

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:345-352 (1989)

QUELQUES ASPECTS DE LA STRATEGIE INDIVIDUELLE
D'APPROVISIONNEMENT DE *Formica cunicularia* (HYMENOPTERA,
FORMICIDAE)

L. DEFFERNEZ

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences, Univ.
libre de Bruxelles, Av. F. Roosevelt, 50, CP 160, 1050 Bruxelles, Belgique

RESUME

Nous présentons quelques aspects de la stratégie individuelle d'approvisionnement d'une espèce des régions tempérées: *Formica cunicularia*. Les observations de terrain sont menées dans une petite localité du sud de la Belgique. Les relevés des rythmes temporels d'activité de la colonie type montrent que *Formica cunicularia* est une espèce diurne dont l'activité est largement dépendante des facteurs climatiques. L'étude de la distribution azimutale de la colonie montre que l'activité d'approvisionnement n'est pas répartie de manière homogène autour du nid. Cette hétérogénéité pourrait s'expliquer par le caractère également hétérogène de la répartition des items alimentaires. L'individualisation de certaines fourrageuses nous a permis de les suivre dans leurs trajectoires. De manière générale, une trajectoire comporte une zone de recherche très circonvoluée nettement séparée des trajets reliant le nid et la source presque rectilignes. L'étude des trajectoires individuelles montre aussi que la possession d'une mémoire à court terme permet aux fourrageuses de développer une mémoire à long terme qui se traduit par une fidélité spatiale. Nos observations mettent également en évidence les sorties massives d'ouvrières lors du retour au nid d'une fourrageuse chargée. Un tel phénomène peut être considéré comme une forme archaïque de recrutement.

Mots clés : Formicidae, *Formica cunicularia*, fourragement individuel, mémoire à court terme, mémoire à long terme.

SUMMARY : Some aspects of the individual foraging strategy of *Formica cunicularia*.

We describe some aspects of the individual foraging strategy of an ant living in temperate regions: *Formica cunicularia*. The field observations were made in the south of Belgium. The observations of the daily activity of the chosen colony show that *Formica cunicularia* is a diurnal species whose activity is largely influenced by weather conditions. The colony's azimuthal distribution is not distributed uniformly around the nest. This can be explained by the heterogeneous distribution of the food items. Colour marks on certain members of the colony allowed us to follow them. A typical path includes a very

convoluted search area quite distinct from the nearly straight course between the nest and the source. The study of individual paths also shows that the ant's short term memory allows the foragers to develop a long-term memory characterised by a fidelity to certain places. Our observations also make it clear that many workers leave the nest when a forager returns with food. This can be seen as an archaic form of recruitment.

Key words: Formicidae, Formica cunicularia, individual foraging, short-term memory, long-term memory.

INTRODUCTION

Si l'étude des insectes sociaux et en particulier celle des fourmis a pris une ampleur aussi considérable, c'est aussi à cause de la place qu'occupe, au sein de ces sociétés, la communication. Un exemple classique de communication nous est fourni par le recrutement alimentaire. Chez de nombreuses espèces de fourmis en effet (Verhaeghe J.C., 1978) la découverte d'une source de nourriture par un individu: la recruteuse entraîne le dépôt d'une piste chimique entre le nid et la source. Cette piste guidera jusqu'à la source les autres individus de la colonie: les recrutées qui, après avoir été en contact avec la nourriture, deviendront à leur tour recruteuses et renforceront la piste. Le recrutement alimentaire constitue donc un processus autocatalytique nécessitant à fortiori un grand nombre d'individus. Il n'est donc pas surprenant qu'un tel mécanisme se développe principalement au sein des grandes sociétés constituées par des individus au programme comportemental simple (Beckers et al., en prép.).

On est dès lors en droit de se demander comment les petites sociétés parviennent à exploiter efficacement le milieu qu'elles occupent.

Chez Neoponera apicalis, espèce mexicaine étudiée par Fresneau (1985) et dont les colonies comprennent de 50 à 200 individus, les fourmis fourragent solitairement et présentent une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire exploitée. De telles sociétés sont en réalité constituées par des individus au programme performant, déterministe, capables de développer, par apprentissage, une mémoire à long terme c'est-à-dire une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire exploitée.

