cette espèce. Les différentes méthodes employées font appel à des signaux de communication visuels, chimiques ou tactiles. Le fourragement est ainsi le plus souvent solitaire, l'orientation des fourrageuses se faisant sur la base de repères visuels proximaux et distaux exprimés par le biais des méthodes d'exploration utilisées pour trouver de nouvelles voies d'accès : les ouvrières effectuent des boucles erratiques de recherche autour des sources de petite taille, ou franchissent des espaces vides en sautant. Le saut n'est pas spontané, mais est lié à une motivation particulière des fourrageuses ou des exploratrices à atteindre la source ou à trouver de nouveaux espaces.

Lorsque la source est suffisamment importante, la fourrageuse associe ses congénères à la récolte alimentaire, par l'intermédiaire d'un recrutement de groupe sans leader, caractérisé par la

synergie d'action entre un marquage chimique issu essentiellement de l'ampoule rectale et un comportement d'invitation tactile à l'intérieur du nid. Le marquage chimique permet aux ouvrières nouvellement recrutées de trouver la source ; cependant une fois que la source est bien localisée, le marquage chimique est relayé par l'orientation visuelle.

Le choix de la bonne stratégie, dont dépend directement la survie de la société, se fait grâce à une grande flexibilité comportementale individuelle généralement propre aux espèces formant des sociétés de petite taille (Schatz et coll., 1995). La fourrageuse adapte ainsi sa réponse comportementale aux nécessités d'exploitation de la source alimentaire rencontrée (taille, nature, localisation) grâce à des processus de mémorisation et d'apprentissage. Elle peut apprendre ainsi à se repérer et se déplacer plus rapidement, à utiliser certains repères visuels, ou à sauter au bon endroit pour avoir accès à une source de nourriture ou explorer de nouveaux territoires.

Le succès de l'adaptation de *P. laboriosa* dans son milieu réside aussi dans sa manière de communiquer avec les espèces environnantes. Elle est ainsi capable de développer des comportements ritualisés dans un contexte de compétition intra ou interspécifique ; cette stratégie lui permet en particulier d'exploiter des sources alimentaires déjà exploitées par d'autres espèces plus agressives en les apaisant, ou d'intimider des individus homo ou hétérospécifiques. Elle met en jeu des signaux visuels (postures d'intimidation à distance), tactiles ou gustatifs (rupture volontaire de contact en faisant semblant de fuir, tentatives de trophallaxie) et probablement olfactifs (relèvement du gastre). Les relations qu'elle entretient avec les espèces syntopiques lui confèrent un statut de sub-dominante, régi par les associations positives ou négatives qu'elle établit avec chacune des espèces au sein d'une mosaïque fluide.

En fait *P. laboriosa* se situe à la charnière entre les sociétés très populeuses dominantes et les sociétés peu populeuses non dominantes. Elle présente à la fois des critères généralement propres aux sociétés dominantes (polycalie, grande taille des individus) et des critères généralement propres aux sociétés non dominantes (monogynie, faible densité, faible agressivité).

Ce travail a permis de préciser la nature des communications sociales que *P. laboriosa* entretient avec son milieu, mais il soulève cependant un certain nombre de problèmes non encore éclaircis.

Si l'utilisation de repères visuels a été mise en évidence lors de l'orientation, on ne connaît pas encore avec précision le type de repères visuels utilisés par *P. laboriosa* lors de la phase de saut. Il serait bon d'étudier plus finement les mécanismes physiques du saut, ainsi que les facteurs environnementaux précis qui déclenchent un tel comportement, de manière à le reproduire le plus souvent possible. Une fois ce travail effectué, le saut pourrait servir de modèle d'étude des méca-

nismes d'apprentissage et de mémorisation chez les insectes sociaux, notamment par l'établissement de comparaisons entre *P. laboriosa* et une autre espèce (*Camponotus* sp4 ; cf. chapitre 5), qui vit dans le même milieu et a apparemment aussi intégré le saut dans sa stratégie d'exploitation du milieu.

L'analyse des moyens de communication chimique développés par l'espèce n'est pas terminée. En effet, il n'est pas évident que l'ampoule rectale agisse seule et l'on ne peut rejeter l'hypothèse de l'action synergique d'autres glandes sans avoir précisément étudié la nature chimique de la piste naturelle et des substances sécrétées par les différentes glandes. L'analyse chimique de la glande à poison est d'autant plus intéressante que la grande efficacité du venin de *P. laboriosa* ne peut s'expliquer par la seule action de l'acide formique (Dejean et coll., 1994).

D'autre part, la ritualisation des comportements pourrait bien être liée à la modulation des différents signaux chimiques émis par les fourmis (Hölldobler, 1995). Francke et coll. (1980) ont pu démontrer que certains terpènes inhibaient l'agressivité des ouvrières de *Formica polyctena*. *O. longinoda* utilise cinq systèmes de recrutement chimique différents, associés chacun à des comportements ritualisés (mouvements saccadés, latéraux de la tête, déplacements sur de très courtes distances, postures de défense ; Hölldobler et Wilson, 1978). Chez *P. laboriosa*, le comportement de relèvement du gastre vers l'arrière et l'attitude différente des ouvrières vis à vis de reines fondatrices hétérocoloniales, laissent supposer l'émission d'une ou plusieurs substances qui seraient à l'origine de la baisse d'agressivité au cours de telles rencontres. L'utilisation d'une nouvelle méthode d'investigation chimique, la Micro Extraction en Phase Solide (SPME), couplée à une étude comportementale, devrait permettre de répondre à cette question. Une série d'expériences sont ainsi envisageables, dans lesquelles serait testé le comportement de fourrageuses et de gardiennes, confrontées en dehors du nid à leur propre reine, à une reine fondatrice étrangère, à une ailée soeur vierge, ou à une ailée non soeur vierge. Si des substances sont spécifiquement émises par les reines fondatrices au cours des processus de ritualisation, on devrait s'attendre à ne voir apparaître aucune ritualisation autrement qu'avec ces reines fondatrices ; la reine et l'ailée soeur seraient ramenées dans le nid et l'ailée non soeur serait attaquée.

Les comportements ritualisés interspécifiques ont été décrits et étudiés pour la première fois dans ce travail (cf. chapitre 4) ; il semble cependant qu'ils soient beaucoup plus fréquents qu'on ne pourrait le penser et pourraient être un des critères intervenant dans l'établissement des associations entre les différentes espèces de la mosaïque arboricole. La recherche de tels comportements chez d'autres espèces permettrait d'établir une relation directe entre le statut d'une espèce et les interac-

tions comportementales qu'elle développe avec les autres espèces. Elle permettrait aussi de mieux comprendre les mécanismes qui régissent l'émergence de ces comportements.

De manière générale, le statut des espèces au sein des mosaïques de fourmis arboricoles est défini au moyen d'indices biologiques et statistiques qui rendent compte de la structure de la communauté étudiée de manière très ponctuelle. Ils ne rendent absolument pas compte de l'évolution spatio-temporelle des mosaïques, en particulier dans le cas des jeunes mosaïques en formation. Ils n'expliquent pas non plus le statut intermédiaire des espèces sub-dominantes. Cette réflexion nous a amenés à nous pencher sur l'établissement de nouveaux indices de dominance rendant mieux compte de l'évolution temporelle du statut de chaque espèce.

Enfin, deux autres systèmes de communication n'ont pas été abordés dans ce travail, mais sont actuellement en cours d'étude chez *P. laboriosa*.

Le premier système fait appel à un marquage chimique tarsal. La structure glandulaire à l'origine du marquage tarsal et son rôle biologique ont déjà été décrit chez les Apidae, les Vespidae et les Bombidae, mais aussi chez les fourmis comme *Onychomyrmex* sp., *Prionopelta amabilis*, *Amblyopone australis* ou *Crematogaster ashmeadi* (Leuthold, 1968 ; Butler et coll., 1969 ; Pasteels et coll., 1970 ; Lensky et coll., 1984, 1985 ; Billen, 1986 ; Hölldobler et Palmer, 1989 ; Pouvreau, 1989 ; Hölldobler et coll., 1992 ; revue dans Billen, 1993). Chez *Crematogaster* spp., une glande tibiale est à l'origine du marquage tarsal, qui intervient dans le recrutement lors du fourragement (Pasteels et coll., 1970 ; Billen, 1984). Chez *P. laboriosa*, certaines ouvrières se déplacent en frottant les tarses de leurs pattes arrières sur le substrat. Le cinquième segment tarsal et le dernier segment portant les griffes et les pelotes adhésives (prétarse) sont relevés vers le haut, tandis que le quatrième segment frotte le sol de l'arrière vers l'avant. L'analyse morphologique des structures tarsales au microscope électronique à balayage révèle la présence d'un pinceau de soies sur la face inférieure du quatrième segment et l'existence de rigoles dans la cuticule sur la face interne du bord inférieur de ce même segment. L'association entre le comportement et les structures observées laisse supposer l'existence d'un marquage chimique, mais il n'a malheureusement pas été possible de trouver la glande concernée (collaboration avec Schoeters et Billen). Une étude comportementale montre que certaines ouvrières présentent ce comportement de manière stable, tandis que d'autres n'y ont recours que dans des situations nouvelles, sur des territoires vierges ou marqués par *O. longinoda*. Il pourrait correspondre soit (1) à un marquage de type "home-range marking", qui consiste à marquer les territoires que l'on visite sans pour autant les défendre ; soit (2) à un marquage de type "territorial marking", présent surtout à l'entrée du nid (Hölldobler et Wilson, 1990).

Un tel marquage serait un argument supplémentaire pour expliquer la possibilité de cette espèce de devenir dominante dans certaines conditions. Une étude chimique du marquage reste aussi à faire afin de compléter cette étude.

Le deuxième système de communication en cours d'étude fait appel à des signaux acoustiques. On distingue deux catégories de signaux sonores émis par les fourmis :

- les stridulations émises à l'aide d'un organe stridulatoire constitué de deux parties de la cuticule frottant l'une sur l'autre (Markl, 1968 ; Le Roux, 1976, 1977 ; Le Roux et coll., 1993 ; Markl et Hölldobler, 1978 ; Mitchell Masters et coll., 1983 ; Baroni-Urbani et coll., 1988 ; Hölldobler and Roces, 1995).

