

Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura suisse, par la méthode de coloration au spray

PAR

Daniel CHERIX

Institut de zoologie et d'écologie animale, Place du Tunnel 19, CH-1005 Lausanne

Rainer ROSENGREN

Institute of Zoology, University of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, SF-00100 Helsinki 10

Summary

The authors have studied route fidelity in a wood ant (*Formica lugubris*) in the Swiss Jura Mountain. The results show that it subsists after the hibernation period (6 months) with a RF coefficient included between 69 and 95 %. On the other hand, the technique used (spray marking method) allows to discuss the longevity of foragers, which can exceed 1 year. Finally, the authors approach the problem of the foraging strategy in wood ants in respect to route fidelity.

Introduction

Bien que la littérature sur les fourmis des bois (groupe *Formica rufa*) soit très abondante, (voir COTTI, 1963), plusieurs problèmes généraux restent encore sans réponse à l'heure actuelle. Parmi ces problèmes, celui que nous abordons dans ce travail : la stratégie pour la recherche de nourriture («*foraging strategy*»). Ce problème est abordé par la fidélité des fourmis à un site («*Ortstreue*»).

Il a été observé à de nombreuses reprises que les pistes des fourmis des bois peuvent demeurer inchangées pendant de nombreuses années dans des forêts non perturbées (STAEGER, 1936 ; CHAUVIN, 1962 ; ROSENGREN, 1971). Les travaux d'OEKLAND (1931) ont montré l'existence d'une fidélité (qu'il appelle «*Teilung des Arbeitsgebietes*») pendant un mois au moins, mais cette fidélité ne subsistait pas après l'hibernation des individus.

Le travail de ROSENGREN (1971) a permis de démontrer les faits suivants chez *Formica aquilonia* YARROW et *Formica polyctena* FOERST. :

- degré élevé de fidélité sur pistes («*route fidelity*»), compris entre 65 et 100 % pour des périodes de plus de 4 mois pour les fourrageuses marquées au printemps et même après la période d'hibernation pour des fourrageuses marquées à la fin de l'été et en automne.
- la fidélité sur pistes n'est pas influencée par les conditions météorologiques ou par l'heure de la journée.

— la cause principale de cette fidélité topographique est liée à l'existence d'une mémoire de points de repère comme des arbres.

La fidélité sur pistes a été remise en question par HORSTMANN (1975) et il nous a paru intéressant de reprendre en partie ce problème avec une autre espèce du groupe *rufa*, *Formica lugubris* ZETT., dans le Jura suisse. De plus, les résultats obtenus nous permettent de discuter de la durée de vie des fourrageuses, car les données sérieuses manquent totalement pour les espèces du groupe *rufa*, mis à part le travail d'OTTO (1958) sur le polyéthisme chez *Formica polyctena*.

Matériel et méthodes

L'étude des grandes populations d'insectes sociaux demande des méthodes permettant un travail rigoureux sur un grand nombre d'individus. C'est l'avantage de la méthode au spray, développée par l'un de nous, qui est beaucoup plus fiable que le marquage manuel employé par de nombreux chercheurs. Les marquages ont été réalisés avec des sprays Magi-Dyes Company Ltd, Cricklewood London N.W. 2 U.K. de couleur argent et bleu. Habituellement ces sprays sont utilisés pour teindre le cuir. La méthode pour marquer les fourrageuses consiste non pas à projeter un brouillard, mais de fines gouttelettes de peinture qui séchent très rapidement et se retrouvent plus de 11 mois après le marquage.

Nos expériences ont été menées sur *Formica lugubris*, dont la fourmilière appartient à la super colonie décrite par GRIS et CHERIX (1977) et CHERIX et GRIS (1978). Cette fourmilière compte 4 pistes (figure 1), les pistes I et IV

