ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux Section française

> VOL.1-COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, LES EYZIES 22-24 sept. 1983

> > année du tricentenaire de la naissance de



Portrait de Réaumur par Jean-Jacques Balleghou

René-Antoine FERCHAULT, Seigneur DE RÉAUMUR
DES ANGLES et DE LA BERMONDIÈRE

La Rochelle 28 février 1683 - La Bermondière 18 octobre 1757

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 57-66, Ed. SF-UIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

ETUDE EXPERIMENTALE DE RELATIONS ENTRE L'ACTIVITE D'AFFOURAGEMENT ET L'EMIGRATION CHEZ LA FOURMI TAPINOMA ERRATICUM par

Christiane DUBUC et Madeleine MEUDEC

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

Résumé: La comparaison de la fréquentation, par des fourmis Tapinoma erraticum, de différents sîtes (sîtes alimentaires et nids potentiels) montre que: a) Deux sources de nourriture identiques ne sont pas exploitées de façon équivalente— b) Un nid potentiel proche d'une source de nourriture est très visité. Mais il ne sera pas systématiquement choisi comme nouveau nid en cas de déménagement— c) Un nid quitté reste longtemps attractif et a de fortes chances d'être réinvesti après une nouvelle perturbation. L'existence d'un réseau souple de pistes chimiques permettrait un ajustement progressif de la réponse d'une colonie au cours du passage de la situation alimentaire à la situation de déménagement.

Mots clés: Recrutement, Emigration, Tapinoma erraticum, Formicidae

Summary: Laboratory observations about the relationship between foraging activity and emigration in ants Tapinoma erraticum.

The frequency with which T. erraticum visited artificial sites (food sites and potential nests) located on a square (150x150 cm) were compared. Two colonies were observed over a 3 weeks period. The flux of workers at the entrance of each site was measured by means of a photoelectric cell linked to a counter. After a foraging period, two emigrations phases were artificially induced. A foraging phase preceded the second emigration.

Results showed that: 1) Two identical food sources were not exploited with the same intensity. Before the first emigration, the same site was the most exploited every day. After the first emigration, a differential visiting frequency was observed too, though preference varied from one day to the next.2) A potential nest located next to a food source was very frequented. However, such nests were not systematically chosen when the ants emigrated. 3) A recently abandoned nest remained attractive to the ants long after their emigration. Colonies willingly returned to it when perturbed.

A system of chemical trails would allow the workers to orientate themselves in the experimental situation. The structure of this system would evolve with new discoveries made when wandering off chemical trails. This network of trails would make possible gradual ajustments to new situations (eg. switch from a foraging situation to an emigration phase) in that it provides information on the possibilities of the environment. This information is integrated with the other stimuli to determine the choice of a new nesting site.

Keywords: Recruitment , Emigration, Tapinoma erraticum, Formicidae

INTRODUCTION

Tapinoma erraticum est une fourmi opportuniste qui doit son nom au fait qu'elle déménage très souvent (FOREL, 1874) Elle pratique un recrutement de masse lors de l'emigration (MEUDEC, 1979) et lors de l'exploitation d'une source alimentaire (CHAMPAGNE, 1980). Nous avons étudié au laboratoire la fréquentation de différents sites (sites alimentaires et sites de nidification potentiels) par des colonies passant, dans le même environnement, d'une situation alimentaire à une situation de déménagement. Ceci afin de voir s'il existe une continuité entre les deux situations, en particulier dans quelle mesure le choix de l'emplacement d'un nouveau nid après une perturbation est lié à l'utilisation et à la connaissance préalables du milieu.

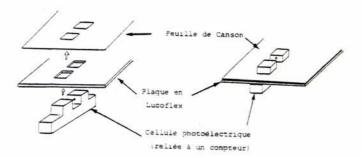
Les travaux concernant le choix d'un site de nidification sont peu nombreux: lors de l'essaimage chez les abeilles, ce choix se fait après plusieurs jours d'exploration et répond à des critères tels que la protection contre le vent, l'espace disponible, les possibilités de construction et d'éloignement par rapport à l'ancien nid qui permet l'exploitation de nouvelles aires de récolte (LINDAUER, 1967); chez la fourmi légionnaire Neivamyrmex nigrescens, "les émigrations sont généralement précédées par des raids, se poursuivent sur une colonne de raid réussi et se terminent près des sites de raid"(MIRENDA et al.,1982).