- les vibrations émises en frappant une ou plusieurs parties du corps contre le substrat (Markl et Fuchs, 1972 ; Markl, 1973 ; Fuchs, 1976).

Selon les espèces, la communication acoustique intervient dans l'une ou plusieurs des fonctions suivantes : l'alarme, le recrutement, l'accouplement ; elle peut aussi jouer un rôle dans la modulation d'autres formes de communication.

P. laboriosa présente comme beaucoup d'espèces un comportement d'alarme consistant à frapper de manière répétée et rapide l'extrémité de son abdomen contre le sol, émettant ainsi une série de bruits particuliers. En général, les espèces pratiquant le tapping font rapidement bouger de haut en bas leur abdomen, qui frappe le substrat de manière répétitive en produisant un son, comme chez *O. longinoda* (obs. pers.). Chez *P. laboriosa*, l'abdomen est orienté pointe en bas sans toucher le substrat et reste immobile par rapport au thorax. L'individu effectue alors une série de "pompes" en se baissant et se redressant successivement sur ses pattes. Lorsque l'ensemble du corps s'abaisse, la pointe du gastre frappe la feuille et provoque l'émission d'un bruit très perceptible. La fréquence des "pompes" est de l'ordre de 20 à 25 par seconde (Le Roux et Mercier, non publié). Ce même comportement, moins fort, moins rapide et moins répété, a été détecté dans un contexte de recrutement ou d'invitation. Notre but est de déterminer les caractéristiques physiques et comportementales des signaux émis et de décoder les points-clés constitutifs du message et les facteurs à l'origine de la transmission de l'information.

BIBLIOGRAPHIE

A

- Adams, E.S., & Traniello, J.F.A. (1981). Chemical interference competition by *Monomorium minimum* (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, **51** : 265-370.
- Agbogba, C. (1984). Observations sur le comportement de marche en tandem chez deux espèces de fourmis ponérines : *Mesoponera caffraria* (Smith) et *Hypoponera* sp. (Hymenoptera : Formicidae). *Ins. Soc.*, **31** : 264-276.
- Allen, M.D. (1955). Observations on honeybees attending their queen. *Anim. Behav.*, **3** : 66-69.
- Allen, M.D. (1960). The honeybee queen and her attendants. *Anim. Behav.*, **8** : 201-208.
- Aron, S., Deneubourg, J.L., & Pasteels, J.M. (1988). Orientation visuelle et pistes personnelles chez *Leptothorax unifasciatus* : un exemple de stratégie individualiste. *Actes Coll. Ins. Soc.*, **4** : 227-234.
- Aron, S., Deneubourg, J.L., & Pasteels, J.M. (1989). Visual cues and trail-following idiosyncrasy in *Leptothorax unifasciatus*: an orientation process during foraging. *Ins. Soc.*, **35** : 355-366.
- Aryeetey, E.A. (1971). The ecology of *Macromischoides aculeatus*. *M. Sc. Thesis*, University of Ghana, 150 pp.
- Attygalle, A.B., & Morgan, E.D. (1983). Trail pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. *Naturwissenschaften*, **70** : 364-365.
- Attygalle, A.B., Vostrowsky, O., Bestmann, H.J., Steghaus-Kovac, S., & Maschwitz, U. (1988). (3R,4S)-4-Methyl-3-heptanol, the trail pheromone of the ant *Leptogenys diminuta*. *Naturwissenschaften*, **75** : 315-317.

B

- Bagnères, A.G., Billen, J., & Morgan, E.D. (1991a). Volatile secretion of Dufour's gland of workers of an army ant, *Dorylus (Anoma) molestus*. *J. Chem. Ecol.*, **17** : 1633-1640.
- Bagnères, A.G., Morgan, E.D., & Clément, J.L. (1991b). Species-specific secretions of the Dufour's glands of three species of formicine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Biochem. Sys. Ecol.*, **19** : 25-33.
- Bailez, O. (1996). Etudes du comportement de butinage et des capacités de discrimination olfactive dans la relation abeille (*Apis mellifera* L.) -colza (*Brassica napus* L.). *Thèse de Doctorat*, Université Paris XIII, 151 pp.
- Banks, W.A., & Williams, D.F. (1989). Competitive displacement of *Paratrechina longicornis* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae) from baits by fire ants in Mato Grosso, Brazil. *J. Entomol. Sci.*, **24** : 381-391.
- Barlin, M.R., Blum, M.S., & Brand, J.M. (1976). Species-specificity studies on the trail pheromone of the carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Georg. Ent. Soc.*, **11** : 162-164.
- Baroni-Urbani, C., Buser, M.W., & Schilliger, E. (1988). Substrate vibration during recruitment in ant social organization. *Ins. Soc.*, **35** : 241-250.
- Beckers, R. (1992). L'auto-organisation - une réponse alternative à la complexité individuelle ? Le cas de la récolte alimentaire chez *Lasius niger* (L.) (Hymenoptera : Formicidae). *Thèse de Doctorat*, Université Paris XIII, 160 pages.
- Beckers, R., Deneubourg, J.L., & Goss, S. (1992). Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Ins. Soc.*, **39** : 59-72.
- Beckers, R., Deneubourg, J.L., & Goss, S. (1993). Modulation of trail-laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *J. Ins. Behav.*, **6** : 751-759.
- Beckers, R., Goss, S., Deneubourg, J.L., & Pasteels, J.M. (1989). Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, **96** : 239-256.
- Bellas, T., & Hölldobler, B. (1985). Constituents of mandibular and Dufour's glands of an Australian *Polyrhachis* weaver ant. *J. Chem. Ecol.*, **11** : 525-538.

- Bennet-Clark, H.C., & Lucey, E.C.A. (1967). The jump of the flea ; the study of the energetics and a model of the mechanism. *J. Exp. Biol.*, **47** : 59-76.
- Bergström, G., & Löfqvist, J. (1970). Chemical basis for odour communication in four species of *Lasius* ants. *J. Ins. Physiol.*, **16** : 2353-75.
- Bergström, G., & Löfqvist, J. (1973). Chemical congruence of the complex odoriferous secretions from Dufour's gland in three species of ants of the genus *Formica*. *J. Ins. Physiol.*, **19** : 877-907.
- Bernstein, R.A. (1975). Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, **56** : 213-219.
- Beugnon, G. (1986). Spatial orientation memories. In : *Orientation in space* (G. Beugnon, Ed.), Toulouse, Privat I.E.C., pp 9-19.
- Beugnon, G. (1989). Orientation et mémoires spatiales chez quelques espèces d'Arthropodes. Théorie de l'antagonisme et comportement animal. *Thèse d'Etat*, Toulouse III, 321 pp.
- Beugnon, G., & Lachaud, J.P. (1992). La représentation spatiale chez l'insecte : au commencement était l'image... *Psychologie Française*, **37** : 21-28.
- Beugnon, G., Pastergue-Ruiz, I., Schatz, B., & Lachaud, J.P. (1996). Cognitive approach of a spatial and temporal information processing in insects. *Behav. Proc.*, **35** : 55-62.
- Beugnon, G., Schatz, B., & Lachaud, J.P. (1995). Les fourmis sont à l'heure au rendez-vous. *La Recherche*, **272** : 72-73.
- Bhatkar, A.P. (1979). Trophallactic appeasement in ants from distant colonies. *Fol. Entomol. Mex.*, **41** : 135-143.
- Bhatkar, A.P. (1982). Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance. In : *Social insects in the tropics* (P. Jaisson, Ed.), Presses de l'Université Paris XIII, Vol. 2, pp 105-123.
- Bhatkar, A.P., & Kloft, W.J. (1977). Evidence, using radioactive phosphorus, of interspecific food exchange in ants. *Nature*, **265** : 140-142.
- Billberg, G.J. (1820). Enumeratio insectorum in Museo Gust. Joh. Billberg. *Gadelianis*. Stockholm, 138 pp.
- Billen, J.P.J. (1982). The Dufour gland closing apparatus in *Formica fusca sanguinea* Latreille (Hymenoptera: Formicidae). *Zoomorphology*, **99** : 235-244.
- Billen, J.P.J. (1984). Morphology of the tibial gland in the ant *Crematogaster scutellaris*. *Naturwissenschaften*, **71** : 324-325.
- Billen, J.P.J. (1986). Etude morphologique des glandes tarsales chez la guêpe *Polistes annularis* (L.) (Vespidae, Polistinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, **3** : 51-60.
- Billen, J.P.J. (1993). Morphology of the exocrine system in ants. *Proc. Coll. Soc. Ins.*, St Petersburg, pp 1-15.
- Blum, M.S. (1966). The source and specificity of trail pheromones in *Termitopone*, *Monomorium* and *Huberia*, and their relations to those of some other ants. *Proc. R. Ent. Soc. London*, **41** : 155-160.
- Blum, M.S. (1974). Myrmicine trail pheromones: specificity, source and significance. *J. New York Ent. Soc.*, **82** : 141-147.
- Blum, M.S., & Portocarrero, C.A. (1964). Chemical releasers of social behavior, IV: the hindgut as the source of the odor trail pheromone in the neotropical army ant genus *Eciton*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **57** : 793-794.
- Blum, M.S., & Portocarrero, C.A. (1966). Chemical releasers of social behavior, X: an attine trail substance in the venom of a non trail-laying myrmicine, *Daceton armigerum* (Latreille). *Psyche*, **73** : 150-155.
- Blum, M.S., & Ross, G.N. (1965). Chemical releasers of social behaviour, V: source, specificity and properties of the odour trail pheromone of *Tetramorium guineense* (F.) (Formicidae, Myrmicinae). *J. Ins. Physiol.*, **11** : 857-868.
- Blum, M.S., & Wilson, E.O. (1964). The anatomical source of trail substances in formicine ants. *Psyche*, **71** : 28-31.
- Blum, M.S., Crewe, R.M., & Pasteels, J.M. (1971). Defensive secretion of *Lomechusa strumosa*, a myrmecophilous beetle. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **64** : 975-976.
- Blum, M.S., Moser, J.C., & Cordero, A.D. (1964). Chemical releasers of social behavior, II: source and specificity of the odor trail substances in four attine genera (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **71** : 1-7.
- Bolton, B. (1973). The ant genus *Polyrhachis* F. Smith in the Ethiopian region (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Ent.*, **28** : 285-369.