Afin de comparer les stratégies individuelles d'espèces occupant des milieux tout à fait différents, j'ai entrepris l'étude d'une espèce à stratégie individuelle des régions tempérées: Formica cunicularia (sous-genre Serviformica) dont les colonies comprennent de 500 à 2000 individus.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail comporte, d'une part, une étude de terrain qui vise à cerner l'éco-éthologie de cette espèce et, d'autre part, une étude en laboratoire qui permet d'étudier, dans des conditions expérimentales plus contrôlées, les mécanismes de base qui régissent l'organisation de la société. Nous ne présentons ici que certains résultats de terrain: rythmes temporels d'activité de la colonie étudiée, distributions azimutales (=distributions des rentrées et des sorties autour du nid), fidélité azimutale individuelle et étude des trajectoires individuelles.

1. *Site d'étude*

Le travail de terrain est mené à Treignes, petite localité du sud de la Belgique. Le terrain d'étude mesure 52 m de long sur 8 m de large. Il est traversé longitudinalement par une voie de chemin de fer désaffectée. Le substrat est composé de ballast, de sol noir et de végétation aux zones de distribution bien définies. Le nid étudié est situé approximativement au centre du terrain expérimental sous une traverse de chemin de fer.

2. *Rythmes d'activité*

Le rythme d'activité de la colonie est établi sur base des mesures des flux de rentrée et de sortie des fourmis au travers d'un carré de plâtre de 40 x 40 cms centré sur l'ouverture du nid (Fig.1).

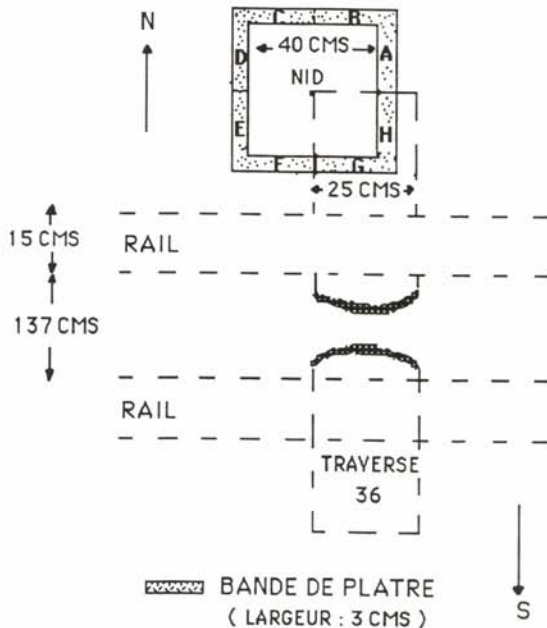


FIG.1: Dispositif installé autour du nid pour le relevé des rythmes d'activité et des distributions azimutales de la colonie.

FIG.1: Experimental set-up to measure the activity rhythms and directional forager distribution around the nest.

Chaque côté du carré est constitué par une bande de plâtre de 3 cms de large subdivisée en deux parties chacune constituant un secteur. Le carré comprend ainsi huit secteurs numérotés de A à H.

L'expérimentation consiste à comptabiliser, toutes les demi-heures, durant une période de 10 minutes, les rentrées et sorties des fourrageuses de part et d'autre de la bande de plâtre. Le protocole est conçu de manière à distinguer les flux au sein des différents secteurs. Ceci permet de mesurer simultanément la distribution azimutale.

Divers facteurs climatiques: température de l'air, sur sol herbeux et sur sol non herbeux sont enregistrés régulièrement au cours de la journée.

3. Distribution azimutale

La distribution azimutale de la colonie est établie sur base des relevés des flux de rentrée et de sortie des individus au travers des différents secteurs du carré de plâtre construit autour du nid et dont le protocole a été décrit ci-dessus. De telles données nous permettent en effet d'établir, pour chaque journée d'expérimentation, la distribution des fréquences relatives des rentrées et des sorties autour du nid.

4. Fidélité azimutale individuelle

Parallèlement aux observations précédentes, nous avons pu prendre en considération les secteurs de rentrée et de sortie de fourrageuses préalablement individualisées à l'aide de marques colorées. Ces relevés permettent de déterminer dans quelle mesure les individus restent fidèles à une direction particulière dès leur sortie du nid.

5. Trajectoires individuelles

L'étude de la fidélité spatiale individuelle nécessite le suivi des individus dans leurs trajectoires. Pratiquement, l'expérimentation consiste à suivre des fourmis préalablement individualisées à l'aide de marques colorées. Tout en suivant la fourrageuse, l'expérimentateur place à intervalles réguliers des piquets numérotés par ordre croissant. Une fois l'entièreté de la trajectoire visualisée, les coordonnées des différents piquets sont relevées par un système de triangulation avec un nombre donné de paires de points de repère.

