

OBSERVATIONS SUR LE COMPORTEMENT DE MARCHÉ  
EN TANDEM CHEZ DEUX ESPÈCES DE FOURMIS  
PONÉRINES : *MESOPONERA CAFFRARIA* (SMITH)  
ET *HYPOPONERA SP.* (HYM. FORMICIDAE)

C. AGBOGBA \*

Département de Psychophysiologie Comparée  
Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie  
C.N.R.S., INP. 7, B.P. 71, F 13277 Marseille Cedex 9

Reçu le 25 juillet 1983.

Accepté le 26 mars 1984.

RESUME

J'ai analysé, chez deux espèces de Fourmis Ponérines d'Afrique tropicale, les caractéristiques de la marche en tandem et les stimuli qui interviennent, agissant sur l'ouvrière-guide ou sur l'ouvrière recrutée, pour déterminer la mise en route ou le maintien des tandems.

Pour le genre *Mesoponera*, les tandems permettent le recrutement pour la capture d'une proie mobile et volumineuse, mais aussi pour le transport collectif d'un insecte mort qui ne peut être transporté par une seule ouvrière, — ou pour la chasse d'un grand nombre de petites proies, enfin pour la récolte d'une substance sucrée. Le genre *Hypoponera* utilise le tandem pour recruter, mais uniquement lors du dépeçage d'une proie volumineuse.

D'autre part, j'ai montré que chez *Hypoponera sp.* le nombre de tandems peut dépendre de stimuli olfactifs déterminés, perçus dans le très proche environnement de la société. Par conséquent, la modification de certains éléments de l'environnement peut avoir une action spécifique sur la manifestation d'interactions complexes observées dans les sociétés de Fourmis.

SUMMARY

**Tandem running behaviour in two species of Ponerine ants :  
*Mesoponera cafferaria* (Smith) and *Hypoponera sp.* (Hym. Formicidae)**

The characteristics of tandem running were analysed in two species of Ponerine ants from tropical Africa, together with the stimuli causing either the leader or the follower to start or to maintain the tandem running.

With regard to the genus *Mesoponera*, tandem running allows the recruitment for the capture of a mobile and voluminous prey, the collective transport of a dead insect untransportable by a sole individual, the hunting of small preys and the collection of

\* Nouvelle adresse : Laboratoire d'Ecologie-Environnement, Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université de Dakar (Sénégal).

sugared substances. The genus *Hypoponera* makes use of tandem running to recruit but only in the instance of dismembering of large prey.

On the other hand it was shown that in one of the species (*Hypoponera sp.*), the number of tandems formed can depend on various olfactory stimuli perceived in the nearby environment of the colony. A change in certain elements of the environment can therefore cause specific effects in some of the complex interactions observed in ant societies.

## INTRODUCTION

Chez les Fourmis et chez beaucoup d'autres Insectes sociaux, les individus sont capables de susciter chez les autres membres de la société un état d'alerte et de leur transmettre des informations qui les conduisent vers une source de nourriture (ou éventuellement vers un emplacement nouveau pour le nid).

Les techniques de recrutement utilisées par les différentes espèces de Fourmis varient considérablement : recrutement par piste chimique (CARTHY, 1950, 1951 ; WILSON, 1962), — recrutement en groupe (group recruitment : cf. HÖLLDOBLER, 1977), — recrutement en tandem (tandem running, Tandemlauf). Dans ce dernier type de relation inter-individuelle, l'ouvrière récolteuse recrute et guide une seule compagne, qui la suit depuis le nid jusqu'à la source de nourriture, en maintenant ses antennes en contact avec l'abdomen de la recruteuse.

La marche en tandem peut être considérée comme le mode de recrutement le plus primitif (HÖLLDOBLER, 1977). Ce type de recrutement est loin d'être un phénomène général chez les Fourmis, mais il a été signalé chez plusieurs sous-familles :

- *Myrmicinae* : MÖGLICH *et al.*, 1974, pour *Leptothorax acervorum* ;
- *Formicinae* : HINGSTON, 1929, pour *Camponotus sericeus* (1) ; HÖLLDOBLER, 1971, pour *C. sericeus* et *C. socius* ;
- mais aussi chez des *Ponerinae*, Fourmis plus primitives : LE MASNE, 1952, pour *Hypoponera eduardi* ; HÖLLDOBLER *et al.*, 1973, pour *Bothroponera tesserinoda*.

La formation des tandems est précédée par des préliminaires de type varié :

- stimulation chimique (tandem calling : MÖGLICH *et al.*, 1974 ; HÖLLDOBLER, 1977, pour différents *Leptothorax*) ;
- traction mécanique, l'ouvrière recruteuse tenant l'autre par ses mandibules (cas de *Bothroponera* : MASCHWITZ *et al.*, 1974 ; HÖLLDOBLER, 1977) ; ce type de traction peut se produire à nouveau en cours de route, s'il y a eu rupture ; il en est de même éventuellement pour « l'appel au tandem ».