- Bradshaw, J.W.S., Howse, P.E., & Baker, R. (1986). A novel autostimulatory pheromone regulating transport of leaves in *Atta cephalotes*. *Anim. Behav.*, **34** : 234-240.
- Breed, M.D., & Bennett, B. (1985). Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: a field study. *Ins. Soc.*, **32** : 198-208.
- Breed, M.D., & Harrison, J.M. (1987). Individually discriminable recruitment trails in a ponerine ant. *Ins. Soc.*, **34** : 222-226.
- Breed, M.D., Bowden, R.M., Garry, M.F., & Weicker, A.L. (1996a). Giving-up time variation in response to differences in nectar volume and concentration in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, **9** : 659-672.
- Breed, M.D., Fewell, J.H., Moore, A.J., & Williams, K.R. (1987). Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20** : 407-411.
- Breed, M.D., Stierstorfer, C., Furness, E.D., Jeral, J.M., & Fewell, J.H. (1996b). Individual constancy of local search strategies in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, **9** : 673-682.
- Brophy, J.J., Cavill, G.W.K., & Shannon, J.S. (1973). Venom and Dufour's gland secretions in an Australian species of *Camponotus*. *J. Ins. Physiol.*, **19** : 791-798.
- Brophy, J.J., Cavill, G.W.K., McDonald, J.A., Nelson, D., & Plant, W.D. (1982). Volatile constituents of two species of Australian formicine ants of the genera *Notoncus* and *Polyrhachis*. *Ins. Biochem.*, **12** : 215-219.
- Brown, E.S. (1959a). Immature nutfall of coconuts in the Solomon Islands. I. Distribution of nutfall in relation to that of *Amblypelta* and of certain species of ants. *Bull. Ent. Res.*, **50** : 97-133.
- Brown, E.S. (1959b). Immature nutfall of coconuts in the Solomon Islands. II. Changes in ant populations, and their relation to vegetation. *Bull. Ent. Res.*, **50** : 523-558.
- Brown, W.L., Eisner, T., & Whittaker, R.H. (1970). Allomones and kairomones: transpecific chemical messengers. *Bioscience*, **20** : 21-22.
- Brown, W.V., & Moore, B.P. (1979). Volatile secretory products of an Australian formicine ant of the genus *Calomyrmex*. *Ins. Biochem.*, **9** : 451-460.
- Burnat, K., & Godzinska, E.J. (1997). Laboratory observations of nuptial flights of the ant *Polyrhachis laboriosa*. *Acta Neurobiol. Exp.*, **57** : 157-162.
- Buschinger, A., & Winter, U. (1977). Rekrutierung von nestgenossen mittels tandemlaufen bei sklavenraubzügen der dulotischen ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.). *Ins. Soc.*, **25** : 183-190.
- Butler, C.G., Fletcher, D.J.C., & Watler, D. (1969). Nest-entrance marking with pheromones by the honeybee *Apis mellifera* L. and by a wasp, *Vespula vulgaris*. *Anim. Behav.*, **17** : 142-147.

C

- Caetano, F.H. (1990). Morphology of the digestive tract and associated excretory organs of ants. In : *Applied myrmecology: a world perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffé & A. Cedeno, Eds.), Westview Press Boulder, Colorado, pp 119-129.
- Cammaerts, M.C. (1977). Recrutement d'ouvrières vers une source d'eau pure ou sucrée chez la fourmi *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Biol. Behav.*, **2** : 287-308.
- Cammaerts, M.C. (1980). Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis* (Formicidae). *Ins. Soc.*, **27** : 328-342.
- Cammaerts, M.C., & Cammaerts, R. (1980). Food recruitment strategies of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica ruginodis*. *Behav. Proc.*, **5** : 251-270.
- Cammaerts, M.C., & Cammaerts, R. (1981). Food-gathering method of the ant *Myrmica rugulosa* including an original recruitment system. *Biol. Behav.*, **6** : 239-254.
- Cammaerts, R., Cammaerts, M.C., & Dejean, A. (1994). The trail of the african urticating ant *Tetramorium aculeatum*: source, potency and worker's behavior (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, **7** : 533-552.
- Cammaerts-Tricot, M.C. (1974a). Piste et phéromone attractive chez la fourmi *Myrmica rubra*. *J. Comp. Physiol.*, **88** : 373-382.

- Cammaerts-Tricot, M.C. (1974b). Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **21** : 235-248.
- Campan, R., & Beugnon, G. (1989). Spatial memories and cognition in insects. *Etologia*, **1** : 63-86.
- Carlin, N.F., & Hölldobler, B. (1983). Nesmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, **222** : 1027-29.
- Carthy, J.D. (1950). Odour trails of *Acanthomyops fuliginosus*. *Nature*, **166** : 154.
- Cartwright, B.A., & Collett, T.S. (1979). How honeybees know their distance from a near-by visual landmark. *J. Exp. Biol.*, **82** : 367-372.
- Cartwright, B.A., & Collett, T.S. (1982). How honeybees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature*, **295** : 560-564.
- Cartwright, B.A., & Collett, T.S. (1983). Landmarks learning in bees. Experiments and models. *J. Comp. Physiol.*, **151** : 521-543.
- Chauvin, R. (1964). Expériences sur "l'apprentissage par équipe" du labyrinthe chez *Formica polyctena*. *Ins. Soc.*, **11** : 1-20.
- Chauvin, R. (1966). Un procédé pour récolter automatiquement les proies que les *Formica polyctena* rapportent au nid. *Ins. Soc.*, **13** : 59-66.
- Chen, Y., & Tang, J. (1990). The nesting behaviour of the spined ant, *Polyrhachis vicina* Roger. *Acta Entomologica Sinica*, **33** : 193-199.
- Collart, A. (1932). Une fourmi qui utilise la soie des araignées (*Polyrhachis laboriosa* F. Smith). *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, **8** : 1-4.
- Collet, J.Y. (1993). *L'arbre et les fourmis*. Documentaire animalier (52 min), Production : Doctar Canal+, Léo-Production.
- Collett, T.S., Dillmann, E., Giger, A., & Wehner, R. (1992). Visual landmarks and route following in desert ants. *J. Comp. Physiol.*, **170** : 435-442.
- Corbara, B. (1991). L'organisation sociale et sa génèse chez *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse de Doctorat*, Université Paris XIII, 150 pp.
- Couret, H., & Passera, L. (1979). Marquage des pistes alimentaires chez trois espèces de Dolichoderinae (Hym. Formicidae): *Tapinoma erraticum* (Latr.), *Tapinoma nigerrimum* (Nyl.) et *Iridomyrmex humilis* (Mayr.). *Ann. Sci. Nat.*, 13ème Série, **1**: 39-48.
- Crawford, D.L., & Rissing, W. (1983). Regulation of recruitment by individual scouts in *Formica oreas* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **30** : 177-183.
- Cross, J.H., Byler, R.C., Ravid, U., Silverstein, R.M., Robinson, S.W., Baker, P.M., De Oliveira, J.S., Jutsum, A.R., & Cherrett, J.M. (1979). The major component of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa* Forel: 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine. *J. Chem. Ecol.*, **5** : 187-203.
- Ctimedeiros, M.A., Fowler, H.G., & Bueno, O.C. (1995). Ant Hymenoptera: Formicidae mosaic stability in Bahian cocoa plantations: implications for management. *J. Appl. Ent.*, **119** : 411-414.

D

- Dahbi, A. (1997). Reconnaissance et dynamique de l'odeur coloniale chez la fourmi *Cataglyphis iberica*. *Thèse de Doctorat*, Université Paris XIII, 235 pp.
- Dahbi, A., Cerda, X., Hefetz, A., & Lenoir, A. (1996). Social closure, aggressive behavior, and cuticular hydrocarbon profiles in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **22** : 2173-86.
- Dawkins, R., & Krebs, J.R. (1979). Arm races between and within species. *Proc. Roy. Soc.*, **205** : 489-511.
- de Biseau, J.C. (1993). Mécanismes et valeur adaptative du recrutement alimentaire chez *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera : Formicidae) : approches expérimentale et théorique. *Thèse de Doctorat*, Université Libre de Bruxelles, 172 pp.
- de Biseau, J.C., & Pasteels, J.M. (1994). Regulated food recruitment through individual behavior of scouts in the ant, *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, **7** : 767-777.