RESULTATS

1. Rythmes d'activité

A la Fig.2, nous avons représenté les rythmes d'activité de la colonie (nombres moyens de rentrées et de sorties par minute) aux dates des 16 et 20 août 1986 et du 4 septembre 1986. Pour les deux premières dates signalées, nous avons également représenté l'évolution des conditions climatiques.

Il ressort clairement de ces figures que l'activité d'approvisionnement est diurne et largement conditionnée par les variables climatiques.

Si les températures au sol dépassent les 25°C, situation observée le 16 août 86, le nombre moyen de sorties peut dépasser 10 individus par minute. Par contre, lorsqu'elles n'atteignent pas ce seuil, situation des 20 août et 4 septembre, l'activité est beaucoup moins importante: on observe rarement plus de cinq sorties en moyenne par minute.

Lorsque les conditions climatiques sont favorables, situation du 16 août 1986, l'activité est non seulement importante mais également continue: nous pouvons en effet globalement estimer que le nombre de sorties excède le nombre de rentrées dans la matinée, l'écart s'estompant puis s'inversant par la suite. Lorsque les températures conviennent moins, l'activité est plus faible et beaucoup plus discontinue: on ne peut plus définir dans ce cas une évolution stricte du flux de sortie par rapport au flux de rentrée: à différents moments de la journée apparaissent des maxima de sortie. Ceux-ci nous semblent liés à des sorties massives d'ouvrières observées lors du retour au nid de fourrageuses chargées. Des expériences plus précises devront nous permettre prochainement de confirmer l'existence d'un "phénomène d'invitation" et de déterminer ses conditions d'existence. Notons qu'un tel phénomène, qui peut être

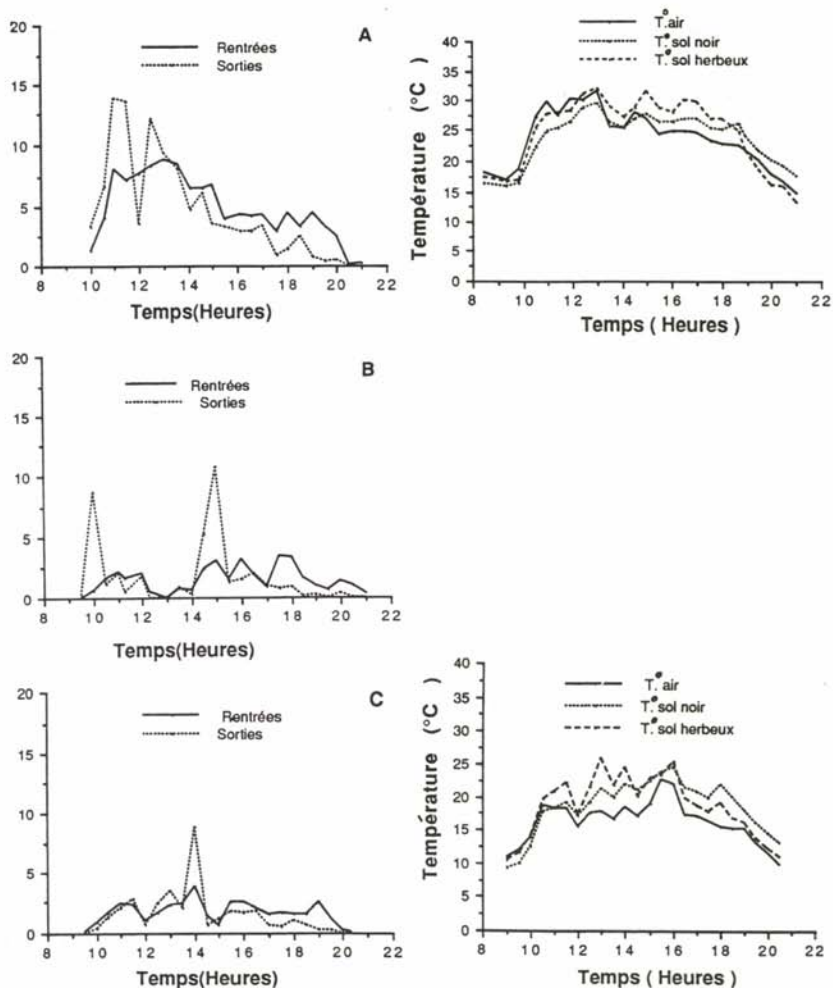


FIG.2: Rythmes journaliers d'activité de la colonie: nombres moyens-par minute-des rentrées et des sorties en fonction de l'heure de la journée(heure solaire=heure locale-01h45'). **A:** 16 août 1986-**B:** 20 août 1986-**C:** 4 septembre 1986. Pour les 16 août et 4 septembre, nous avons également représenté l'évolution des conditions climatiques.

