

SPECIALISATION SPATIALE DES OUVRIERES DE *FORMICA CUNICULARIA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Deffernez L., Verhaeghe J.C., Pasteels J.M.

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, Av. F.D Roosevelt, 50, C.P. 160, 1050 Bruxelles, Belgique.

Résumé

La spécialisation spatiale des ouvrières de *Formica cunicularia* a été étudiée en suivant les trajectoires d'ouvrières identifiées par des marques colorées. Trois types de trajets ont pu être distingués: les trajets sans comportement de recherche, les trajets aboutissant à une zone de recherche et ceux aboutissant à un lieu de récolte de miellat. La distance maximale, par rapport au nid, atteinte par les ouvrières effectuant le premier type de trajet est de 183 cm (e.s.: 64 cm) et la durée du parcours de 6min en moyenne (e.s.: 2 min). Au cours des trajets du deuxième type, l'ouvrière prospecte à la recherche d'une proie dans une portion de l'aire de récolte d'une superficie de l'ordre de 1/4 m². La distance maximale moyenne atteinte est estimée à 579±47 cm. Quant à la durée totale moyenne, elle varie de 77±14 min dans le cas de la découverte d'une proie à 137±17min dans le cas où aucune proie n'est ramenée au nid. Les arbustes abritant des homoptères sont éloignés de 825±93 cm. La durée totale du trajet et de la collecte du miellat est estimée à 159±34 min. Les relevés successifs des trajectoires d'une même fourmi montrent qu'une ouvrière reste remarquablement fidèle à une zone particulière de recherche pendant au moins huit jours.

Mots clés: Fourmis, *Formica cunicularia*, trajectoires, spécialisation spatiale.

Summary: Spatial specialization of the foragers of *Formica cunicularia* (Hymenoptera, Formicidae).

The spatial specialization of *Formica cunicularia* foragers is investigated by following the paths of foragers identified by colored marks. We have been able to distinguish 3 types of path: those without search behavior, those leading to a search area and those leading to a harvesting zone of honeydew. The mean maximal distance from the nest reached by the foragers making the first type of path is 183 cm (s.e.: 64 cm) and the mean total duration 6 min (s.e.: 2 min). During the second type of path, the foragers search for a prey in an area of 1/4 m². The maximal distance reached is on average 579±47cm. The mean total duration is 77±17min in the case of the discovery of a prey and 137±17min when no prey is found. The honeydew sources are 825±93cm from the nest. The mean total duration of these paths is 159±34min. Successive observations of the paths of the same ant show that a forager is remarkably specialised to a particular harvesting area during at least eight days.

Key words: Ants, *Formica cunicularia*, paths, spatial specialization.

INTRODUCTION

Les fourmis présentent une grande diversité dans leurs stratégies d'exploitation du champ trophique: celles-ci vont de la récolte strictement individuelle, caractérisée par l'absence de communication entre individus, aux chasses collectives où la communication chimique joue par contre un rôle primordial.

Deneubourg et al. (1986, 1987) considèrent la stratégie strictement individuelle propre aux petites sociétés dont les individus pourraient, grâce à leur mémoire à court terme de l'emplacement des sources de nourriture, développer une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte exploitée. Un exemple particulièrement illustratif de ce type de stratégie est celui des ouvrières de *Neoponera apicalis* dont les sociétés comptent de 50 à 200 individus. Les travaux de Fresneau (1985) ont montré que les ouvrières de cette espèce développent une mémoire à long terme se traduisant par leur fidélité spatiale pour une zone donnée de l'aire de récolte.

La stratégie individuelle de récolte de nourriture n'a été étudiée que chez peu d'espèces habitant des milieux tropicaux ou désertiques (Fresneau, 1985; Schmid-Hempel, 1987; Wehner et al., 1983; Wehner, 1987). Afin d'accroître ces informations, nous avons étudié la spécialisation spatiale d'une espèce des régions tempérées: *Formica cunicularia* (sous-genre *Serviformica*) dont les colonies comptent de 500 à 2000 individus.

MATERIEL ET METHODES

L'étude de la fidélité spatiale individuelle nécessite le relevé des trajectoires des ouvrières. Les fourmis sont identifiées par des marques colorées et leurs trajets visualisés en plantant des piquets numérotés toutes les 20 secondes le long des trajets aller et retour et toutes les minutes lorsque la fourmi est dans sa zone de recherche. Lorsque l'ouvrière exploite du miellat (puçerons, psylles) ou des nectaires, un seul piquet indique la position du végétal. Le relevé de la position de chaque piquet permet de reproduire graphiquement chaque trajet. Ce travail a été mené à Treignes (Belgique) au cours des étés 1987 et 1988.

RESULTATS

1. Géométrie des trajectoires

* Trajets sans comportement de recherche (Fig.1)

Au cours de ces trajets, la fourmi ne manifeste pas de comportement de recherche, celui-ci étant défini par une démarche ralentie, circonvoquée qui aboutit à délimiter une zone de prospection appelée zone de recherche. Aucune proie n'est ramenée à l'issue de ces parcours. Cinq trajets de ce type, dont 4 sont représentés à la Fig. 1, ont pu être relevés. Ils se distinguent par leur durée, les valeurs minimale et maximale enregistrées étant respectivement de 2 min et de 15 min ($m=6\text{min}$, $e.s.=2\text{min}$) et par la distance maximale atteinte par rapport au nid, celle-ci variant de 40 à plus de 350 cm ($183\pm 64\text{cm}$).