Le tandem peut précéder un échange alimentaire (LE MASNE, 1952). Mais dans la plupart des observations, il constitue un mode de recrutement : le plus souvent pour des aliments, éventuellement pour des déplacements vers un nouveau nid (HÖLLDOBLER *et al.*, 1973 : *Bothroponera* ; LANE, 1977 : *Leptothorax*). Des tandems interspécifiques apparaissent même entre ouvrière de *Leptothorax* et ouvrière esclavagiste (*Chalepoxenus*) : EHRHARDT (1982).

Dans le cadre d'une analyse du comportement de prédation chez différentes Fourmis Myrmicines et Ponérines (AGBOGBA, 1981, 1982 a, 1982 b), j'ai

(1) Cette toute première découverte des tandems par HINGSTON ne paraît pas figurer dans la traduction française (1931) de son livre.

pu mettre en évidence quelques données nouvelles en ce qui concerne le comportement de tandem chez deux espèces de Ponérines : *Mesoponera cafraria* (1), *Hypoponera* sp.

Les sociétés de *Mesoponera cafraria* (Smith) proviennent de Côte-d'Ivoire (2). Il s'agit d'une espèce terricole qui chasse dans et sur le sol de la savane, surtout dans l'humus des zones bien abritées du soleil. Elle ne s'aventure jamais sur la végétation (LEVIEUX, 1972). Les ouvrières (fig. 1) mesurent 8,5 à 9,5 mm.

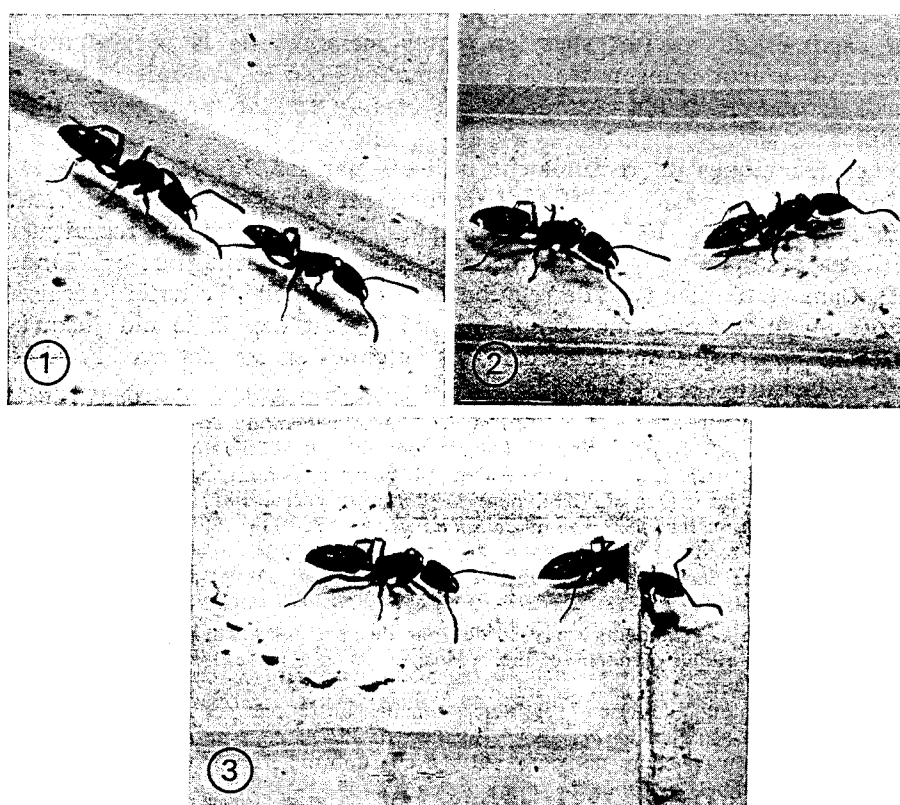


Fig. 1. — Phases de la marche en tandem chez *Mesoponera cafraria* :  
 1. Deux ouvrières marchant en tandem.  
 2. L'ouvrière guide attend que le contact se renoue.  
 3. Deux ouvrières sortant du nid en plexiglas.

Fig. 1. — Phases of tandem running in *Mesoponera cafraria* :  
 1. Two workers running in tandem.  
 2. Leader worker waiting for contact to be restored.  
 3. Two workers leaving the perspex next.

(1) *Pachycondyla cafraria*, sensu, W.L. BROWN Jr (1973).

(2) Grâce à T. DIOMANDE et M. LEPAGE, que je remercie vivement.

Les sociétés d'*Hypoponera* sp. (le nom d'espèce ne peut être précisé ; la révision du genre par W.L. BROWN est en cours : A. BOLTON, communication personnelle) proviennent du Burundi (3). Elles vivent à l'intérieur de bois friables reposant sur la litière végétale. Les ouvrières (*fig. 2*) mesurent 2 à 2,5 mm.