Nous avons tenté de déterminer ici l'influence sur le choix d'un site des facteurs suivants: proximité de sources de nourriture, connaissance antérieure (par l'exploration) des nids proposés, et connaissance d'un nid pour y avoir séjourné.

MATERIEL ET METHODES

Une plaque carrée de 150 cm de côté est percée d'orifices dans lesquels on peut emboîter des cellules photoélectriques. Chacune de ces cellules est reliée à un compteur: on peut ainsi détecter et comptabiliser tout passage d'un animal coupant le rayon lumineux.

Figure 1: Schéma de montage d'une cellule photoélectrique



Une feuille de papier canson recouvre toute la plaque et constitue un substrat qui absorbera les substances chimiques éventuellement émises par les fourmis. Les différents sites sont déposés sur la plaque de telle façon que leur ouverture débouche au viveau des cellules. (Fig.2a et 2b).

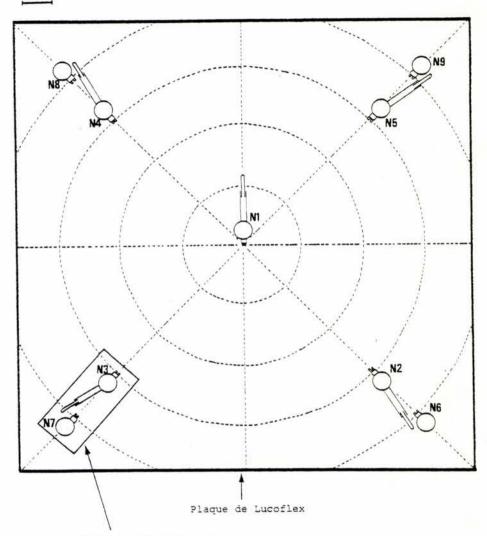
Les résultats décrits ici portent sur deux colonies récoltées au printemps 1983 et comportant une reine et approximativement 250 ouvrières pour la colonie A, une reine et 1000 ouvrières pour la colonie B. Le couvain est constitué essentiellement de larves et d'oeufs. La colonie observée est installée au départ au centre de la plaque, en N1 (voir la fig. 2a pour la répartition des sites); N6 et N7 contiennent de la nourriture (miel et larves de <u>Tenebrio</u>) N8 et N9 sont vides.

les compteurs sont protographiés toutes les heures pendant la durée de l'observation. On obtient ainsi une évaluation de la fréquentation de chaque site.

Il faut noter qu'on a aucune information sur le sens des passages et que l'évaluation du nombre de passages est approximative: d'une part, le stationnement ou l'agitation douvrières devant le rayon lumineux conduit à une surestimation du trafic: d'autre part, il existe une période réfractaire pour la réponse du capteur: si 2 fourmis se suivent de trop près, un seul passage est enregistré.

Toutefois un tel dispositif permet une étude comparative de la fréquentation des différents sites.

10 cm



Détail agrandi Fig. 2b

Répartition des différents sites sur Figure 2a: la plaque.

----- Tracé de repérage N1 = nid central N2,N3,N4,N5 = Sites de nidification potentiels N6,N7,N8,N9 = Sites d'alimentation

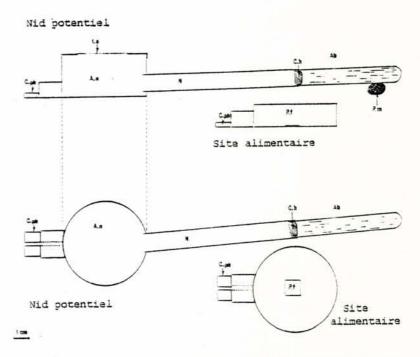


Figure 2b: Détail d'un nid et d'un site alimentaire

A.n: avant nid; Ab .: abreuvoir contenant de l'eau distillée; C.h.: bouchon de coton humide; C.ph. cellule photoélectrique; N: Nid entouré d'un manchon de carton noir; P.f.: Carré de papier sur lequel est déposée de la nourriture; P.m.: support de pâte à modeler; t.a.: tamis d'aération.