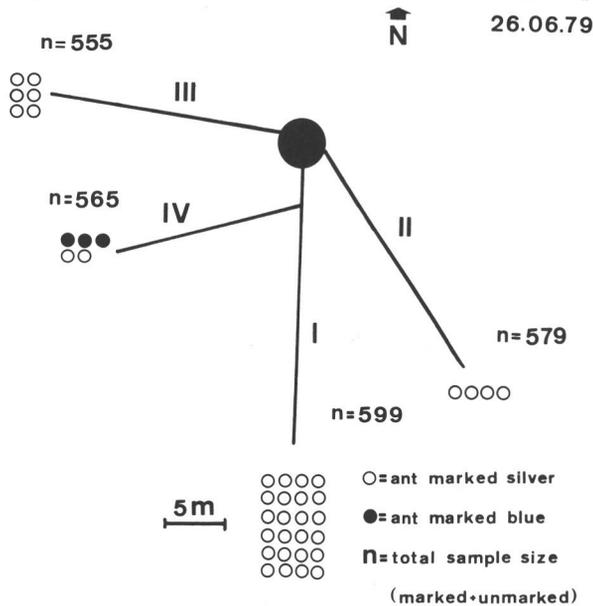


Fig. 1 — Fourmilière étudiée avec ses pistes, plan de situation, et les résultats du 26 juin 1979 lors d'un prélèvement d'échantillons sur les pistes I à IV.

ayant un départ commun d'une longueur de 3 m environ. Les marquages ont eu lieu le 20 août 1978 et nous avons marqué les fourrageuses de la piste I et IV à environ 6 m du nid, respectivement en argent (I) et en bleu (IV). On peut estimer grossièrement entre 5 000 et 10 000 le nombre de fourrageuses marquées par piste, soit entre 15 et 30 % de la population totale des fourrageuses. Les ouvrières ayant reçu de la peinture sur les yeux ou les antennes sont éliminées en quelques jours (voir Discussion).

L'échantillonnage des fourmis marquées se fait selon deux méthodes ; la première consiste à compter pendant 5 minutes le trafic dans chaque sens à l'aide de compteurs manuels (un pour les fourmis non marquées et le deuxième pour les fourmis marquées) et ceci pour les 4 pistes. Pour le traitement des données nous groupons les résultats des deux directions pour une piste. La deuxième méthode consiste à prélever rapidement 500 à 1 000 fourrageuses sur chaque piste. Ces ouvrières sont tuées, puis examinées au binoculaire (surtout après la période d'hibernation). On procède alors à un « *blind test* », il s'agit de donner à une personne neutre les échantillons pour comptage.

Les comptages sur pistes ont eu lieu aux dates suivantes : 25 août et 19 septembre 1978, puis 29 mai, 4, 18 et 21 juin 1979. Les prélèvements d'ouvrières ont été effectués les 24 août 1978, 26 juin, 21 et 27 juillet 1979.

Le coefficient de fidélité sur piste RF (« route fidelity ») défini par ROSENGREN (1971) est déterminé de la manière suivante :

$$RF = 100 \frac{C}{C + D}$$

C = « *conservants* » fourmis marquées trouvées sur la piste originale

D = « *deviants* » fourmis marquées trouvées sur une fausse piste.

Résultats

1. Fidélité sur pistes

Les résultats globaux sont présentés au tableau 1. La première estimation grossière de la fidélité sur pistes avant et après l'hiver donne les résultats suivants :

- selon la méthode des comptages sur pistes pendant 5 minutes ; (résultats 1978 et 1979 groupés) 91.3 % pour l'année 1978 et 95.6 % pour l'année 1979. Le fait de trouver une fidélité sur pistes plus élevée en 1979 est dû en partie à la taille assez faible des échantillons obtenus par la méthode des comptages sur pistes.
- selon la méthode des prélèvements d'échantillons sur pistes : 94.4 % en 1978 et 69.1 % en 1979.

Ces résultats montrent clairement la persistance d'une fidélité sur piste même après la période d'hibernation.

Il convient dans une deuxième étape d'analyser statistiquement nos résultats en tenant compte du nombre total d'individus observés sur les pistes. Nous testerons tout d'abord le système des pistes I et IV groupés vis à vis des pistes II et III, puis les pistes I et IV entre elles.