Observations et expériences ont été réalisées à Marseille, dans une arène annexée à l'appareil d'élevage pour *Mesoponera*, et pour *Hypoponera* dans le nid d'élevage, dont certaines loges seulement sont occupées par la société.

J'ai analysé pour ces deux espèces la forme du tandem, la nature des interactions mises en jeu dans la marche en tandem et les situations dans lesquelles elle apparaît. Sur ces trois aspects du comportement de tandem, j'ai recueilli des informations qui diffèrent de ce qui était connu pour les espèces déjà étudiées.

#### FORME DES TANDEMS - PRELIMINAIRES

Chez *Mesoponera*, la formation du tandem suit une alerte que déclenche une ouvrière rentrant au nid. Cette ouvrière s'arrête devant un groupe de congénères, repart aussitôt, et répète cette manœuvre en plusieurs points du nid. Il en résulte une agitation au sein de chaque groupe d'ouvrières avec lequel elle est entrée en contact. Des ouvrières alertées se précipitent à la poursuite de la recruteuse ; celle-ci s'arrête, échange des titillements antennaires, puis repart ; immédiatement l'une des ouvrières applique ses antennes contre l'abdomen de l'ouvrière-guide, et le tandem ainsi formé démarre (*cf. figure 1*).

Chez *Hypoponera*, le tandem n'est pas précédé d'alerte ; on voit deux ouvrières pratiquer un contact antennaire face à face, chaque ouvrière touchant la tête de l'autre de ses antennes.

Dans ces deux espèces, au cours de la marche en tandem les antennes de l'ouvrière-suiveuse restent en contact permanent ou répétitif avec l'abdomen de l'ouvrière-guide : il en est de même pour les autres espèces de Fourmis chez qui le tandem a été signalé. Par contre, chez les espèces étudiés ici les deux ouvrières qui marchent en tandem tiennent leurs mandibules ouvertes : il n'en est pas de même chez les Ponérines étudiées par les autres auteurs (*cf. ci-dessus*).

Des arrêts peuvent se produire ; l'ouvrière suiveuse montre alors un mouvement de balancement de l'avant du corps à droite et à gauche ; l'ouvrière-guide (la recruteuse) repart dès que reprend, sur son abdomen, le contact des antennes de l'ouvrière recrutée. L'ouvrière de *Mesoponera*, lors de ces arrêts, est capable d'une attente plus longue que celle d'*Hypoponera*.

---

(3) Grâce à A. DEJEAN, que je remercie très vivement.

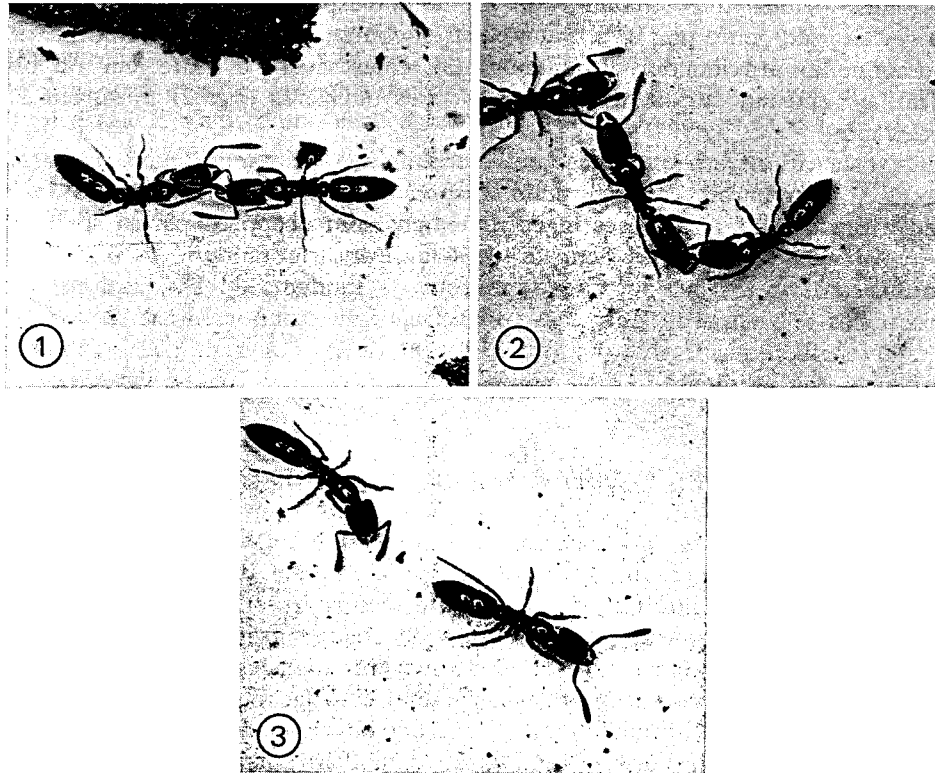


Fig. 2. — Phases successives de la marche en tandem chez *Hypoponera* sp. :

1. Face à face avec échanges de battements antennaires.
2. Démarrage de la marche en tandem.
3. Légère séparation pendant la marche en tandem.