Les observations ont lieu dans une salle non climatisée et sous éclairage artificiel (lumière de 7h à 21h). Les déména-gements sont induits experimentalement. La perturbation consiste à enlever le manchon noir qui entoure le nid où la colonie est installée et à remplacer l'abreuvoir (Fig. 2b) par un morceau de coton sec.

- La chronologie des opérations est la suivante:
 - -9 mai: installation des colonies dans le dispositif
 - -du 10 au 15 mai: observation des colonies en situation alimen-
 - -16 mai: la première perturbation est induite: les colonies déménagent le 18 mai (colonie 3) et le 19 mai (colonie 4)
 - -jusqu'au 26 mai: deuxième phase alimentaire
 - -27 mai: deuxième perturbation: les deux colonies déménagent le lendemain.

RESULTATS

Comparaison de la fréquence relative des différents sites: définition d'une fréquence relative:

Four chaque site, on définit une fréquence relative fi = $\frac{i}{F_T}$ pour une période donnée. La fréquentation d'un site au cours d'une journée étant le nombre de passages devant la cellule correspondant à ce site pendant la journée considerée (de Oh à 24h), F_i sera calculée en faisant la somme des fréquentations pour tous les jours de la période considérée. F_T est la somme des fréquentations F_i de tous les sites autres que celui occupé par la colonie pendant la période concernée et pour lesquels la cellule photoélectrique fonctionne. Les fréquentations relatives ainsi obtenues sont visualisées sur la figure 3 où elles sont réprésentées par des flèches d'épaisseur proportionnelle à leur valeur.

Fréquentation des sources de nourriture

Globalement sur chaque période considerée (fig.3) les sources de nourriture N6 et N7 ne sont pas fréquentées de la même façon. Avant et pendant la première perturbation, N6 est avantagé pour la colonie A, N7 pour la colonie B. La comparaison des fréquentations des différentes sources (par 1 test de χ^2) pour chaque journée montre une mise en place progressive de cette préférence: elle devient très nette et systèmatique en fin de phase d'installation et jusqu'à la veille du déménagement χ^2 significatif tous les jours au seuil = 0.005).

Après le premier déménagement, l'information fait défaut pour la colonie A. Pour la colonie B, la préférence semble globalement s'inverser mais elle devient moins nette et varie d'un jour à l'autre.

Fréquentation des nids potentiels

Bien que tous identiques, les nids potentiels ne sont pas tous fréquentés de façon similaire.

1) Avant et pendant la première perturbation

Les nids proches des sources de nourriture (N2 et N3) sont plus fréquentés que les nids éloignés (N4 et N5).

Pour la colonie B, cette différence est significative (test du χ^2 , = 0.005) tous les jours jusqu'à la veille du déménagement.

Pour la colonie A, la fréquentation de N2 est significativement supérieure à celle des nids N4 et N5 réunis pendant toute la durée de la perturbation ($\alpha = 0.005$).

Le premier déménagement a abouti au choix des nids N2 pour la colonie A, N4 pour la colonie B.

Si l'on considère la fréquentation de ces nids avant le déménagement, on constate que les deux colonies représentent des situations extrêmes:

La colonie A a déménagé vers le nid N2, c'est à dire le nid qu'elle visitait le plus avant et pendant la perturbation.