Dates	Piste I			Piste II			Piste III			Piste IV		
	NM	S	B	NM	S	B	NM	S	B	NM	S	B
*24.08.78	312	184	–	705	7	–	765	5	1	251	15	291
25.08.78	238	136	–	208	3	–	345	5	–	157	4	41
25.08.78	277	189	–	241	2	–	329	3	1	171	11	69
19.09.78	190	75	–	117	10	–	163	4	–	102	7	16
04.06.79	141	8	–	45	–	–	114	–	–	23	1	1
18.06.79	420	21	–	242	–	–	423	–	–	362	1	3
21.06.79	473	9	–	116	–	–	298	–	–	371	–	1
*26.06.79	575	24	–	575	3	1	549	6	–	560	2	3
*21.07.79	827	52	10	746	3	1	750	3	–	800	–	6
*27.07.79	788	27	3	742	7	4	749	4	2	775	2	2

Tableau 1 — Résultats globaux pour les quatre pistes. Les dates avec * désignent les prélèvements sur pistes. NM = fourmis non marquées, S = fourmis marquées argent, B = fourmis marquées bleu

Les résultats se trouvent dans les tableaux 2 et 3. Nous posons comme hypothèse (Ho) que les fourmis sont distribuées au hasard et nous calculons le coefficient RF théorique, puis nous testons l'hypothèse par un test de X^2 .

Les résultats figurant dans les tableaux 2 et 3 démontrent clairement que notre hypothèse de base est rejetée. Ceci signifie tout d'abord (tableau 2) que les fourrageuses marquées sur les pistes I et IV sont fidèles à ce système. Ceci démontré, nous voyons (tableau 3) que cette fidélité est encore plus poussée, car nous avons une fidélité des fourrageuses bleues à la piste (IV), il en va de même pour les fourmis marquées argent. Il nous est donc possible de soutenir le fait que les fourrageuses de *F. lugubris* montrent une fidélité sur pistes, même après la période d'hibernation qui dure, dans la région étudiée, environ 6 mois.

2. Durée de vie des fourrageuses

Nous avons reporté à la figure 2 les pourcentages des fourmis marquées en fonction du temps. Il apparaît qu'un pourcentage non négligeable de fourmis subsistent après la période d'hibernation et se retrouvent plus de 11 mois après le marquage (voir aussi tableau 1). Il convient de discuter pas à pas les données de la figure, car il est évident que la diminution des ouvrières marquées (indiquant la mortalité ou la prédation) n'est pas un phénomène linéaire et cette diminution est étroitement liée aux différentes phases d'activité des fourmis, comme l'a montré entre autres ROSENGREN (1977 a et b): le pourcentage de fourrageuses vétérans (ayant passé la période d'hibernation) est fortement influencé par l'intensité du trafic au printemps. Ceci étant lié à l'apparition des fourrageuses novices lors du recrutement en masse en début de saison. Dès lors nous pouvons partager la figure en 4 parties (A, B, C et D) que nous allons discuter séparément.

A) La diminution d'individus marqués dans cette partie s'explique par deux raisons. La première est l'élimination assez rapide des ouvrières trop

Dates	RFc	RFth	NM (II + III)	NM (I + IV)	(M (II + III)	M (I + IV)	Total	X ²	dl	P
24.08.78	97.4	41.5	1470 (1188.9)	563 (294.1)	13 (294.1)	490 (208.9)	2536	807.1	1	P < 0.0005
26.06.79	74.4	50.8	1124 (1114.8)	1135 (1144.2)	10 (19.2)	29 (19.8)	2298	8.8	1	P < 0.0005
21.07.79	90.7	53.1	1496 (1467.8)	1627 (1655.2)	7 (35.2)	68 (39.8)	3198	43.5	1	P < 0.0005
27.07.79	66.7	51.4	1491 (1483.2)	1563 (1570.8)	17 (24.8)	34 (26.2)	3105	4.9	1	P < 0.05

Tableau 2 — Tests de la fidélité sur pistes obtenus en groupant les pistes I et IV vis-à-vis des pistes II et III pour les échantillons prélevés sur piste. NM = fourmis non marquées, M = fourmis marquées. (Voir texte).

Dates	Couleur		SILVER (argent)				BLUE (bleu)			Fidélité			
	Piste	N	piste I		IV	piste IV		I		RFc	RFth	X ²	dl
24.08.78	1053	496	37.1 (184)	2.7 (15)	557	52.2 (291)	0 (0)	96.9	50.5	422	1	P < 0.005	
26.06.79	1164	599	4.0 (24)	0.3 (2)	565	0.5 (3)	0 (0)	93.1	51.4	20.2	1	P < 0.005	
21.07.79	1695	889	5.8 (52)	0 (0)	806	0.7 (6)	1.1 (10)	85.3	51.3	31.4	1	P < 0.005	

Tableau 3 — Tests de fidélité sur pistes entre I et IV. N = nombre total, n = nombre de fourmis sur piste I ou IV, p₁ = fréquence des fourmis marquées sur la « bonne » piste, p₂ = fréquence des fourmis marquées trouvées sur la « fausse piste ».

marquées (peinture sur les yeux ou les antennes) et une certaine mortalité. Il est évident que toutes les fourrageuses marquées ne vont pas survivre à l'hiver (ROSENGREN, 1971).