Fig. 2. — Successive phases of tandem running in *Hypoponera* sp. :

1. Confrontation with reciprocal antennation.
2. Tandem setting off.
3. Slight separation during tandem running.

Dans certains cas, à l'occasion de la rupture du tandem, il peut y avoir remplacement de l'ouvrière suiveuse par une autre, qui survient et touche de ses antennes l'abdomen de l'ouvrière-guide. Le nouveau tandem démarre, sans qu'il ait eu « titillements » antennaires réciproques ni « face à face ».

Exceptionnellement, on peut voir une troisième ouvrière se joindre aux deux autres, transformant le tandem en « triplète ». Ce déplacement à trois peut aussi commencer après un « face à face » entre trois ouvrières. On passerait aisément de la marche en triplète au déplacement en colonne qui est connu chez d'autres Fourmis (*Megaponera foetens* : LEVIEUX, 1966 ; LONGHURST et HOWSE, 1979) ; mais jamais on n'observe de colonne de chasse chez les deux espèces étudiées ici.

Le « tandem calling » signalé pour d'autres Fourmis (cf. ci-dessus) n'apparaît pas chez les deux espèces étudiées ici, ni dans la formation des tandems, ni lors de leur reprise après un arrêt.

Il n'y a pas non plus dépôt d'une piste chimique comme chez d'autres Fourmis. Les ouvrières d'*Hypoponera* et de *Mesoponera*, lorsqu'elles marchent en tandem, ne laissent pas traîner leur abdomen sur la surface du sol comme c'est le cas chez *Camponotus sericeus* (MÖGLICH *et al.*, 1974) ; et leur aiguillon n'est pas sorti comme chez les *Leptothorax* marchant en tandem (MÖGLICH *et al.*, 1974 ; HÖLDOBLER *et al.*, 1977 ; LANE, 1977).

### FONCTION DES TANDEMS

La plupart des travaux antérieurs sur le recrutement chez les Fourmis — et en particulier sur les tandems — concernent l'approvisionnement en matières sucrées ou en eau, et beaucoup moins souvent la chasse ou le transport de proies. On n'a jusqu'ici qu'un petit nombre d'observations sur des phénomènes de recrutement intervenant dans le comportement de prédation (LEVIEUX, 1966 ; LONGHURST et HOWSE, 1979, pour *Megaponera fætens* ; CAMMAERTS, 1974, 1980, pour des *Myrmica*).

Une partie des fonctions qu'assure la marche en tandem chez les deux espèces étudiées ici sont en liaison avec des activités de prédation. Mais ces fonctions ne sont pas les mêmes pour les deux espèces.

Chez *Hypoponera*, les tandems servent à recruter des ouvrières pour le dépeçage d'une proie. Celle-ci, capturée dans une loge non habitée du nid et tuée, est transportée par la chasserresse dans une autre loge, proche du couvain, puis laissée sur place. L'ouvrière transporteuse rejoint alors la société et pratique un recrutement : face à face, puis tandem. L'ouvrière ainsi recrutée est conduite jusqu'à la proie et va participer à son dépeçage.

La reine (unique dans les sociétés que j'ai étudiées) peut également être recrutée en tandem pour le dépeçage des proies, chez cette espèce.

Dans les sociétés de *Mesoponera caffraria*, le recrutement en tandem a des fonctions variées (AGBOGBA, 1981, 1982) :

- « appeler » un grand nombre d'ouvrières à l'attaque d'une proie mobile et volumineuse (larve de *Tenebrio* par exemple) ;
- provoquer le transport collectif d'une proie volumineuse morte ;
- assurer la chasse, puis le transport jusqu'au nid d'un grand nombre de petites proies (*Drosophiles* adultes) ;
- et aussi accélérer la récolte de substances sucrées.

Il peut donc apparaître dans des situations très diverses.

L'ouvrière de *Mesoponera* qui a recruté en tandem un congénère peut ne plus participer à la tâche pour laquelle elle a recruté : attaque de proie

vivante, transport d'une proie morte. Le tandem permet alors un phénomène de relais : les premières phases du comportement de prédation sont le fait d'un individu, qui va recruter ; les phases suivantes sont réalisées, pour la même proie, par l'individu qui a été recruté. La participation — ou la non-participation — de l'ouvrière recruteuse à la tâche pour laquelle elle a recruté une compagne (donc l'absence ou la présence d'un phénomène de relais) correspond à une importante variabilité d'une séquence de prédation à une autre (comportement de prédation et variabilité qui feront l'objet d'une autre publication).

### INTERACTIONS AU COURS DE LA MARCHÉ EN TANDEM

L'étude de la nature des stimuli inter-individuels pouvant agir dans la marche en tandem a été réalisée par la technique des leurres, pour les deux espèces étudiées. Signalons qu'on dispose déjà d'informations précises à ce sujet pour une Myrmicine (*Leptothorax* : MÖGLICH *et al.*, 1974) ; quant aux Ponérines, on a des indications pour *Bothroponera tesserinoda* (HÖLLDOBLER *et al.*, 1973 ; MASCHWITZ *et al.*, 1974).