FIG.2: The colony's daily activity rhythm (average numbers of entries and exits per minute) as a function of the time of day (solar time=daily time-01h45'). **A:** 16th of August 1986. **B:** 20th of August 1986. **C:** 4th of September 1986. The 16th of August and the 4th of September, the meteorological conditions are also represented.

considéré comme une forme archaïque de recrutement, a déjà été mis en évidence par Lachaud (1985) chez l'espèce mexicaine Ectatomma ruidum qui développe également une stratégie individuelle d'approvisionnement .

2. Distribution azimutale

A la Fig.3, nous avons représenté la distribution azimutale de la colonie le 16 août 86. Sont indiquées, pour chaque secteur, les fréquences relatives (c'est-à-dire par rapport à l'activité totale) des rentrées et des sorties exprimées en pour-cent .

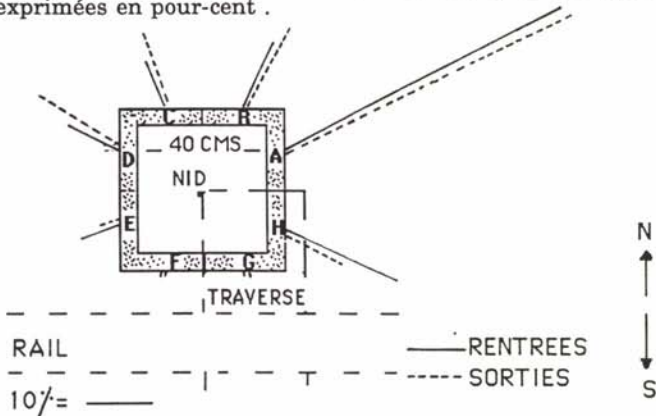


FIG.3:Distribution azimutale de la colonie (distribution des rentrées et des sorties) le 16 août 1986. Sont indiqués, pour chaque secteur, les fréquences relatives des rentrées et des sorties exprimées en pour-cent.

FIG.3:Directional forager distribution (entries and exits) on the 16th of August 1986. For each sector, the relative frequencies of entries and exits with respect to the total activity are indicated.

Il ressort de cette figure que l'activité d'approvisionnement n'est pas répartie de manière homogène autour du nid: alors que le secteur A est très fréquenté, les secteurs E, F et G ne le sont pour ainsi dire pas. Les zones B-C-D et H quant à elles présentent une activité intermédiaire.

De tels relevés, effectués à plusieurs reprises, montrent que le secteur A est resté, malgré quelques modifications, le secteur privilégié durant toute la période d'observation. La répartition azimutale est donc également restée très hétérogène. L'hétérogénéité de l'activité d'approvisionnement peut s'expliquer par le caractère également hétérogène de la répartition spatiale des items alimentaires exploités par Formica cunicularia. En effet, la distinction entre rentrées avec proies et rentrées sans proie nous montre que les secteurs les moins fréquentés (secteurs E, F et G) correspondent effectivement aux secteurs les moins bénéfiques au niveau de l'approvisionnement. La société serait donc capable de concentrer ses efforts dans les zones les plus bénéfiques de l'aire de récolte.

3. Fidélité azimutale

Les résultats présentés ici proviennent de données récoltées au cours de l'été 1986 .

Le tableau 1 donne, pour huit individus, leurs secteurs de rentrée et de sortie n jours après leur marquage. Les points d'interrogation signifient que l'expérimentateur n'a pu relever les secteurs de rentrée et/ou de sortie des individus concernés.

I_n	N_j	S_s	S_e	I_n	N_j	S_s	S_e	I_n	N_j	S_s	S_e				
2	3	?	A	11	7	?	D	23	2	A	?				
	3	A	?		7	C	?		2	A	A				
	3	A	A		8	?	A		6	?	A				
	3	A	?		8	D	A	40	7	D	C-D				
	7	A	A	8	D	D	7		D	D					
	7	A	C	15	3	C	?		7	D	D				
	8	A	A						3	C	?	49	7	?	C
	8	A	?						3	C	A		7	C	D
	22	A	A						3	D	D		7	C	?
	22	?	A					3	D	D	62	6	?	C	
	6	3	D	?	3	D	D	6	D	C					
3		?	A	7	?	C	6	C	?						
3		C	D	8	C	?	6	D	C						
7		D	D	22	C	D	6	C	?						
8		D	D												

I_n : individu n° S_s : secteur de sortie du nid
 N_j : nième jour de marquage S_e : secteur de rentrée au nid

Tableau 1: Fidélité azimutale individuelle. Ce tableau donne, pour huit individus, leurs secteurs de rentrée et de sortie au nid n jours après leur marquage.