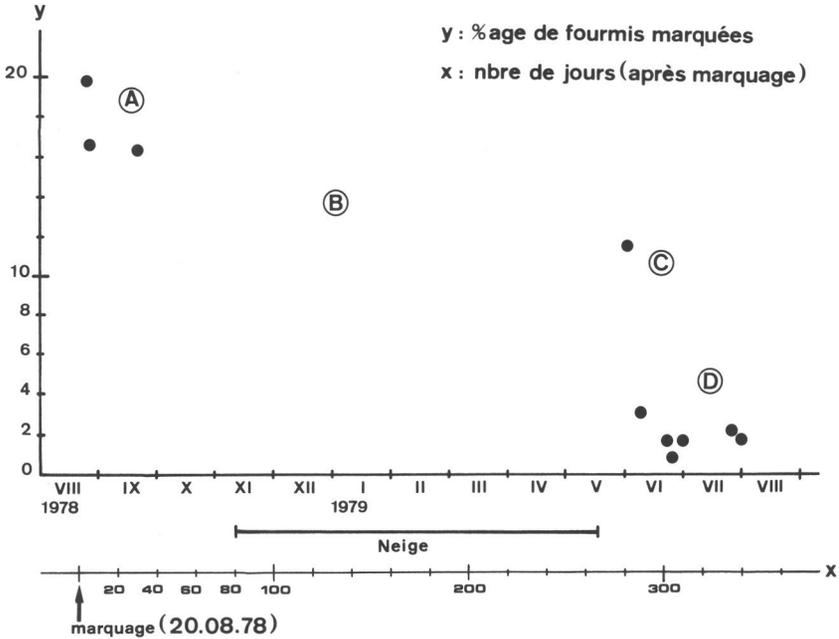


Fig. 2 — Variations du nombre de fourmis marquées au cours du temps.

- B) Pendant la période d'hibernation un certain nombre de fourrageuses vont disparaître, soit de mort « naturelle » soit par prédation (principalement les pics). Nous constatons dans le cas étudié que la diminution du pourcentage d'individus marqués pour cette période est d'environ 5 %. Cette faible mortalité paraît normale si l'on compare avec les résultats obtenus chez *F. polyctena* pour la même période par l'un de nous (non publié) et qui obtient environ 8 %. D'autre part, le premier point obtenu après le réveil printanier est représentatif d'un trafic bas, donc d'un pourcentage élevé de fourrageuses vétérans (ROSENGREN, 1977 a).
- C) La rapide diminution à laquelle nous assistons dans cette zone n'est pas uniquement due à une mortalité élevée chez les fourrageuses vétérans, mais aussi à l'apparition en masse de fourrageuses novices, ce qui entraîne une brusque chute du pourcentage d'individus marqués ; l'hibernation ayant permis à un certain nombre d'ouvrières du service intérieur (« *Innendiensttiere* ») de passer au service extérieur (« *Aussendiensttiere* »). Ainsi le recrutement en masse nous met dans la situation d'un niveau de trafic élevé, ce qui entraîne un pourcentage bas d'ouvrières marquées.
- D) Enfin dans la dernière partie du graphique, nous sommes en pleine saison d'activité et l'on constate une diminution lente du nombre de fourrageu-

ses vétérans, reflétant la mortalité réelle, l'intense phase de recrutement ayant atteint son équilibre, il y a simplement remplacement des fourrageuses mortes par de nouvelles ouvrières.