#### Marche de la recruteuse

En ce qui concerne la recruteuse d'*Hypoponera*, dans deux sociétés et dans une série de tests portant sur 20 tandems, j'ai pu, lors de ruptures de la marche en tandem, faire progresser l'ouvrière-guide en lui touchant délicatement l'abdomen à l'aide d'un pinceau n'ayant que quelques soies. Quand on interrompt cette stimulation mécanique, l'ouvrière s'immobilise un moment ; elle reprend sa marche quand on la stimule à nouveau. Il semble donc que la stimulation mécanique exercée par les « titillements » antennaires de la suiveuse sur l'abdomen du guide soit nécessaire à la poursuite de sa course, au maintien du tandem. Ces contacts antennaires localisés constituent le stimulus efficace.

Déjà chez *Leptothorax acervorum*, MÖGLICH *et al.* (1974) avaient noté que lors d'une rupture de tandem (la recruteuse se met alors en posture d'appel, ce qui n'est pas le cas chez les Ponérines étudiées ici), il est possible, en touchant les pattes postérieures ou l'abdomen de la recruteuse avec un cheveu, de la faire démarrer à nouveau.

Chez *Mesoponera*, dans une série de tests portant sur 30 tandems dans une même société, j'ai pu écarter l'ouvrière suiveuse à l'aide d'une pince souple puis stimuler l'ouvrière-guide avec un pinceau pourvu de quelques poils. Cette stimulation provoque la reprise de la marche et peut faire ensuite progresser l'ouvrière jusqu'à la source de nourriture. Ce résultat a été obtenu dans tous les tests effectués. Le stimulus qui entretient la marche de l'ouvrière-guide est, comme chez *Hypoponera*, d'ordre mécanique, tactile.

**Marche de la recrutée**

Chez *Mesoponera*, quatre séries d'expériences ont été réalisées dans une même société, chacune avec un type de leurre différent ; et dans chaque série au moins 30 tandems ont été utilisés. Chaque ouvrière testée a été provisoirement retirée, chaque fois.

*Première série* : L'ouvrière-guide ayant été rapidement prélevée pendant un arrêt de la marche en tandem, on a aussitôt présenté à l'ouvrière-suiveuse une ouvrière fraîchement tuée et entière (appartenant à la même société), piquée au bout d'une aiguille fine, son extrémité abdominale étant tournée vers la fourmi guidée.

Celle-ci suit le leurre, antennes appliquées contre son abdomen ; chaque fois qu'elle s'écarte un peu, le leurre est immobilisé jusqu'à ce que l'ouvrière reprenne contact. J'ai pu ainsi amener toutes les ouvrières jusqu'au point où se trouve la source de nourriture. Le leurre peut conduire l'ouvrière guidée depuis l'entrée du nid jusqu'à la proie, selon un trajet qui s'écarte plus ou moins, et de manière variable, de la ligne droite.

Trente autres tests furent effectués, en présentant cette fois la tête de l'ouvrière fraîchement tuée et entière. On obtint le même résultat que précédemment.

Des tests supplémentaires ont été réalisés en utilisant comme leurre des cadavres d'ouvrières, conservés sans précaution (la dessiccation était possible). Ces leurres sont restés efficaces au cours de tous les essais effectués : dix après 24 heures, autant après 48 heures, et après 72 heures encore.

*Deuxième série* : Cette fois, le leurre utilisé fut un adulte de *Tenebrio molitor*, fraîchement tué, et présenté également au bout d'une aiguille, après rupture du tandem. L'extrémité de l'abdomen du coléoptère est tournée vers la fourmi suiveuse. Tous les tests (30) ont été négatifs : ou bien le leurre est attaqué par l'ouvrière suiveuse après palpation antennaire, ou bien celle-ci se détourne et s'éloigne après un contact antennaire.

*Troisième série* : Un très petit morceau de gomme à effacer fut présenté, de la même manière, à l'ouvrière recrutée, après rupture du tandem. Chaque fois (30 tests) l'ouvrière, après palpation antennaire, se détourne et s'en va.

*Quatrième série* : Les leurres étaient cette fois des broyats d'une ou deux ouvrières enveloppées à l'aide d'une pince dans une fine enveloppe de coton afin d'en faciliter la fixation sur une aiguille. A 30 reprises, de tels leurres furent présentés aux ouvrières recrutées, dans les mêmes conditions que précédemment. Les 23 premiers tests ont été positifs : l'ouvrière recrutée a été conduite jusqu'à la source de nourriture. Les 7 derniers, réalisés 6 heures après la préparation, ont été négatifs : les recrutées se détournaient du leurre et s'éloignaient.



Il semble donc que le stimulus agissant sur l'ouvrière recrutée pour maintenir son déplacement en tandem soit d'ordre chimique (comme cela a été démontré par d'autres auteurs, *loc. cit.*).