Table 1: Individual directional fidelity. For eight foragers, the exit and entry sectors are indicated n days after their marking.

Ce tableau montre clairement que les fourrageuses présentent, à leur sortie du nid, une fidélité directionnelle qui se maintient durant plusieurs jours. Ceci, quoique insuffisant, est déjà un bon argument en faveur de l'idée de l'existence d'une fidélité spatiale. Nous voyons également qu'au niveau individuel, les secteurs de rentrée peuvent ne pas correspondre aux secteurs de sortie. Ceci s'explique par le fait qu'une fourmi qui revient au nid peut se perdre à un mètre environ de celui-ci et tourner durant quelques minutes avant de rentrer au nid par un tout autre secteur que celui de sortie.

4. Trajectoires individuelles

L'été 88 a été consacré à l'étude des trajectoires individuelles. Bien que ces données n'aient pas encore été analysées de manière précise, nous pouvons déjà apporter les informations suivantes:

a. Une trajectoire typique comprend une zone de recherche très circonvoquée nettement séparée des trajets aller et retour presque en ligne droite (Fig.4). La direction que prend une fourmi lorsqu'elle sort du nid détermine donc sa direction ultérieure.

b. La découverte d'une proie au cours de son nième trajet amène la fourrageuse à retourner à l'endroit de cette découverte au cours de son (n+1)^{ème} trajet. De plus, des individus suivis dans leurs trajectoires au cours de plusieurs journées successives se révèlent présenter une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte exploitée.

c. Il existe une différence nettement significative entre les temps de séjour au nid après un retour avec ou sans proie. En effet, si une fourmi rentre

au nid avec une proie, elle en ressort en moyenne dix minutes après. Par contre, le retour au nid sans proie induit un temps de séjour beaucoup plus long: une demi-heure, une heure voire même deux.

L'ensemble de ces observations, en accord avec celles de la fidélité azimutale, nous amènent à affirmer que les fourrageuses de Formica cunicularia possèdent une mémoire à court terme de la localisation des sources nutritionnelles. Celle-ci leur permet de développer une mémoire à long terme qui se traduit par une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte exploitée.

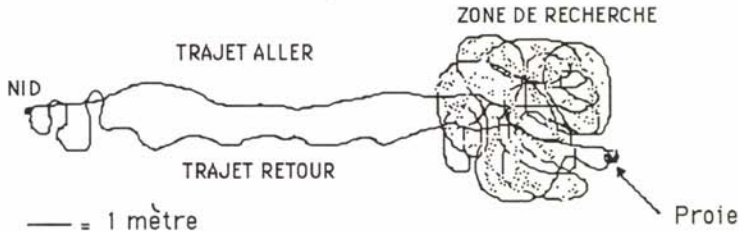


FIG.4:Trajectoire typique d'une fourrageuse de Formica cunicularia.
 FIG.4:Typical Formica cunicularia forager trajectory.

DISCUSSION

Les quelques résultats présentés ici nous permettent déjà de tracer un plan général d'organisation de la stratégie d'approvisionnement de Formica cunicularia, espèce encore non étudiée.

a. Formica cunicularia constitue un prototype de la stratégie individuelle d'approvisionnement .

b. Il s'agit d'une espèce diurne dont l'activité d'exploration est fortement influencée par les variables climatiques.

c. L'étude des distributions azimutales de la colonie montre qu'elle est capable d'orienter ses efforts dans les zones les plus bénéfiques de l'aire de récolte.

d. Les fourrageuses possèdent une mémoire à court terme de la localisation des sources nutritionnelles. Celle-ci leur permet de développer une mémoire à long terme qui se traduit par une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte.

Des expériences en cours nous permettrons, dans un proche avenir, de compléter ce premier schéma.

REFERENCES

- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., en prép.-Ant foraging strategy, communication and colony size.
- Fresneau D., 1985.-Individual foraging and path fidelity in a Ponerine ant. *Ins.Soc* **32**, 109-116.
- Lachaud J.P., 1985.-Recrutement by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a Ponerine ant: Ectatomma ruidum. *Sociobiology*, **11** (2), 133-141.
- Verhaeghe J.C., 1978.-Analyse comportementale et modélisation du recrutement d'ouvrières vers une source de nourriture chez Tetramorium caespitum (L). Thèse de doctorat, Faculté des Sciences, U.L.B.