Discussion

Il semble donc bien que le phénomène de fidélité sur piste décrit et démontré par ROSENGREN (1971) s'applique à d'autres espèces du groupe *rufa* situées dans d'autres régions, contrairement aux opinions émises par HORSTMANN (1975) qui avait marqué un nombre trop faible d'ouvrières (200 à 500) pour espérer retrouver des fourrageuses marquées après la période d'hibernation. Toutefois, il faut dire à sa décharge que les expériences menées dans le Jura suisse, ont été faites dans un milieu présentant une certaine similitude avec les forêts finlandaises. En effet, nous nous trouvons dans une forêt de conifères, forêt climacique caractérisée par une productivité basse et une stabilité biotique élevée, contrairement aux forêts de chênes d'Allemagne, caractérisées par une productivité forte et un faible degré de stabilité écologique. Il suffit pour cela de penser aux modifications du feuillage entre le printemps et l'été pour s'en rendre compte.

L'expérience menée sur *Formica lugubris* dans le Jura a montré que la fidélité sur pistes était conservée, même après l'hibernation avec un coefficient RF très élevé (entre 70 et 95 %). Ces faits militent une nouvelle fois en faveur d'une mémoire topographique, fait aussi prouvé par le travail de ROSENGREN et PAMILO (1978). D'autre part les résultats obtenus ne nous permettent pas d'envisager la « *column-hypothesis* » de ZAKHAROV (1973) pour expliquer cette fidélité sur pistes. Selon cet auteur les fourrageuses sont distribuées sectoriellement à l'intérieur de la fourmilière, et de ce fait, entraînent une fidélité sur pistes. Cette hypothèse nous paraît difficile à envisager vu la situation particulière des pistes I et IV. Comment expliquer autrement que par l'existence d'une mémoire topographique le fait que les fourmis de la piste IV empruntent pendant quelques mètres un tronçon commun avec les ouvrières de la piste I.

Enfin plusieurs auteurs ont montré l'existence d'une piste chimique chez les fourmis du groupe *rufa* (HENQUELL, 1976, 1978 ; HORSTMANN, 1976 et ELGERT et ROSENGREN, 1977), et l'on pourrait admettre qu'une piste chimique serait responsable de la fidélité sur pistes. Il est difficile de penser qu'une phéromone puisse subsister plus de 6 mois en hiver, alors que l'on sait que les phéromones sont des substances volatiles dont l'effet est d'une durée limitée dans le temps. De plus, cela signifierait que chaque piste posséderait une phéromone spécifique, ce qui paraît peu vraisemblable. Toutefois l'existence d'une piste chimique peut expliquer en partie « *la constance des pistes* », mais pas la fidélité sur pistes.

En ce qui concerne la durée de vie des fourrageuses, nos résultats montrent qu'une partie non négligeable des fourrageuses passent un hiver dans la fourmilière et reprennent leur activité l'année suivante. La question que l'on peut se poser est alors la suivante : les fourrageuses marquées le 20 août 1978 sont-elles nées la même année ? Le travail que nous menons depuis plusieurs années dans cette région (CHERIX, sous presse) nous a permis de montrer que

les nouvelles ouvrières (premières éclosions) apparaissent entre la troisième et la quatrième semaine du mois de juillet. Selon OTTO (1958), le temps minimal pour une ouvrière pour passer du service intérieur au service extérieur est d'environ 40 jours après l'éclosion. Si l'on rapporte ces éléments à notre cas particulier, le marquage ayant eu lieu moins d'un mois après les premières éclosions, on peut penser que lors du marquage nous avons bien marqué des ouvrières nées l'année précédente. Dès lors nous pouvons dire qu'une partie des fourrageuses vivent deux ans (en subissant deux périodes d'hibernation) et l'autre partie une année (en subissant une période d'hibernation). Enfin il est possible de voir un avantage dans ce comportement en rapport avec la mémoire topographique ; la présence de fourrageuses vétérans permet d'induire les fourrageuses novices au début de la saison d'activité. On assiste à une transmission de la mémoire topographique, ce qui a été mis en évidence par les travaux de ROSENGREN (1977 a et b), puisque les novices ont une mémoire topographique (exprimée par la fidélité sur pistes) beaucoup plus faible en début de saison que les vétérans.