Les tests dans lesquels le leurre était une ouvrière desséchée peuvent faire penser aussi à une action de la forme de l'objet présenté; les deux facteurs, d'ailleurs, s'additionnent peut-être. Des expériences avec des leurres plus variés et avec des extraits de différentes parties du corps de la fourmi apporteront des compléments d'information.

#### STIMULATION DES TANDEMS PAR DES FACTEURS D'ENVIRONNEMENT

J'ai pu montrer que chez *Hypoponera* la formation des tandems, outre un lien éventuel avec les phénomènes de recrutement (pour l'exploitation des proies: voir plus haut), peut dépendre de facteurs de l'environnement ou des caractéristiques de la situation dans laquelle se trouve la société.

On note, chez *Hypoponera*, la formation de tandems errant çà et là, quelquefois longuement, et de manière indépendante de tout recrutement.

A) Ce phénomène apparaît au cours de l'installation d'une société nouvellement reçue d'Afrique, déversée dans une chambre du nid d'élevage: on voit de nombreux tandems se former et se déplacer à travers le nid. Ces tandems, liés à l'installation de la société, ont été observés chez d'autres espèces de fourmis (MASCHWITZ *et al.*, 1974). Dans une société d'*Hypoponera* installée depuis quelques jours, on note encore, de temps en temps, des tandems errant dans le nid.

On peut aussi provoquer la formation de tandems en enlevant momentanément la plaque de verre qui couvre la loge habitée: on voit alors les fourmis effectuer un déménagement vers l'une des loges restées couvertes, certaines des ouvrières se déplaçant en tandem. Les mêmes faits ont pu être observés pour chacune des sociétés étudiées.

B) Un fait nouveau apparaît chez cette espèce de Ponérines. Un changement de l'environnement odorant est capable de stimuler l'apparition ou d'augmenter le nombre des tandems, de manière tout à fait indépendante des phénomènes de recrutement.

a) L'introduction d'une plaquette de verre garnie de miel dans la loge située près du couvain (par un orifice ménagé dans la plaque de verre qui sert de plafond au nid — et sans déplacer cette plaque) entraîne la formation de tandems très nombreux: les ouvrières qui jusqu'alors étaient immobiles, regroupées près de morceaux de bois présents, s'agitent, se déplacent erratiquement, échangent des battements antennaires rapides; puis cette agitation se réduit et l'on voit se former des tandems. Le nombre de tandems ne diminuera qu'assez longtemps après (une demi-heure environ).

Dans la très grande majorité des cas, les tandems suscités par la présence de miel ne constituent pas un phénomène de recrutement, et l'augmentation du nombre de tandems qui suit l'introduction du miel n'est pas précédée d'une phase de récolte ; c'est seulement dans 11 cas sur 694 tandems observés en présence de miel, que l'on a vu les deux ouvrières qui marchaient en tandem s'immobiliser pour récolter, après avoir atteint la plaque.

Notons que si la plaque de miel est déposée plus loin, dans la loge qui reçoit habituellement la nourriture (à 15 cm du couvain ou plus), on n'observe ni cette agitation, ni la formation de tandems : les ouvrières qui découvrent le miel s'immobilisent, s'alimentent, puis retournent dans les autres loges, mais ne recrutent pas.

b) Compte tenu de ces faits, je me suis demandé si le miel n'agissait pas ici seulement par son odeur. C'est pourquoi j'ai entrepris quelques expériences pour déterminer l'effet de certaines substances odorantes — y compris le miel — sur la formation des tandems.

Les expériences ont d'abord mis en jeu les substances suivantes : miel, feuilles de menthe (*Mentha viridis* L.) écrasées ; écorce de citron (*Citrus limonium* Riss.), — introduites également par l'orifice situé au plafond du nid.

On fait se succéder :

- un test-témoin d'une demi-heure avec une plaque vide de toute substance ;
- un repos d'une heure ;
- un test d'une demi-heure avec une plaque portant la substance choisie. On note le nombre total de tandems observés au cours de chaque test.

Trois séries d'expériences ont été effectuées sur une même société (*tableau I*). Les résultats de la première série confirment les indications précédentes (§ a) en montrant que les tandems observés en présence de miel sont significativement plus nombreux que les tandems qui apparaissent avec une plaque témoin, vide.

Les expériences effectuées avec des feuilles de menthe écrasées, ou avec de l'écorce de citron (séries 2 et 3) montrent aussi une augmentation significative du nombre de tandems par rapport aux tests témoins.

On constate donc que le miel, la menthe, le citron ont des effets analogues sur le nombre de tandems observés.

c) Dans une quatrième série d'expériences, j'ai séparé, pour le miel, l'effet éventuel d'une prise de nourriture du facteur olfactif seul. Pour cela, le miel a été présenté dans deux conditions différentes : soit accessible aux Fourmis sur une plaque de verre, soit entouré d'un grillage fin en empêchant l'accès. Les résultats (série 4, *tableau I*) montrent que le miel, même sans possibilité de récolte, a le même effet stimulant que le miel auquel les *Hypopomera* peuvent accéder.