- de Biseau, J.C., Deneubourg, J.L., & Pasteels, J.M. (1992). Mechanisms of food recruitment in the ant *Myrmica sabuleti*: an experimental and theoretical approach. In : *Biology and Évolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), Leuven University Press, Leuven, pp 359-367.
- de Biseau, J.C., Quinet, Y., Deffernez, L., & Pasteels, J.M. (1997). Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **44** : 59-73.
- de Biseau, J.C., Schuiten, M., Pasteels, J.M., & Deneubourg, J.L. (1994). Respective contributions of leader and trail during recruitment to food in *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **41** : 241-254.
- De Vroey, C. (1979). Aggression and Gause's law in ants. *Physiol. Ent.*, **4** : 217-222.
- De Vroey, C. (1980). Mesure de l'agressivité chez *Myrmica rubra*. *Biol. Behav.*, **5** : 37-46.
- De Vroey, C., & Pasteels, J.M. (1978). Agonistic behaviour of *Myrmica rubra* L. *Ins. Soc.*, **25** : 247-265.
- Degen, A.A., & Gersani, M. (1989). Environmental effects on activity and honeydew collection by the weaver ant *Polyrhachis simplex* (Hymenoptera: Formicidae), when attending the mealybug *Trabutina* sp. (Homoptera: Pseudococcidae). *J. Zool.*, **218** : 421-432.
- Degen, A.A., Gersani, M., Avivi, Y., & Weisbrot, N. (1986). Honeydew intake of the weaver ant *Polyrhachis simplex* (Hymenoptera: Formicidae) attending the aphid *Chaitophorus populialbae* (Homoptera: Aphididae). *Ins. Soc.*, **33** : 211-215.
- Dejean, A. (1991). Le comportement prédateur de *Pachycondyla soror*. *Entomol. Exp. Appl.*, **58** : 123-135.
- Dejean, A., & Benhamou, S. (1993). Orientation and foraging movements in a patchy environment by the ant *Serrastruma lujae* (Formicidae, Myrmicinae). *Behav. Proc.*, **30** : 233-243.
- Dejean, A., Amougou Akoa, Djieto-Lordon, C., & Lenoir, A. (1994a). Mosaic ant territories in an African secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiol.*, **23** : 275-292.
- Dejean, A., Corbara, B., & Oliva-Rivera, J. (1990). Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, **115** : 175-187.
- Dejean, A., Fawty Njonjo, G., Djob Bikoi, J., & Djieto-lordon, C. (1993a). La mosaïque des fourmis dans les palmeraies du Sud-Cameroun. *Actes. Coll. Ins. Soc.*, **8** : 25-30.
- Dejean, A., Lachaud, J.P., & Beugnon, G. (1993b). Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.*, **11** : 43-53.
- Dejean, A., Lenoir, A., & Godzinska, E.J. (1994b). The hunting behavior of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiol.*, **23** : 293-313.
- Dejean, A., Zapfack, L., Ngnegueu, P.R., Mckey, D., & Belin, M. (1992). Relations plantes-fourmis en lisière de forêt et dans la clairière. In : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale II ; rapport de mission : radeau des cimes, Octobre-Novembre 1991, réserve de Campo, Cameroun* (F. Hallé & O. Pascal, Eds.), Fondation Elf. pp 87-94.
- Deneubourg, J.L., Aron, S., Goss, S., & Pasteels, J.M. (1987). Error, communication and learning in ant societies. *Eur. J. Operat. Res.*, **30** : 168-172.
- Deneubourg, J.L., Aron, S., Goss, S., & Pasteels, J.M. (1990). The self-organizing pattern of the Argentine ant. *J. Ins. Behav.*, **3** : 159-168.
- Deneubourg, J.L., Aron, S., Goss, S., Pasteels, J.M., & Duerinck, G. (1986). Random behaviour, amplification processes and number of participants: how do they contribute to the foraging properties of ants. *Physica*, **22** : 177-186.
- Deneubourg, J.L., Goss, S., Pasteels, J.M., Fresneau, D., & Lachaud, J.P. (1987). Self-organization mechanisms in ant societies II: learning in foraging and division of labor. In : *From individual to collective behavior in social insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds.). Birkhäuser-Verlag, Basel. 177-196 pp.
- Deneubourg, J.L., Pasteels, J.M., & Verhaeghe, J.C. (1984). Probabilistic behaviour in ants: a strategy of errors ? *J. Theor. Biol.*, **105** : 259-271.
- Detrain, C., Deneubourg, J.L., & Quinet, Y. (1991). Dynamics of collective exploration in the ant *Pheidole pallidula*. *Psyche*, **98** : 21-31.
- Dorow, W.H.O. (1995). Revision of the ant genus *Polyrhachis* Smith, 1857 (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae) on subgenus level with keys, checklist of species and bibliography. *Courrier. Forsch.-Inst. Seckenberg*, **185** : 1-113.

- Dorow, W.H.O., & Maschwitz, U. (1990). The *arachne*-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): weaver ants cultivating Homoptera on bamboo. *Ins. Soc.*, **37** : 73-89.
- Dorow, W.H.O., Maschwitz, U., & Rapp, S. (1990). The natural history of *Polyrhachis (Myrmhopla) muelleri* Forel 1893 (Formicidae, Formicinae), a weaver ant with mimetic larvae and an unusual nesting behaviour. *Trop. Zool.*, **3** : 181-190.
- Dumpert, K. (1981). *The social biology of ants*. Pitman Publ., 297 pp.
- Dumpert, K., Maschwitz, U., Nassig, W., & Dorow, W.H.O. (1989). *Camponotus (Karavaievia) asli* sp.n. and *C. (K.) montanus* sp. N., two weaver ant species from Malaysia (Hymenoptera: Formicidae). *Zool. Beitr. N. F.*, **32** : 217-231.
- Duncan, F.D., & Crewe, R.M. (1994). Field study on the foraging characteristics of a ponerine ant, *Hagensia havilandi* Forel. *Ins. Soc.*, **41** : 85-98.
- Dwyer, P.D., & Ebert, D.P. (1994). The use of spider silk in the initiation of nest-building by weaver ants (Formicidae, Formicinae, *Polyrhachis*). *Mem. Queensland Mus.*, **37** : 115-119.
- Dyer, F.C. (1991). Bees acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape. *Anim. Behav.*, **41** : 239-246.

E-F-G

- Edelstein-Keshet, L. (1994). Simple models for trail-following behaviour ; trunk trails versus individual foragers. *J. Math. Biol.*, **32** : 303-328.
- Edelstein-Keshet, L., Watmough, J., & Ermentrout, G.B. (1995). Trail-following in ants: individual properties determine population behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **36** : 119-133.
- Emery, C. (1896). Saggio di un catalogo sistematico dei generi *Camponotus*, *Polyrhachis* e affini. *Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna*, **5** : 761-780.
- Emery, C. (1898). Aggiunte e correzioni al saggio di un catalogo sistematico dei generi *Camponotus*, *Polyrhachis* e affini. *Rc. Accad. Sci. Ist. Bologna*, **2** : 225-231.
- Emery, C. (1925). Hymenoptera, Fam. Formicidae, Subfam. Formicinae. In : *Genera insectorum 1832* (P. Wystman, Ed.), Bruxelles, pp 302.
- Ettershank, G., & Ettershank, J.A. (1982). Ritualised fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Austr. Entomol. Soc.*, **21** : 97-102.
- Evershed, R.P., Morgan, E.D., & Cammaerts, M.C. (1982). 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants. *Ins. Biochem.*, **12** : 383-391.
- Fellers, J.H. (1987). Interference and exploitation in guild of woodland ants. *Ecology*, **68** : 1466-1478.
- Fewell, J.H., & Harrison, J.F. (1991). Flexible seed selection by individual harvester ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28** : 377-384.
- Fiala, B., Grunsky, H., Maschwitz, U., & Linsenmair, K.E. (1994). Diversity of ant-plant interactions: protective efficacy in *Macaranga* species with different degrees of ant associations. *Oecologia*, **97** : 186-192.
- Fittkau, E.J., & Klinge, H. (1973). On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, **5** : 2-14.
- Fletcher, D.J.C. (1971). The glandular source and social functions of trail pheromones in two species of ants (*Leptogenys*). *J. Entomol.*, **46** : 27-37.
- Fletcher, D.J.C., & Brand, J.M. (1968). Source of the trail pheromone and method of trail-laying in the ant *Crematogaster peringueyi*. *J. Ins. Physiol.*, **14** : 783-788.
- Forel, A. (1915). Formicides d'Afrique et d'Amérique nouveaux et peu connus. IIe partie. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, **50** : 335-364.
- Fourcassié, V. (1991). Landmark orientation in natural situations in the red wood ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **3** : 89-99.

- Fourcassié, V., & Beugnon, G. (1988). How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system ? I. Laboratory experiments. *Ins. Soc.*, **35** : 92-105.
- Fourcassié, V., & Traniello, J.F.A. (1993). Effects on food-searching behavior in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae): response of naive foragers to protein and carbohydrate food. *Anim. Behav.*, **47** : 287-299.
- Fourcassié, V., & Traniello, J.F.A. (1994). Food-searching behavior in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae): response of naive foragers to protein and carbohydrate food. *Anim. Behav.*, **48** : 69-79.
- Fowler, H.G. (1987). Communication and optimal foraging in the ant *Tetramorium caespitum* (Hymenoptera: Formicidae). *Ciencia y Cultura*, **39** : 301-303.
- Francke, W., Burhing, M., & Horstmann, K. (1980). Untersuchungen über pheromone bei *Formica polyctena* (Förster). *Z. Naturforsch.*, **97** : 829-831.
- Francoeur, A., (1965). Ecologie des populations de fourmis dans un bois de chênes rouges et d'érables rouges. *Naturaliste Canadien*, **92** : 263-273.
- Fresneau, D. (1985). Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Ins. Soc.*, **32** : 109-116.
- Fresneau, D. (1994). Biologie et comportement social d'une fourmi ponerine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). *Thèse d'Etat*, Université Paris XIII, 331 pp.
- Fridman, S., & Avital, E. (1983). Foraging by queens of *Cataglyphis bicolor nigra* (Hymenoptera: Formicidae): an unusual phenomenon among the Formicinae. *Isr. J. Zool.*, **32** : 229-230.
- Fuchs, S. (1976). The response to vibrations of the substrate and reactions to the specific drumming in colonies of carpenter ants (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1** : 155-184.
- Ganeshaiah, K.N., & Veena, T. (1988). Plant design and non-random foraging by ants on *Croton bonplandianum* Baill. (Euphorbiaceae). *Anim. Behav.*, **36** : 1683-1690.
- Gerstaecker, A. (1959). Bericht über die zur bekanntmachung geeigneten verhandlungen der Königl. *Mber. K. Preuss. Akad. Wiss.*, 261-264.
- Gordon, D.M. (1986). The dynamics of the daily round of the harvester ant colony (*Pogonomyrmex barbatus*). *Anim. Behav.*, **34** : 1402-19.
- Gordon, D.M. (1988). Nest-plugging: interference competition in desert ants (*Pogonomyrmex barbatus* and *Novomessor cockerelli*). *Oecologia*, **75** : 114-118.
- Gould, J.L. (1986a). Pattern learning by honey bees. *Anim. Behav.*, **34** : 990-997.
- Gould, J.L. (1986b). The local map of honey bees: do insects have cognitive maps ? *Science*, **232** : 861-863.
- Gray, B. (1974). Nest structure and populations of *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae), with observations on the capture of prey. *Ins. Soc.*, **21** : 107-120.
- Greenslade, P.J.M. (1971). Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations. *J. Appl. Ecol.*, **8** : 323-352.
- Greenslade, P.J.M. (1987). Environment and competition as determinants of local geographical distribution of five meat ants, *Iridomyrmex purpureus* and allied species (Hymenoptera: Formicidae). *Aust. J. Zool.*, **35**: 259-273.
- Gris, G., & Cherix, D. (1977). Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Bull. Soc. Ent. Suis.*, **50** : 249-250.
- Gronenberg, W., Tautz, J., & Hölldobler, B. (1993). Fast trap jaws and giant neurons in the ant *Odontomachus*. *Science*, **262** : 560-563.
- Guilford, T. (1990). Evolutionary pathways to aposematism. *Acta Oecol.*, **11** : 835-841.
- Guthrie, E.R. (1935). *The psychology of learning* (Harper and Row, Eds.), New York, 258 pp.