* Trajets aboutissant à une zone de recherche (Fig.2)

L'ouvrière prospecte à la recherche d'une proie dans une portion de l'aire de récolte. Ces trajets comportent trois phases: l'aller, la recherche et le retour avec ou sans proie.

Soixante-six trajets de ce type ont été relevés. Néanmoins, vingt-deux seulement ont pu être pris en considération du point de vue de leur géométrie, les fourmis suivies ayant souvent été perdues de vue dans une partie de leurs trajectoires. Cinq trajets de ce type sont représentés à la Fig.2. Le trajet aller (en trait plein) mène à une zone de recherche remarquable par sa faible superficie: de l'ordre de $1/4\text{m}^2$. Un cas particulier est cependant représenté par la fourmi n°16 (Fig.2) dont la zone de recherche est nettement plus importante: de l'ordre de 4m^2 .

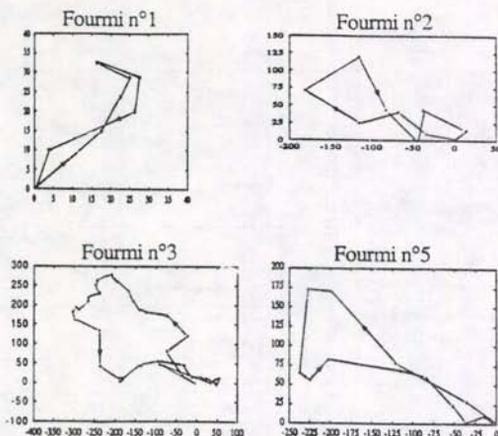


Fig.1: Trajets sans comportement de recherche. Le système de repère utilisé est un système cartésien centré sur l'orifice de sortie du nid de la fourrageuse suivie (unité de mesure=cm). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. Fourmi n°1: 4 août 1987, T_a =2min, D_m =40 cm- Fourmi n°2: 16 mai 1988, T_a =3 min, D_m =195cm- Fourmi n°3: 18 juin 1988, T_a =15min, D_m =358 cm- Fourmi n°4: 31 juillet 1988, T_a =5min, D_m = 285 cm.

Fig.1: Paths without search area. A cartesian reference system, centered on the exit-orifice of the forager followed, is used (unit=cm). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. Ant No.1: August 4, 1987, T_a =2 min, D_m =40 cm- Ant No.2: May 16, 1988, T_a =3 min, D_m = 195 cm- Ant No.3: June 18, 1988, T_a =15min, D_m = 358 cm- Ant No.4: July 31, 1988, T_a =5min, D_m = 285 cm.

Ce cas est intéressant car il permet d'envisager une évolution progressive entre le premier et le second des types de trajets considérés. En effet, la comparaison des trajets effectués par les fourmis n°3 et n°16 montre qu'il suffit à la fourmi n°3 d'explorer l'aire délimitée par sa trajectoire pour voir se développer un trajet avec zone de recherche dont la superficie serait progressivement réduite. La distance maximale moyenne est ici de 579 ± 47 cm ($n=22$). Quant à la durée totale de séjour sur l'aire, elle a été estimée à 77 ± 14 min ($n=22$) dans le cas d'un retour avec proie et à 137 ± 17 min ($n=11$) dans le cas d'un retour sans proie.

* Trajets vers une zone de récolte de mielat

Le troisième type de trajet considéré amène les fourrageuses soit à un arbuste d'aubépine soit à une plante basse (pissenlit, millepertuis, vesce...). Huit trajectoires de ce type ont été relevées. La distance maximale moyenne a été estimée à 825 ± 93 cm et la durée totale moyenne à 159 ± 34 min.

2. Fidélité spatiale des fourrageuses

Les relevés des trajectoires consécutives effectuées par une même fourrageuse permettent de montrer que les ouvrières de *Formica cunicularia* possèdent une **mémoire à court terme** de l'emplacement des sources de nourriture. Un exemple particulièrement illustratif est représenté à la Fig.3 qui montre 3 trajectoires consécutives effectuées par une ouvrière. Au cours de son premier trajet (Fig.3a), la fourmi trouve une proie à une distance considérable de son point d'entrée dans la zone de recherche. La phase aller n'est par ailleurs