Tableau I. — Réactions des sociétés d'*Hypoponera* sp. à des sources odorantes placées dans leur environnement.

*N* = nombre total de tandems observés.

*M* = nombre moyen de tandems par test.

*N.B.*: La comparaison des moyennes (plaque témoin et plaque odorante) par le test *t* des échantillons indépendants montre que pour les séries 1, 2 et 3 la différence est significative au seuil  $P = 0,05$ . Pour la série 4, la différence n'est pas significative.

Table I. — Reactions of colonies of *Hypoponera* sp. to various odoriferous sources placed in their environment.

*N* = total number of tandems observed.

*M* = mean number of tandems per test.

*N.B.*: A *t*-test comparison between the two sets of means (control plate and odoriferous plate) obtained for the various samples shows that for series 1, 2 and 3 the difference was significant at  $P = 0.05$ . For series 4, the difference was not significant.

| Séries    | Nombre de tests | Nombre moyen de tandems par test |                                  |
|-----------|-----------------|----------------------------------|----------------------------------|
|           |                 | en présence de plaques témoin    | en présence de plaques odorantes |
| 1. miel   | 10              | 6,3                              | 36,0                             |
| 2. menthe | 5               | 1,8                              | 8,6                              |
| 3. citron | 15              | 2,3                              | 6,0                              |
| 4. miel   | 7               | miel accessible<br>11,4          | miel non accessible<br>12,8      |

*d*) Des expériences complémentaires conduites de la même façon (§ b) ont été réalisées avec des feuilles de figuier (*Ficus carica* L.), d'eucalyptus (*Eucalyptus globulus* Labil.), de thym (*Thymus vulgaris* L.), de romarin (*Rosmarinus officinalis* L.), sous forme de broyat.

La présence nouvelle d'odeur de figuier ou d'eucalyptus entraîne une augmentation du nombre de tandems, par rapport au test témoin. Par contre, l'odeur de thym n'amène pas de modification par rapport au témoin. Quant à l'odeur du romarin, elle provoque une réaction de fuite, sans tandem : les ouvrières évacuent la loge où est placée cette source d'odeur ; elles abandonnent tout le nid à 4 loges si celui-ci est relié à un autre.

Une autre série complémentaire (15 tests) a été réalisée sur trois autres sociétés d'*Hypoponera*, en faisant se succéder, avec des intervalles d'une heure, des tests durant une demi-heure, au cours desquels on présentait une plaque de verre vide, puis du miel, puis de l'écorce de citron.

Les résultats obtenus confirment ceux qui sont indiqués plus haut : le nombre de tandems augmente lorsque les substances étudiées sont introduites dans le nid.

Il faut souligner que dans toutes les expériences rapportées en b, c, et d, les substances étudiées sont placées dans la loge du nid artificiel proche de

celle qu'habite la société d'*Hypoponera*. Comme pour les tests décrits en a, lorsque la distance est plus grande aucun résultat positif n'est obtenu, sans doute simplement par suite de la faible diffusion des odeurs testées.

Non seulement les femelles fécondes d'*Hypoponera* peuvent être recrutées comme les ouvrières (cf. plus haut), mais elles peuvent aussi participer, toujours comme suiveuses, à des tandems devenus plus nombreux en présence des odeurs mentionnées.

### CONCLUSION - DISCUSSION

Nous avons montré qu'en ce qui concerne la forme des tandems, entre les 2 Ponérines étudiées il y avait beaucoup de ressemblance. Seule la phase d'alerte, présente chez *Mesoponera cafraria*, est absente chez *Hypoponera sp.*

En ce qui concerne les interactions au cours de la marche en tandem, le stimulus qui entretient la marche de l'ouvrière-guide est, chez les 2 Ponérines, d'ordre mécanique, tactile. Chez *Mesoponera*, le stimulus qui agit sur l'ouvrière recrutée, lors de la marche en tandem, semble être d'ordre chimique ; une action de la forme de l'objet suivi paraît intervenir aussi.

Quant à la fonction des tandems, elle n'est pas la même chez les 2 Ponérines. Dans le cas d'*Hypoponera*, la marche en tandem sert à recruter des ouvrières, et même la reine, pour le dépeçage d'une proie ; alors que *Mesoponera* l'utilise dans plusieurs situations différentes : au cours de la capture d'une proie mobile et volumineuse, — lors du transport d'une grosse proie morte, — ou bien pendant la chasse et le transport jusqu'au nid d'un grand nombre de proies de petite taille, — et aussi lors de la récolte de substances sucrées. *Mesoponera* est donc capable d'utiliser la marche en tandem pour recruter des congénères, dans toutes les situations qui concernent l'approvisionnement de la société.