H

- Hahn, M., & Maschwitz, U. (1985). Foraging strategies and recruitment behavior in the European harvester ant *Messor rufitarsis* (F.). *Oecologia*, **68** : 45-51.
- Hangartner, W. (1969a). Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera: Formicidae). *Z. Vergl. Physiol.*, **62** : 111-120.
- Hangartner, W. (1969b). Trail-laying in the subterranean ant, *Acanthomyops interjectus*. *J. Ins. Physiol.*, **15** : 1-4.
- Hangartner, W., & Bernstein, S. (1964). Über die geruchsspur von *Lasius fuliginosus* zwischen nest und futterquelle. *Experientia*, **20** : 392-393.
- Harkness, R., & Wehner, R. (1977). *Cataglyphis*. *Endeavour*, **1** : 115-121.
- Hartwick, E.B., Friend, W.G., & Atwood, C.E. (1977). Trail-laying behaviour of the Carpenter ant *Camponotus Pennsylvanicus* (Hymenoptera: Formicidae). *Can. Ent.*, **109** : 129-136.
- Hayashi, N., & Komae, H. (1980). Components of the ant secretions. *Biochem. Sys. Ecol.*, **8** : 293-296.
- Hefetz, A., & Lloyd, H.A. (1982). Exocrine glands of *Polyrhachis simplex*: chemistry and function. *J. Chem. Ecol.*, **8** : 635-639.
- Hefetz, A., & Orion, T. (1982). Pheromones of ants of Israël: I. The alarm-defense system of some larger Formicinae. *Isr. J. Ent.*, **16** : 87-97.
- Henquell, D. (1976). Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelle. *Ins. Soc.*, **23** : 577-583.
- Herbers, J.M. (1981). Reliability theory and foraging by ants. *J. Theor. Biol.*, **89** : 175-189.
- Higashi, S., Yamauchi, K., (1979). Influence of a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast. *Jap. J. Ecol.*, **29** : 257-264.
- Hoffmann, G. (1983). The random elements in the systematic search behavior of the desert isopode *Hemilepistus reaumuri*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **13** : 81-92.
- Hölldobler, B. (1971a). Homing in harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Science*, **171** : 1149-51.
- Hölldobler, B. (1971b). Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). *Z. Vergl. Physiol.*, **75** : 123-142.
- Hölldobler, B. (1973). Chemische strategie beim nahrungserwerb der diebsameise (*Solenopsis fugax* Latr.) und der pharaomeise (*Monomorium pharaonis* L.). *Oecologia*, **11** : 371-380.
- Hölldobler, B. (1976). Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1** : 3-44.
- Hölldobler, B. (1980). Canopy orientation: a new kind of orientation in ants. *Science*, **210** : 86-88.
- Hölldobler, B. (1981a). Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9** : 301-314.
- Hölldobler, B. (1981b). Trail communication in the dacetine ant *Orectognathus versicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **88** : 245-257.
- Hölldobler, B. (1982a). Chemical communication in ants: new exocrine glands and their behavioral function. *Proc. IXth. Congr. IUSSI*, pp 312-317.
- Hölldobler, B. (1982b). Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **89** : 3-23.
- Hölldobler, B. (1982c). Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera: Formicidae) during foraging. *Oecologia*, **52** : 208-213.
- Hölldobler, B. (1982d). The cloacal gland, a new pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften*, **69** : 186-187.
- Hölldobler, B. (1983). Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica*, **15** : 241-250.
- Hölldobler, B. (1984). Communication during foraging and nest-relocation in the african stink ant, *Paltothyreus tarsatus* Fabr. (Hymenoptera: Formicidae, Ponerinae). *Z. Tierpsychol.*, **65** : 40-52.
- Hölldobler, B. (1986). Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia*, **69** : 12-15.
- Hölldobler, B. (1988). Chemical communication in *Meranoplus* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **95** : 139-151.

- Hölldobler, B. (1995). The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92** : 19-22.
- Hölldobler, B., & Engel, H. (1978). Tergal and sternal glands in ants. *Psyche*, **85** : 285-330.
- Hölldobler, B., & Möglich, M. (1980). The foraging system of *Pheidole militica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **27** : 237-264.
- Hölldobler, B., & Palmer, J.M. (1989). A new tarsal gland in ants and the possible role in chemical communication. *Naturwissenschaften*, **76** : 385-386.
- Hölldobler, B., & Traniello, J.F.A. (1980a). Tandem running pheromone in ponerine ants. *Naturwissenschaften*, **67** : 360.
- Hölldobler, B., & Traniello, J.F.A. (1980b). The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla (Termitopone) laevigata*. *J. Chem. Ecol.*, **6** : 883-893.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. (1970). Recruitment trails in the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Psyche*, **77** : 386-399.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. (1977). Weaver ants: social establishment and maintenance of territory. *Science*, **195** : 900-902.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. (1978). The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **3** : 16-60.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. (1983). The evolution of communal nest-weaving in ants. *Am. Sci.*, **71** : 490-499.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. (1990). *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. Mass., 732 pp.
- Hölldobler, B., Engel, H., & Taylor, R.W. (1982). A new sternal gland in ants and its function in chemical communication. *Naturwissenschaften*, **69** : 90-91.
- Hölldobler, B., Möglich, M., & Maschwitz, U. (1974). Communication by tandem-running in the ant *Camponotus sericeus*. *J. Comp. Physiol.*, **90** : 105-127.
- Hölldobler, B., Obermayer, M., & Wilson, E.O. (1992). Communication in the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Comp. Physiol.*, **170** : 9-16.
- Hölldobler, B., Oldham, N.J., Morgan, E.D., & König, W.A. (1995). Recruitment pheromones in the ants *Aphaenogaster albisetosus* and *A. Cockerelli* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Physiol.*, **41** : 739-744.
- Hölldobler, B., Palmer, J.M., & Moffet, M.W. (1990). Chemical communication in the dacetine ant *Daceton armigerum* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **16** : 1207-1219.
- Hölldobler, B., Stanton, R.C., & Markl, H. (1978). Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Hymenoptera: Formicidae), I: chemical signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4** : 163-181.
- Hölldobler, K. (1965). Springende Ameisen. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **38** : 80-81.
- Horstmann, K. (1982). Spurorientierung bei waldameisen (*Formica polycetena* Förster). *Z. Naturforsch.*, **37** : 348-349.
- Horstmann, K., Bitter, A., & Ulsamer, P. (1982). Nahrungsalarm bei waldameisen (*Formica polycetena* Förster). *Ins. Soc.*, **29** : 44-66.
- Huber, P. (1810). *Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes*. Pashcoud, Paris, Genève. 328 pp.
- Hung, A.C.F. (1967). A revision of the ant genus *Polyrhachis* at the subgeneric level. *Trans. Am. Ent. Soc.*, **93** : 395-422.
- Huwyler, S., Grob, K., & Viscontini, M. (1975). The trail pheromone of the ant *Lasius fuliginosus*: identification of six components. *J. Ins. Physiol.*, **21** : 299-304.

J-K

- Jackson, B.D., & Morgan, E.D. (1993). Insect chemical communication: pheromones and exocrine glands of ants. *Chemoecology*, **4** : 125-144.

- Jackson, B.D., Cammaerts, M.C., Morgan, E.D., & Attygale, A.B. (1989). Chemical and behavioral studies on Dufour glands contents of *Manica rubida* (Hymenoptera: Formicidae) *J. Chem. Ecol.*, **16** : 827-840.
- Jackson, D.A. (1984). Ant distribution patterns in a Camerounian cocoa plantation: investigation of the ant mosaic hypothesis. *Oecologia*, **62** : 318-324.
- Jaffé, K. (1980). Theoretical analysis of the communication system for chemical mass recruitment in ants. *J. Theor. Biol.*, **84** : 589-609.
- Jaffé, K., & Deneubourg, J.L. (1992). On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. *Ins. Soc.*, **39** : 201-213.
- Jaffé, K., & Howse, P.E. (1979). The mass recruitment system of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Anim. Behav.*, **27** : 930-939.
- Jaffé, K., & Sanchez, C. (1984). Comportamiento alimentario y sistema de recrutamiento en la hormiga *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta. Cient. Venez.*, **35** : 270-277.
- Jaffé, K., & Villegas, G. (1985). On the communication systems of the fungus-growing ant *Trachymyrmex urichi*. *Ins. Soc.*, **32** : 257-274.
- Jander, R. (1977). Orientation ecology. In : *Grzimek's Encyclopedia of Ethology* (Van Norstrand Reinhold, Ed.), New-York, pp 145-163.
- Jander, R. (1991). Arboreal search in ants: search on branches (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, **3** : 515-525.
- Janet, C. (1894). Sur l'appareil de stridulation de *Myrmica rubra* L. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **63** : 109-117.
- Janssen, E., Bestmann, H.J., Hölldobler, B., & Kern, F. (1995). N,N-dimethyluracil and actinidine, two pheromones of the ponerine ant *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **21** : 1947-55.
- Jutsum, A.R. (1979). Interspecific aggression in leaf-cutting ants. *Anim. Behav.*, **27** : 833-838.
- Jutsum, A.R., Saunders, T.S., & Cherrett, J.M. (1979). Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Anim. Behav.*, **27** : 839-844.
- Karlson, P., & Lüscher, M. (1959). "Pheromones", a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, **183** : 55-56.
- Kenne, M. (1993). Contribution à l'étude de la biologie d'une fourmi terricole des zones de savanes et de forêts tropicales : *Myrmecaria opaciventris* (Emery) (Formicidae, Myrmicinae). *Thèse de 3e Cycle*, Université de Yaoundé, 174 pp.
- Kharboutli, M.S., & Mack, T.P. (1993). Comparison of three methods for sampling Arthropod pests and their natural enemies in peanut fields. *J. Econ. Ent.*, **86** : 1802-10.
- Kloft, W.J. (1983). Interspecific trophallactic relations between ants of different species, genera and subfamilies - an important strategy in population ecology. *Ann. Ent. India.*, **1** : 85-86.
- Klotz, J.H., Cole, S.L., & Kuhns, H.R. (1985). Crest-line orientation in *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer). *Ins. Soc.*, **32** : 305-312.
- Krebs, J.R., Kacelnik, A., & Taylor, P. (1978). Test of optimal sampling by great foraging tits. *Nature*, **275** : 27-31.
- Kugler, C. (1984). Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. *Biotropica*, **16** : 227-234.