Enfin, pour terminer, abordons le problème plus général de la stratégie pour la recherche de nourriture (« *foraging strategy* ») à la lumière des résultats obtenus relatifs à la fidélité sur pistes. Cette fidélité sur pistes exprime une *stratégie prédictive*. Les sources de nourriture (miellat de pucerons par exemple) se retrouvent tout au long de la saison d'activité au même endroit. C'est ce que l'on constate dans les forêts de conifères du Jura qui ont atteint un stade de climax. Toutefois cette stratégie ne saurait être la seule en cause, si l'on pense à la recherche des proies (mis à part les pucerons, voir CHERIX, sous presse) dans le terrain. Dans ce cas nous avons plutôt à faire à une *stratégie opportuniste*, la nourriture se trouve sur de grandes surfaces et ne peut être, dans certains cas, exploitée par un seul individu d'une part et change de localisation d'autre part. Cette stratégie a retenu l'attention principalement chez les insectes sociaux qui sont « *opportunistes* », car ils peuvent changer d'un jour à l'autre de zones de nourriture et informer la société sur la direction de la nouvelle source de nourriture par des signaux (danse des abeilles, phéromones de pistes chez les fourmis et les termites). Enfin une dernière possibilité, qu'il ne faut pas négliger, mais de moindre importance, est la *stratégie stochastique* où la recherche de nourriture se fait au hasard dans l'habitat. Il est intuitivement évident que la stratégie stochastique est la plus rémunératrice si la nourriture est dispersée à travers l'habitat au hasard. Ceci ne semble pas être le cas si l'on considère le régime alimentaire des fourmis des bois, et leur habitat.

Pour conclure, nous pouvons penser, en ce qui concerne les fourmis des bois, qu'il existe un équilibre entre la stratégie prédictive et la stratégie opportuniste, la stratégie stochastique étant peu importante. Cependant il ne faut pas négliger le fait qu'une société basée sur le polyéthisme présente une souplesse considérable et qu'elle peut s'adapter rapidement à de nouvelles situations.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. le Professeur P. Vogel (Lausanne) et M. le Dr C. Baroni-Urbani (Bâle) pour leurs critiques constructives et l'aide apportée à la rédaction de ce travail. Enfin nous remercions Mme J. Hopfgartner et M. S. Demotz (Lausanne) d'avoir participé au « blind test » et compté plusieurs milliers de fourmis.

Bibliographie

- CHAUVIN, R., 1962. Observations sur les pistes de *Formica polyctena*. *Ins. Soc.* 9 : 311-321.
- CHERIX, D., sous presse. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une supercolonie de *Formica lugubris* Zett. *Ins. Soc.*
- CHERIX, D. et GRIS, G., 1978. Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura (Hymenoptera, Formicidae). *Proc. of the VIIIth Meeting of Soc. Ins. Section PES.* 4-9 Sept. Pulawy : 7-12.
- COTTI, G., 1963. Bibliografia ragionata 1930-1961 del gruppo *Formica rufa*. *Collana Verde* 8 : 1-413.
- ELGERT, B. and ROSENGREN, R., 1977. The guest ant *Formicoxenus nitidulus* follows the scent trail of its wood ant host. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* 53 : 35-38.
- GRIS, G. et CHERIX, D., 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Bull. Soc. Ent. Suisse* 50 : 249-250.
- HENQUELL, D., 1976. Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelles. *Ins. Soc.* 23 : 577-583.
- HENQUELL, D., 1978. Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* élevée dans des conditions de vie semi-naturelles. Thèse, Besançon 80 p.
- HORSTMANN, K., 1975. Ueber das Verhalten der Aussendienstarbeiterinnen der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerst.) im Frühjahr. *Waldhygiene* 11 : 1-12.
- OEKLAND, F., 1931. Studien über die Arbeitsteilung und Teilung des Arbeitsgebietes der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) *Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere* 20 : 63-131.
- OTTO, D., 1958. Ueber die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und ihre verhaltenphysiologischen Grundlagen. *Deutsche Akad. Landw. Wiss. Berlin Wiss. Abh.* 30 : 1-166.
- ROSENGREN, R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fennica* 133 : 1-106.
- ROSENGREN, R., 1977 a. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zool. Fennica* 149 : 1-30.
- ROSENGREN, R., 1977 b. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group) II. Nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zool. Fennica* 150 : 1-30.
- ROSENGREN, R., and PAMILO, P. 1978. Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (*Formica rufa* group) in early spring. *Memorabilia Zool.* 29 : 143-155.
- STÄGER, R., 1936. Topographische Konstanz der Strassen bei *Formica rufopratensis*. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 16 : 679-684.
- ZAKHAROV, A.A., 1973. Sectorial distribution of ant columns within the nest of *Formica rufa* (Hymenoptera, Formicidae) *Zool. Zh.* 52 : 519-524.