Nous avons ensuite montré expérimentalement que chez *Hypoponera* le nombre de tandems dépend des odeurs nouvellement introduites dans l'environnement immédiat ; ces odeurs agissent sur le seuil de réactivité des ouvrières, et provoquent une augmentation du nombre de tandems. Les expériences rapportées devront être reprises dans des conditions expérimentales moins artificielles et en utilisant des odeurs auxquelles ces Insectes ont plus de chance d'être confrontés dans la nature. Quel effet aura l'odeur d'une proie, et en particulier les nombreuses substances odorantes spécifiques émises par certains animaux (Arthropodes en particulier) ?

Il apparaît en tout cas qu'une modification de la situation stimulante, dans ses caractéristiques d'environnement, est capable d'agir sur un type de relations inter-individuelles déjà complexe, dans cette société de Fourmis.

Il faudra aussi rechercher quelle est la signification de ces tandems chez *Hypoponera*. Ceux qui apparaissent au cours du dépeçage d'une proie constituent bien un système de recrutement. Par contre, ceux dont nous voyons

le nombre augmenter sous l'action d'odeurs diverses, dans les expériences, n'ont pas encore de signification claire. Une hypothèse simple est que cette multiplication des tandems sous l'action d'odeurs déterminées aurait pour effet d'accélérer l'exploration du milieu, autour du nid.

#### Bibliographie

- AGBOGBA C., 1981. — L'approvisionnement en proies chez quelques espèces de Fourmis. *Bull. Int. SF/U.I.E.I.S.*, 18-22.
- AGBOGBA C., 1982 a. — Contribution à l'étude de la prédation et de l'approvisionnement de la société chez des Fourmis carnivores. *Thèse 3<sup>e</sup> Cycle, Neurosciences, Sciences du Comportement*, Univ. Aix-Marseille, 132 p.
- AGBOGBA C., 1982 b. — Analyse du comportement de prédation chez plusieurs espèces de Fourmis carnivores. *Bull. Int. S.F.E.C.A.*, 81-90.
- BROWN W.L., 1973. — A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest Ant faunas. In *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Smithsonian Institution, Washington, D.C., 161-185.
- CAMMAERTS-TRICOT M.C., 1974. — Piste et phéromones attractives chez la Fourmi *Myrmica rubra*. *J. Comp. Physiol.*, 88, 373-382.
- CAMMAERTS M.C., 1980. — Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis*. *Ins. Soc.*, 27, 328-342.
- CARTHY J.D., 1950. — Odour trails of *Acanthomyops fuliginosus*. *Nature*, 166, 54.
- CARTHY J.D., 1951. — The orientation of two allied species of British Ants. *Behaviour*, 3, 275-318.
- EHRHARDT W., 1982. — Untersuchungen zum Raubzugverhalten der sozialparasitischen Ameise *Chalepoxenus muellerianus* (Finzi). *Zool. Anz.*, Jena, 208, 145-160.
- HINGSTON W.G., 1929. — *Instinct and Intelligence*. New York, Mc Millan.
- HINGSTON W.G., 1931. — *Problèmes de l'instinct et de l'intelligence chez les Insectes*. Paris, Payot, 302 p.
- HÖLDOBLER B., 1971. — Recruitment behavior in *Camponotus socius*. *Z. Vergl. Physiol.*, 75, 123-142.
- HÖLDOBLER B., 1977. — Communication in social Hymenoptera. In A. SEBEOK, *How animals communicate*. Bloomington, Indiana Univ. Press, 418-471.
- HÖLDOBLER B., MÖGLICH M., MASCHWITZ U., 1973. — *Bothroponera tesserinoda*, Tandemlauf beim Nestumzug. Film, Encyclopaedia Cinematogr., Göttingen.
- LANE A., 1977. — Recrutement et orientation chez la Fourmi *Leptothorax unifasciatus* Latr.: rôle de la piste et des tandems. *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle*, Dijon, 124 p.
- LE MASNE G., 1952. — Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Ponera eduardi*. *C.R. Acad. Sci.*, 235, 1549-1551.
- LEVIEUX J., 1966. — Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens*. *Ins. Soc.*, 13, 117-126.
- LEVIEUX J., 1972. — Le rôle des Fourmis dans les réseaux trophiques d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E (Ecologie), V, 143-240.
- LONGHURST C., HOWSE P.E., 1979. — Foraging recruitment and emigration in *Megaponera foetens* from the Nigerian Guinea savana. *Ins. Soc.*, 26, 204-215.
- MASCHWITZ V.U., HÖLDOBLER B., MÖGLICH M., 1974. — Tandemlauf als Rekrutierungsverhalten bei *Bothroponera tesserinoda* Forel. *Z. Tierpsychol.*, 35, 113-123.
- MÖGLICH M., MASCHWITZ U., HÖLDOBLER B., 1974. — Tandem calling: A new kind of signal in Ant communication. *Science*, 186, 1046-1047.
- WILSON E.O., 1962. — Chemical communication among worker of the fire Ant *Solenopsis saevissima*. *Anim. Behav.*, 10, 134-164.