L

- Lachaud, J.P., & Dejean, A. (1994). Predatory behavior of a seed-eating ant *Brachyponera senaarensis*. *Entomol. Exp. Appl.*, **72** : 145-155.
- Lachaud, J.P., Fresneau, D., & Garcia-Perez, J. (1984). Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera : Formicidae). *Fol. Entomol. Mex.*, **61** : 159-177.
- Laffort, B., Beugnon, G., & Fourcassié, V. (1991). Spatial orientation and polymorphism in *Camponotus aethiops* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiol.*, **19** : 363-374.
- Lamb, A.E., & Ollason, J.G. (1994a). Site fidelity in foraging wood-ants *Formica aquilonia* Yarrow and its influence on the distribution of foragers in a regenerating environment. *Behav. Proc.*, **31** : 309-321.
- Lamb, A.E., & Ollason, J.G. (1994b). Trail-laying and recruitment to sugary foods by foraging red wood-ants *Formica aquilonia* Yarrow (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Proc.*, **31** : 111-124.

- Law, J.H., Régnier, F.E., (1971). Pheromones. *Ann. Rev. Biochemistry*, **40** : 533-548.
- Le Moli, F., & Parmigiani, S. (1982). Interspecific combat in the red-wood ant (*Formica lugubris*, Zett). *Aggr. Behav.*, **8** : 145-148.
- Le Moli, F., Mori, A., & Parmigiani, S. (1984). Studies on interspecific aggression among red wood ant species *Formica rufa* L. Vs *Formica lugubris* Zett (Hymenoptera: Formicidae). *Monitore. Zool. Ital.*, **18** : 41-51.
- Le Roux, G. (1976). Etude des stridulations produites par *Myrmica laevinodis* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **12** : 615-620.
- Le Roux, G. (1977). Note sur l'organisation temporelle des séquences de stridulation de *Myrmica laevinodis* (Nyl.) (Hymenoptera : Formicidae). *C. R. Acad. Sc. Paris.*, **285** : 415-418.
- Le Roux, G., Le Roux, A.M., & Berton, F. (1993). Les émissions de stridulation : signaux de modulation chez les myrmécines (Formicidae). *Actes 25e Coll. SFECA*, Rennes, p 301.
- Ledoux, A. (1958). La construction du nid chez quelques fourmis arboricoles de France et d'Afrique tropicale. *Proc. Xxth Int. Congr. Entomol.*, Montréal, **2** : 521-528.
- Lenoir, A. (1979). Feeding behaviour in young societies of the ant *Tapinoma erraticum*. *Ins. Soc.*, **26** : 19-37.
- Lenoir, A., & Dejean, A. (1994). Semi-claustral colony foundation in the formicine ants of the genus *Polyrhachis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **41** : 225-234.
- Lenoir, A., & Jaisson, P. (1982). Évolution et rôle des communications antennaires chez les insectes sociaux. In : *Social insects in the tropics* (P. Jaisson, Ed.), Presses de l'Université Paris XIII, Paris, pp 157-180.
- Lenoir, A., Nowbahari, E., Quérard, L., Pondicq, N., & Delalande, C. (1990). Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecol.*, **11** : 3-18.
- Lenoir, A., Querard, L., Pondicq, N., & Berton, F. (1988). Reproduction and dispersal in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **95** : 21-44.
- Lensky, Y., Cassier, P., Finkel, A., Delorme-Joulie, C., & Levinsohn, M. (1985). The fine structure of the tarsal glands of the honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera). *Cell. Tissue Res.*, **240** : 153-158.
- Lensky, Y., Cassier, P., Finkel, A., Teeshbee, A., Schlesinger, R., Delorme-Joulie, C., & Levinsohn, M. (1984). Les glandes tarsales de l'abeille mellifique (*Apis mellifera* L.) : reines, ouvrières et faux-bourçons (Hymenoptera : Apidae). II : rôle biologique. *Ann. Sci. Zool. Biol. Anim.*, **6** : 167-175.
- Leston, D. (1970). Entomology of the cocoa farm. *Ann. Rev. Ent.*, **15** : 273-294.
- Leston, D. (1971). Ants, capsids and swollen shoot in Ghana: interactions and the implications for pests control. In : *III International Cocoa Research Conference, Acra, 23-29 November 1969*, Tafo Ghana Cocoa Research Institute, pp 205-221.
- Leston, D. (1973). The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *PANS*, London, **19** : 311-341.
- Leston, D. (1978). A neotropical ant mosaic. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **71** : 641-653.
- Leuthold, R.H. (1968a). A tibial gland scent-trail and trail-laying behavior in the ant *Crematogaster ashmeadi* Mayr. *Psyche*, **75** : 233-250.
- Leuthold, R.H. (1968b). Recruitment to food in the ant *Crematogaster ashmeadi*. *Psyche*, **75** : 334-350.
- Lévieux, J. (1976a). La nutrition des fourmis tropicales. III. Cycle d'activité et régime alimentaire d'*Atopomyrmex mocquerysi* André (Hymenoptera : Formicidae, Myrmicinae). *Ann. Univ. Abidjan, Série E*, **9** : 339-348.
- Lévieux, J. (1976b). Nutrition des fourmis tropicales. V. Eléments de synthèse. Le mode d'exploitation de la biocénose. *Ins Soc.*, **24** : 235-260.
- Lévieux, J. (1976c). La structure du nid de quelques fourmis arboricoles d'Afrique tropicale. *Ann. Univ. Abidjan. Série C*, **12** : 5-22.
- Lévieux, J., & Lenoir, A. (1985). Modalités d'exploitation du milieu par les insectes sociaux terricoles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **110** : 377-393.
- Levings, S.C., & Franks, N.R. (1982). Patterns of nest dispersion in a tropical ground community. *Ecology*, **63** : 338-344.
- Löfqvist, J. (1976). Formic acid and saturated hydrocarbons as alarm pheromones for the ant *Formica rufa*. *J. Ins. Physiol.*, **22** : 1331-46.

- Löfqvist, J., & Bergström, G. (1980). Volatile communication substances in Dufour's gland of virgin females and old queens of the ant *Formica polyctena*. *J. Chem. Ecol.*, **6** : 309-320.
- Longhurst, C., & Howse, P.E. (1979). Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Ins. Soc.*, **26** : 204-215.
- Longhurst, C., Baker, R., & Howse, P.E. (1979). Termite predation by *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae): coordination of raids by glandular secretions. *J. Chem. Ecol.*, **5** : 703-725.
- Lubbock, J. (1883). Fourmis, abeilles et guêpes : études expérimentales sur l'organisation des sociétés d'insectes hyménoptères. *Bibl. Sci. Int.*, 427 pp.

M

- Majer, J.D. (1972). The ant-mosaic in the Ghana cocoa farms. *Bull. Ent. Res.*, **62** : 151-160.
- Majer, J.D. (1976). The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *J. Appl. Ecol.*, **13** : 145-155.
- Majer, J.D. (1982). Ant manipulation in agro- and forest-ecosystems. In : *The biology of social insects* (M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans, Eds.), Boulder Westview Press, Boulder, pp 90-97.
- Majer, J.D. (1984). Recolonization by ants in rehabilitated open-cut mines in Northern Australia. *Recl. Reveget. Res.*, **10** : 31-48.
- Majer, J.D. (1985). Recolonization by ants of rehabilitated mineral sand mines on North Stradbroke Island, Queensland, with particular reference to seed removal. *Aust. J. Ecol.*, **10** : 31-48.
- Majer, J.D. (1986). Utilizing economically beneficial ants. In : *Economic impact and control of social insects* (S. Bradleigh Vinson, Ed.) Praeger, New York, pp 314-331.
- Majer, J.D. (1993). Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - Its structure and influence on Arthropod diversity. In : *Hymenoptera and biodiversity*, (J. Lassale & I.D. Gauld, Eds.), CAB International, Wallingford, pp 115-141.
- Majer, J.D. (1994). Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica*, **26** : 73-83.
- Majer, J.D., & Camer-Pesci, P. (1991). Ant species in tropical Australian tree crops and native ecosystems - is there a mosaic ? *Biotropica*, **23** : 173-181.
- Majer, J.D., & de Kock, A.E. (1992). Ant recolonization of sand mines near Richards Bay, South Africa: an evaluation of progress with rehabilitation. *Suid-afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap.*, **88** : 31-36.
- Majer, J.D., & Delabie, J.H.C. (1994). Comparison of the ant communities of annually inundated and terra firme forests at Trombeta in the Brazilian Amazon. *Ins. Soc.*, **41** : 343-359.
- Majer, J.D., & Queiroz, M.V.B. (1993). Distribution and abundance of ants in Brazilian subtropical coffee plantation. *Papua New Guinea J. of Agriculture, Forestry and Fisheries*, **36** : 29-35.
- Markl, H. (1968). Die verständigung durch stridulationssignale bei blattschneiderameisen. II : erzeugung und eigenschaften der signale. *Z. Vergl. Physiol.*, **60** : 103-150.
- Markl, H. (1973). The evolution of stridulatory communication in ants. *Proc. VIIth. Congr. IUSSI*, London, pp 258-265.
- Markl, H. (1983). Vibrational communication. In : *Neuroethology and behavioral physiology* (F. Huber & H. Markl, Eds.), Springer-Verlag, Heidelberg, pp 332-353.
- Markl, H., & Fuchs, S. (1972). Klopfsignale mit alarmfunktion bei robameisen (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera). *Z. Vergl. Physiol.*, **76** : 204-225.
- Markl, H., & Hölldobler, B. (1978). Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Hymenoptera: Formicidae). II. Vibration signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4** : 183-216.
- Maschwitz, U., & Mühlenberg, M. (1975). Zur jagdstrategie einiger orientalischer *Leptogenys*-Arten (Formicidae, Ponerinae). *Oecologia*, **20** : 65-83.
- Maschwitz, U., & Schönegege, P. (1977). Recruitment gland of *Leptogenys chinensis*: a new type of pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften*, **64** : 589-590.