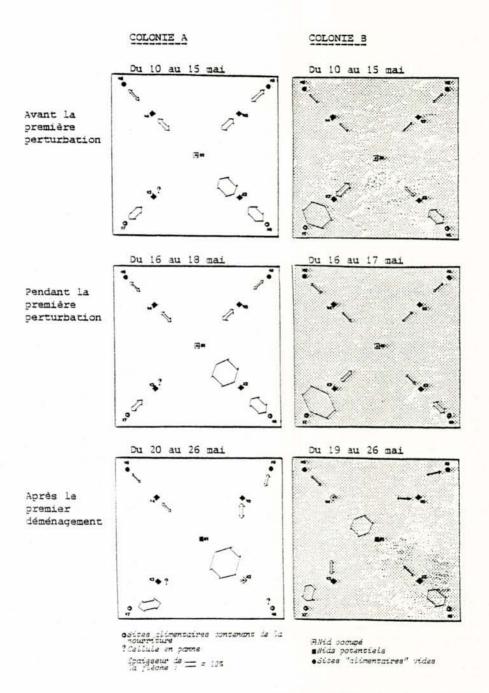


Figure 3: Fréquentation relative des différents sites proposés

En revanche, la colonie B a choisi le nid N4 qui était le moins fréquenté jusqu'à la veille du déménagement.

2) Après la première perturbation

On observe dans les deux cas une fréquentation très importante du nid N1 qui vient d'être quitté (elle représente encore 70; à 80% de l'activité sur l'ensemble des nids potentiels après 5 jours).

Après la deuxième perturbation, c'est vers ce nid N1 que les 2 colonies reviendront.

DISCUSSION

Focalisation sur une source de nourriture

Les deux sites étant totalement identiques, une préférence pourrait être due à l'orientation des sites (par rapport à l'éclairage de la salle) ou à leur disposition relative. Mais ces observations peuvent traduire un phénomène d'emballement débutant de façon aléatoire: en début d'observation, le substrat est propre donc pauvre en signaux chimiques. Les fourmis explorent le milieu dans toutes les directions et lorsque l'une d'entre elles découvre une source d'alimentation et s'y nourrit, elle revient au nid en déposant sur le substrat une piste odorante. Cette succession a été décrite par CHAMPAGNE (1980).

Même si les 2 sources de nourriture sont découvertes en même temps par deux ouvrières différentes, il y a peu de chances pour que ces deux ouvrières reviennent au nid exactement en même temps: la première arrivée va donc recruter des congénères vers le site découvert par elle. Il se créera ainsi un écart de concentration de phéromone entre les deux pistes menant aux deux sources, écart qui se creusera d'autant plus que la piste la plus "concentrée" a une plus forte probabilité d'être suivie (DENEUBOURG et al., 1982) entièrement par des ouvrières recrutées et renforcée à leur retour.

Tant que les conditions ne changent pas, le phénomène peut s'amplifier. En revanche, après un déménagement, il y a complexification du réseau de pistes. Les différences d'attractivité entre les pistes pourraient alors être moins stables et moins nettes, d'où les fluctuations de la "préférence" pour une source alimentaire d'un jour à l'autre.

Exploration des sites de nidification potentiels avant le déménagement

Les nids les plus fréquentés avant et pendant la perturbation sont les nids proches des sources de nourriture. Cette corrélation pourrait s'expliquer par des "déviations" des fourageuses. Des ouvrières suivant une piste peuvent en effet la quitter à tout moment et, selon DENEUBOURG et al., (1982), la dispersion des fourmis qui en résulte augmenterait les chances de nouvelles découvertes et permettrait une exploita tion optimale des ressources alimentaires dans le cas d'un recrutement vers des sources agrégées. Plus généralement, on peut concevoir ici que la dispersion des fourmis aboutit à leur donner une

certaine "connaissance" des possibilités du milieu dont elles disposent, du point de vue non seulement des resources alimentaires mais également des possibilités de nidification.

Exploration du nid après le premier déménagement

La fréquentation très importante du nid quitté (N1) peut s'expliquer par le fait que la piste menant à ce nid est très attractive (piste de déménagement avec un trafic intense). Toutefois, la phéromone de piste est une substance volatile et pour rester attractive après plusieurs jours, il est probable que la piste a été entretenue. Or si l'on admet que le marquage a lieu essentiellement lorsqu'une ouvrière revient au nid pour recruter des congénères, il faut supposer que le nid N1 est demeuré lui-même très attractif bien que les conditions y soient défavorables.