- Maschwitz, U., Dumpert, K., & Schmidt, G. (1985). Silk pavilions of two *Camponotus* (*Karavaievia*) species from Malaysia: description of a new nesting type in ants (Formicidae, Formicinae). *Z. Tierpsychol.*, **69** : 237-249.
- Maschwitz, U., Dumpert, K., Botz, T., & Rohe, W. (1991). A silk-nest weaving Dolichoderine ant in a Malayan rain forest. *Ins. Soc.*, **38** : 307-316.
- Maschwitz, U., Jessen, K., & Knecht, S. (1986). Tandem recruitment and trail-laying in the ponerine ant *Diacamma rugosum*: signal analysis. *Ethology*, **7** : 30-41.
- Mayr, G.L. (1979). Beiträge zur ameisen-fauna Asien. *Verh. Zool.-bot. Ges. Wien.*, **28** : 645-686.
- Mc Farland, D. (1981). *The Oxford companion to animal behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 657 pp.
- Mercier, J.L., & Dejean, A. (1996). Ritualized behavior during competition for food between two Formicinae. *Ins. Soc.*, **43** : 17-29.
- Mercier, J.L., Dejean, A., & Lenoir, A. (1996). Compétition trophique entre fourmis arboricoles : émergence de comportements ritualisés. *Actes Coll. Ins. Soc.*, **10** : 75-83.
- Mercier, J.L., Lenoir, A., & Dejean, A. (1994). Polydomous societies of the tree-dwelling ant *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith). In : *Les insectes sociaux* (A. Lenoir, G. Arnold et M. Lepage, Eds.), Presses de l'Université Paris XIII, p 472.
- Mercier, J.L., Lenoir, A., & Dejean, A. (1997). Ritualised versus aggressive behaviours displayed by *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith) during intraspecific competition. *Behav. Proc.*, sous presse.
- Mitchell Masters, W., Tautz, J., Fletcher, N.H., & Markl, H. (1982). Body vibration and sound production in an insect (*Atta sexdens*) without specialized radiating structures. *J. Comp. Physiol.*, **150** : 239-249.
- Moffett, M.W. (1986a). Behavior of the group-predatory ant *Proatta butteli* (Hymenoptera: Formicidae): an Old World relative of the attine ants. *Ins. Soc.*, **33** : 444-457.
- Moffett, M.W. (1986b). Trap-jaw predation and other observations on two species of *Myrmoteras* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **33** : 85-99.
- Moffett, M.W. (1987a). Ant that go with the flow: a new method of orientation by mass communication. *Naturwissenschaften*, **74** : 551-563.
- Moffett, M.W. (1987b). Sociobiology of the ants of the genus *Pheidologeton*. *Ph. D. Diss.*, Havard University, 284 pp.
- Möglich, M., & Hölldobler, B. (1975). Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.*, **101** : 275-288.
- Möglich, M., Maschwitz, U., & Hölldobler, B. (1974). Tandem-calling: a new kind of signal in ant recruitment. *Science*, **81** : 1046-47.
- Monnin, T. (1997). Régulation de la reproduction chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* : structures hiérarchiques et communication olfactive. *Thèse de Doctorat*, Université Paris XIII, 139 pp.
- Morrison, L.W. (1996). Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. *Oecologia*, **107** : 243-256.
- Moser, J.C., & Blum, M.S. (1963). Trail marking substance of the Texas leaf-cutting ant: source and potency. *Science*, **140** : 1228.
- Musthak, A., Baroni Urbani, C., & Billen, J. (1992). Multiple jump behaviors in the ant *Harpegnathos saltator*. *Naturwissenschaften*, **79** : 374-376.

N-O

- Ngnegueu, P.R. (1993). Contribution à l'étude de la biologie d'une espèce de fourmi nuisible aux essences tropicales d'intérêt économique : *Atopomyrmex mocquersyi* André (Formicidae, Myrmicinae). *Thèse de 3e Cycle*, Université de Yaoundé, 120 pp.
- Nordlund, D.A., & Lewis, W.J. (1976). Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chem. Ecol.*, **2** : 211-220.
- Nowbahari, E., & Lenoir, A. , (1984). La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor* : relation avec la distance géographique. In : *Processus d'acquisition précoce. Les communications* (A. Haro & X. Espadaler, Eds.), Public. Univ. Autònoma Barcelona and Soc. Fr. Etude Comp. Anim., pp 457-461.

- Nowbahari, E., Lenoir, A., Clément, J.L., Lange, C., Bagnères, A.G., & Joulie, C. (1990). Individual, geographical and experimental variability of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). Their use in nest and sub-species recognition. *Bioch. Syst. Ecol.*, **18** : 63-73.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Clarendon Press, Oxford, 283 pp.
- Ofer, J. (1970). *Polyrhachis simplex* the weaver ant of Israël. *Ins. Soc.*, **17** : 49-82.
- Oldham, N.J., Morgan, E.D., Gobin, B., & Billen, J. (1994). First identification of a trail pheromone of a army ant (*Aenictus* species). *Experientia*, **50** : 763-765.
- Orr, A.G., & Charles, J.K. (1994). Foraging in the giant forest ant, *Camponotus gigas* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae): evidence for temporal and spatial specialization in foraging activity. *J. Nat. Hist.*, **28** : 861-872.
- Oster, G.F., & Wilson, E.O. (1978). *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press. Princeton, N.J., 352 pp.

P-Q

- Passera, L. (1984). *L'organisation sociale des fourmis*. Privat, Toulouse. 360 pp.
- Pasteels, J.M., Crewe, R.M., & Blum, M.S. (1970). Etude histologique et examen au microscope électronique à balayage de la glande sécrétant la phéromone de piste chez deux *Crematogaster* nord-américains (Formicidae, Myrmicinae). *C. R. Acad. Sc. Paris.*, **271** : 835-838.
- Pasteels, J.M., Deneubourg, J.L., & Goss, S. (1987a). Self-organization mechanisms in ant societies. I: trail recruitment to newly discovered food-sources. In : *From individual to collective behavior in social insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds.), Birkhäuser-Verlag, Basel, pp 155-175.
- Pasteels, J.M., Deneubourg, J.L., & Goss, S. (1987b). Transmission and amplification of information in a changing environment: the case of insect societies. In : *Law of nature and human conduct* (I. Prigogine & M. Sanglier, Eds.), Gordon, Bruxelles, pp 129-156.
- Pastergue, I., Beugnon, G., & Lachaud, J.P. (1992). Visual spatial learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). In : *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), Leuven University Press, Leuven, pp 227-231.
- Pastergue-Ruiz, I. (1995). La représentation visuelle de l'espace chez un insecte : la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). *Thèse de Doctorat*, Toulouse III, 186 pp.
- Peeters, C. (1993). Monogyny and polygyny in the ponerine ants with or without queens. In : *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, Ed.), Oxford University Press, Oxford, pp 235-261.
- Peeters, C., & Andersen, A.N. (1989). Cooperation between dealate queens during colony foundation in the green tree ant, *Oecophylla smaragdina*. *Psyche*, **96** : 39-44.
- Plowright, C.M.S., O'Connell, C.E., Roberts, L.J., & Reid, S.L. (1995). The use of proximal and distal cues in nest entrance recognition by bumble bees. *J. Apic. Res.*, **34** : 57-64.
- Pouvreau, A. (1989). Morphology and histology of tarsal glands in bumble bees of the genera *Bombus*, *Pyrobombus*, and *Megabombus*. *Can. J. Zool.*, **69** : 866-872.
- Pratt, S.C. (1989). Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81** : 313-331.
- Puntilla, P., Haila, Y., & Tukia, H. (1996). Ant communities in taïga clearcuts: habitat effects species interactions. *Ecography*, **19** : 16-28.
- Queathem, E. (1991). The ontogeny of grasshopper jumping performance. *J. Ins. Physiol.*, **37** : 129-138.
- Quinet, Y., & Pasteels, J.M. (1991). Spatiotemporal evolution of the trail network in *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Belg. J. Zool.*, **43** : 55-72.
- Quinet, Y., & Pasteels, J.M. (1996). Spatial specialization of the foragers and foraging strategy in *Lasius fuliginosus* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **43** : 333-346.

R

- Régnier, F.E., & Wilson, E.O. (1968). The alarm-defense system of the ant *Acanthomyops claviger*. *J. Ins. Physiol.*, **14** : 955-970.
- Régnier, F.E., & Wilson, E.O. (1971). Chemical communication and "propaganda" in slave-maker ants. *Science*, **172** : 267-269.
- Retana, J., & Cerda, X. (1995). Agonistic relationships among sympatric Mediterranean ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, **8** : 365-380.
- Robertson, P.L., Dudzinski, M.L., & Orton, C.J. (1980). Exocrine gland involvement in trailing behaviour in the Argentine ant (Formicidae, Dolichoderinae). *Anim. Behav.*, **28** : 1255-73.
- Roces, F. (1990). Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. *Oecologia*, **83** : 261-262.
- Roces, F. (1994). Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. *Ins. Soc.*, **41** : 235-239.
- Roces, F., & Hölldobler, B. (1995). Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **37** : 297-302.
- Rockwood, L.L. (1976). Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology*, **57** : 48-61.
- Room, P.M. (1971). The relative distributions of ants species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.*, **40** : 735-751.
- Room, P.M. (1973). Control by ants of pest situations in tropical tree-crops. A strategy for research and development. *Papua New Guinea Agric. J.*, **24** : 98-103.
- Room, P.M. (1975). Relative distributions of ant species in cocoa plantation in Papua New Guinea. *J. Appl. Ecol.*, **12** : 47-61.
- Rosengren, R. (1971). Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zool. Fennica*, **133** : 101-105.
- Rosengren, R. (1977a). Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zool. Fennica*, **149** : 1-30.
- Rosengren, R. (1977b). Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). II. Nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zool. Fennica*, **150** : 1-30.

S

- Santschi, F. (1909). Formicides nouveaux ou peu connus du Congo français. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **78** : 349-400.
- Santschi, F. (1911). Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rev. Suisse Zool.*, **19** : 303-338.
- Santschi, F. (1923). L'orientation sidérale des fourmis et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. *Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **1** : 137-176.
- Sasaki, K., Satoh, T., & Obara, Y. (1996). Cooperative foundation of colonies by unrelated foundresses in the ant *Polyrhachis moesta*. *Ins. Soc.*, **43** : 217-226.
- Savolainen, R. (1991). Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28** : 1-7.
- Schatz, B. (1997). Modalités de la recherche et de la récolte alimentaire chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger : flexibilités individuelle et collective. *Thèse de Doctorat*, Toulouse III, 320 pp.
- Schatz, B., Beugnon, G., & Lachaud, J.P. (1994). Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum*. *Anim. Behav.*, **48** : 236-238.
- Schatz, B., Lachaud, J.P., & Beugnon, G. (1995). Spatial fidelity and individual foraging specializations in the Neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiol.*, **26** : 269-282.
- Schatz, B., Lachaud, J.P., & Beugnon, G. (1996a). Flexibilité du comportement de prédation en fonction du poids des proies chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera : Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, **10** : 47-57.
- Schatz, B., Lachaud, J.P., & Beugnon, G. (1996b). Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **43** : 111-118.

- Schmid-hempel, P. (1984). Individually different foraging methods in the desert ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14** : 263-271.
- Schmid-Hempel, P., & Schmid-Hempel, R. (1984). Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **31** : 345-360.
- Simon, T., & Hefetz, A. (1992). Dynamics of mass recruitment and its regulation in *Tapinoma simrothi*. In : *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), Leuven University Press, Leuven, pp 325-334.
- Smith, F. (1858). Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum. 6: Formicidae. (Taylor & Francis, Eds.), London, 216 pp.
- Smith, F. (1957). Catalogue of hymenopterous insects collected at Sarawak, Borneo ; Mount Ophir, Malacca ; and at Singapore, by A. R. Wallace. *J. Proc. Linn. Soc. London Zool.*, **2** : 42-88.
- Standley, C., Norris, T.M., Ramsey, R.L., & Usherwood, P.N.R. (1993). Gating kinetics of the quisqualate-sensitive glutamate receptor of locust muscle studied using agonist concentration jumps and computer simulations. *Biophysic. J.*, **65** : 1379-1386.
- Strickland, A.H. (1951a). The entomology of swollen shoot of cocoa. I. The insect species involved, with notes on their biology. *Bull. Entomol. Res.*, **41** : 725-748.
- Strickland, A.H. (1951b). The entomology of swollen shoot of cocoa. II. The bionomics and ecology of the species involved. *Bull. Entomol. Res.*, **42** : 65-103.
- Swain, R.B. (1977). The natural history of *Monacis*, a genus of Neotropical ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ph. D. Diss.*, Harvard University, 258 pp.

T

- Takamine, H. (1983). Ecology of a weaver ant, *Polyrhachis dives* in the Ryukyu Islands: on the nest building by using larvae. *Biol. Mag. Okinawa*, **21** : 33-39.
- Taylor, B. (1977). The ant mosaic on cocoa and other tree crops in Western Nigeria. *Ecol. Entomol.*, **2** : 245-255.
- Taylor, F.J. (1978). Foraging behavior of ants: theoretical considerations. *J. Theor. Biol.*, **71** : 541-565.
- Therrien, P. (1988). Individual food choices by foragers from the species *Acromyrmex octospinosus* Reich, the leaf-cutting ant. *Mem. Ent. Soc. Can.*, **146** : 123-130.
- Tolman, E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychol. Rev.*, **55** : 189-208.
- Traniello, J.F.A. (1977). Recruitment behavior, orientation, and the organization of foraging in the Carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **2** : 61-79.
- Traniello, J.F.A. (1980). Colony specificity in the trail pheromone of an ant. *Naturwissenschaften*, **67** : 361-362.
- Traniello, J.F.A. (1983). Social organization and foraging success in *Lasius neoniger* (Hymenoptera: Formicidae): behavioral and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia*, **59** : 94-100.
- Traniello, J.F.A. (1989). Chemical trail systems, orientation and territorial interactions in the ant *Lasius neoniger*. *J. Ins. Behav.*, **2** : 339-354.
- Traniello, J.F.A., & Hölldobler, B. (1984). Chemical communication during tandem running in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **10** : 783-794.
- Traniello, J.F.A., & Jayasuriya, A.K. (1981a). Chemical communication in the primitive ant *Aneuretus simoni*: the role of the sternal and the pygidial glands. *J. Chem. Ecol.*, **7** : 1023-33.
- Traniello, J.F.A., & Jayasuriya, A.K. (1981b). The sternal gland and recruitment communication in the primitive ant *Aneuretus simoni*. *Experientia*, **37** : 46.
- Tumlinson, J.H., Silverstein, R.M., Moser, J.C., Brownlee, R.G., & Ruth, J.M. (1971). Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature*, **234** : 348-349.

V

- Vander Meer, R.K. (1983). Semiochemicals and the red imported fire ant (*Solenopsis invicta* Buren) (Hymenoptera: Formicidae). *Florida. Entomologist.*, **66** : 139-161.
- Vander Meer, R.K. (1986). The trail pheromone complex of *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. In : *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management* (C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer, Eds.), Wetsview Press Boulder, pp 201-210.
- Vanderplank, F.L. (1960). The bionomics and ecology of the red tree ant *Oecophylla* sp., and its relationship to the coconut bug *Pseudothrips wayi* Brown (Coreidae). *J. Anim. Ecol.*, **29** : 15-33.
- Varman, A.R. (1981). Resilin in the abdominal cuticle of workers of the honey ant, *Myrmecocystus mexicanus*. *J. Georg. Ent. Soc.*, **16** : 11-13.
- Varman, A.R., & Hermann, H.R.J. (1982). Resilin in the fulcral arms of the apparatus of the ants, *Pogonomyrmex badius*. *J. Anim. Morph. Physiol.*, **29** : 284-285.
- Veena, T., & Ganeshaiah, K.N. (1991). Non-random search pattern of ants foraging on honeydew of aphids on cashew inflorescences. *Anim. Behav.*, **41** : 7-15.
- Verhaeghe, J.C. (1977). Group recruitment in *Tetramorium caespitum*. *Proc. VIIIth. Int. Congr. IUSSI*, pp 67-68.
- Verhaeghe, J.C. (1982). Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **29** : 67-85.
- Verhaeghe, J.C., & Deneubourg, J.L. (1983). Experimental study and modeling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **30** : 347-360.
- Verhaeghe, J.C., Selicaers, N., & Deneubourg, J.L. (1992). Nest moving and food location in *Tapinoma erraticum* (Hymenoptera: Formicidae). In : *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), Leuven University Press, Leuven, pp 335-342.
- Von Frisch, K. (1967). *The dance language and orientation of bees*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass, 566 pp.

W

- Walker, J. (1986). Methods for going through a maze without becoming lost or confused. *Sci. Am.*, **255** : 140-147.
- Wang, J.F., & Tang, J. (1994). Food abundance and foraging patterns of natural colonies of *Polyrhachis vicina* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **41** : 141-151.
- Watkins, J.F. (1964). Laboratory experiments on the trail-following of army ants of the genus *Neivamyrmex* (Formicidae, Dorylinae). *J. Kans. Ent. Soc.*, **37** : 22-28.
- Watson, J.B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. *Psychol. Rev.*, **20** : 158-177.
- Way, M.J. (1953). The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the Coreid *Theraptus* sp. *Bull. Ent. Res.*, **44** : 669-691.
- Way, M.J. (1954). Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Ent. Res.*, **4** : 93-112.
- Way, M.J., & Khoo, K.C. (1991). Colony dispersion and nesting habits of the ants, *Dolichoderus thoracicus* and *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae), in relation to their success as biological control agents on cocoa. *Bull. Ent. Res.*, **81** : 341-350.
- Way, M.J., & Khoo, K.C. (1992). Role of ants in pest management. *Ann. Rev. Ent.*, **37** : 479-503.
- Wehner, R. (1976). Polarized-light navigation by insects. *Sci. Am.*, **235** : 106-115.
- Wehner, R. (1981). Spatial vision in Arthropods. In : *Handbook of sensory physiology Vol VII/6C Vision in Invertebrates* (H. Autrum, Ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, pp 288-616.
- Wehner, R., Harkness, R.D., & Schmid-Hempel, P. (1983). Foraging strategies in individually searching ants *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). In : *Information processing in animals* (M. Lindauer, Ed.), G. Fisher Verlag, Stuttgart, pp 11-53.
- Wheeler, G.C., & Wheeler, J. (1990). Larvae of the formicine ant genus *Polyrhachis*. *Trans. Am. Ent. Soc.*, **116** : 753-767.
- Wheeler, W.M. (1911). Three formicid names which have been overlooked. *Science*, **33** : 858-860.

- Wheeler, W.M. (1922). Ants of the Belgian Congo. II. Ants collected by the American Museum Congo Expedition. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **45** : 39-269.
- Wilson, E.O. (1959a). Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology*, **40** : 437-447.
- Wilson, E.O. (1959b). Source and possible nature of the odor trail of fire ants. *Science*, **129** : 643-644.
- Wilson, E.O. (1962). Chemical communication among workers of the fire ant, *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith), 1: the organization of mass foraging. *Anim. Behav.*, **10** : 134-147.
- Wilson, E.O. (1963). Pheromones. *Sci. Amer.*, **208** : 100-114.
- Wilson, E.O. (1965). Chemical communication in social insects. *Science*, **149** : 1064-71.
- Wilson, E.O. (1971). *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 548 pp.
- Wilson, E.O. (1976). The organization of colony defense in the ant *Pheidole dentata* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1** : 63-81.
- Wilson, E.O. (1981). Communal silk-spinning by larvae of *Dendromyrmex* tree-ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **28** : 182-190.
- Wilson, E.O., & Hölldobler, B. (1985). Caste-specific techniques of defense in the polymorphic ant *Pheidole embolopyx* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **32** : 3-22.
- Wilson, E.O., & Pavan, M. (1959). Glandular sources and specificity of some chemical releasers of social behavior in dolichoderine ants. *Psyche*, **66** : 70-76.
- Wojtuziak, J., Godzinska, E.J., & Dejean, A. (1995). Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, (*Oecophylla longinoda*) (Latreille 1802). *Trop. Zool.*, **8** : 309-318.

Y-Z

- Yamaguchi, T. (1995). Intraspecific competition through food-robbing in the harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc.*, **42** : 89-101.
- Yamauchi, K., Itô, Y., Kinomura, K., & Takamine, H. (1987). Polycalic colonies of the weaver ant *Polyrhachis dives*. *Kontyû*, Tokyo, **55** : 410-420.
- Zeil, J. (1993). Orientation flights of solitary wasps (*Cerceris*: Sphecidae: Hymenoptera). II: similarities between orientation and return flights and the use of motion parallax. *J. Comp. Physiol.*, **172** : 207-222.