Critères de choix d'un site

On n'a pas trouvé de liaison simple entre le choix d'un nouveau nid et la proximité d'une source de nourriture puisque dans un cas (colonie A), les animaux adoptent un nid proche d'une source alimentaire, alors que c'est l'inverse pour la colonie B. Dans les experiences au laboratoire sur la fourni légionnaire Neivamyrmex nigrescens, TOPOFF et MIRENDA (1980) constatent également que cette liaison n'est pas obligatoire et concluent que , si le choix du nid peut être lié à la localisation des ressources alimentaires, c'est en dernier lieu la qualité du nid qui determinera ce choix.

De la même façon, le fait qu'un site potentiel ait été très fréquenté par les fourmis (on peut donc supposer qu'il était bien "connu") n'implique pas que le déménagement se fasse vers ce site: si la colonie A a déménagé vers le site qu'elle avait le plus visité, la colonie 3 a choisi au contraire le site le moins fréquenté. En revanche, un nid qui a déjà été habité semble très attractif dans les conditions de l'expérience: les deux colonies sont revenues vers leur nid d'origine après la deuxième perturbation.

Le phénomène sous-jacent à la fréquentation plus ou moins stable des différents sites est l'existence d'un réseau de pistes qui peut se complexifier et se restructurer au cours du temps. Chez Camponotus socius (HOLLDOBLER, 1971) et chez Oecophy-lla longinoda (HOLLDOBLER et WILSON, 1978), les mêmes pistes sont produites au cours du recrutement alimentaire et de l'émigration, seul le comportement d'invitation varie.

Lors de la transition situation alimentaire-situation de déménagement, les ouvrières de *Tapinoma erraticum* pourraient donc utiliser le réseau de pistes pré-existant et cette information se superposerait à d'autres facteurs, en particulier les caracteristiques des nids potentiels, pour orienter le déménagement. Des relevés ont été réalisés dont l'analyse permettra peut-être de déterminer dans quelle mesure les mêmes pistes sont utilisées dans les deux situations.

Références

- CHAMPAGNE P., 1980.- Le recrutement alimentaire chez *Tapinoma errati*cum (Dolichoderine). Mémoire de licence. Université
 Libre de Bruxelles
- DENEUBOURG J.1., PARRO M., PASTEELS J. M., VERHAEGHE J.C., CHAMPAGNE P., 1982.— L'exploitation des ressources chez les fourmis: un jeu de hasard et d'amplification. In "La Communication chez les Sociétés d'Insectes" A. de HARO et X.ESPADALER éd., Presses Universidad Autonoma de Barcelona, 97-106.
- FOREL A., 1874.- Les fourmis de la Suisse. H. Georg. Ed. Bâle, Genève, Lyon p.167.
- HOLLDOBLER B., 1971. Recruitment behavior in Camponotus socius. 2. Vergleich. Physiol., 75, 123-142.
- HOLLDOBLER B., WILSON E.O., 1978.— The multiple recruitment systems of the African Weaver Ant Oecophylla longinoda (Latreille) (Hymenoptera Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 3, 19-60.
- LINDAUER M., 1967.- Communication among social bees. Harvard University Press, Cambridge (Mass.), p.143.
- MEUDEC M., 1979.- Comportement d'émigration chez la fourmi Tapinoma erraticum (Formicidae, Dolichoderinae). Un exemple de régulation sociale. Bull. Biol. Fr. Belg. 113, 321-374.
- MIRENDA J.T., EAKINS D.G., TOPOFF H., 1982.- Relationship of raiding and emigration in the nearcticarmy ant Neivamyrmex ni-grescens (Cresson). Insectes Sociaux, 29, 308-331.
- TOPOFF H., MIRENDA J., 1980.- Army ants do not eat and run: influence of wood supply on emigration behaviour in Neivamyrmex nigrescens. Anim. Behav., 28, 1040-1045.