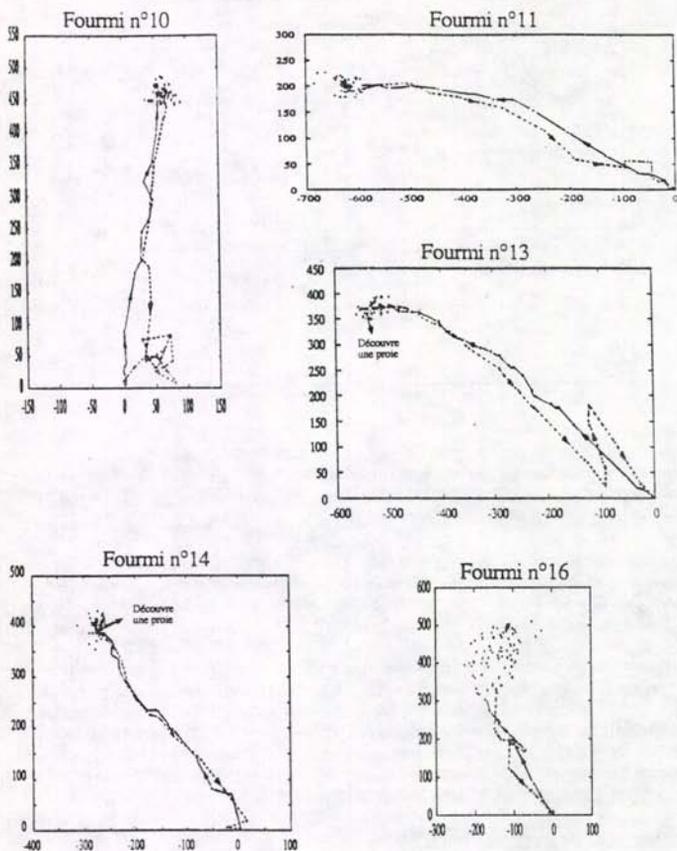


Fig 2: Trajets avec zone de recherche (même représentation qu'à la Fig.1). La phase aller est représentée en trait plein, la phase retour en pointillé. T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte.

Fourmi n°10: 9 juin 1988, T_a = 122 min, D_m = 489 cm - Fourmi n°11: 22 juin 1988, T_a = 236 min, D_m = 713 cm - Fourmi n°13: 18 juin 1988, T_a = 121 min, D_m = 669 cm - Fourmi n°14: 6 juillet 1988, T_a = 192 min, D_m = 514 cm - Fourmi n°16: 12 juillet 1988, T_a = 89 min, D_m = 516 cm.

Fig 2: Paths with search area (same representation as for Fig.1). The outward part is represented by a plain line and the return by a dashed line. T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached.

Ant No.10: June 9, 1988, T_a = 122 min, D_m = 489 cm - Ant No.11: June 22, 1988, T_a = 236 min, D_m = 713 cm - Ant No.13: June 18, 1988, T_a = 121 min, D_m = 669 cm - Ant No.14: July 6, 1988, T_a = 192 min, D_m = 514 cm - Ant No.16: July 12, 1988, T_a = 89 min, D_m = 516 cm.

pas rectiligne. Après être revenue au nid avec une proie, elle en ressort et se dirige cette fois en ligne droite jusqu'au point de sa précédente découverte où elle trouve à nouveau une proie et revient au nid (Fig.3b). Au cours de son dernier trajet enfin, elle se dirige à nouveau en ligne droite (Fig.3c).

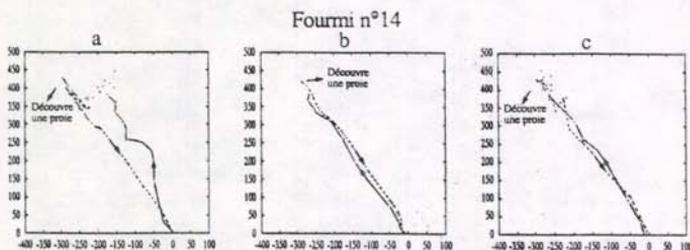


Fig. 3: Mise en évidence de la mémoire à court terme des fourrageuses de *Formica cunicularia* (même représentation qu'à la Fig.1). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. a: 13 juillet 1988, 1er trajet: $T_a=30$ min, $D_m=520$ cm- b: 13 juillet 1988, 2ième trajet: $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm- c: 13 juillet 1988, 3ième trajet: $T_a=21$ min, $D_m=535$ cm.

Fig. 3: Demonstration of the short-term memory of foragers of *Formica cunicularia* (same representation as for Fig.1). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. a: July 13, 1988, first path: $T_a=30$ min $D_m=520$ cm- b: July 13, 1988, second path: $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm- c: July 13, 1988, third path: $T_a=21$ min $D_m=535$ cm.

Cette mémoire à court terme se traduit également par une plus grande stimulation des ouvrières à ressortir du nid après un retour avec proie. Dans ce cas en effet, les temps de séjour au nid sont de l'ordre de 6 ± 1 min ($n=26$) contre 29 ± 3 min ($n=12$) dans le cas d'un retour sans proie.

La mémoire à court terme pourrait amener les ouvrières à développer, par renforcements successifs, une **mémoire à long terme** se traduisant par une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte. Cette mémoire à long terme ne peut être démontrée que par le relevé des trajectoires d'une même fourrageuse au cours de plusieurs journées successives.

La Fig.4a représente la trajectoire d'une fourmi relevée le 9 juin 1988. Le lendemain (Fig.4b) cette ouvrière retourne dans la même zone de recherche. La superposition des 2 trajets est représentée à la Fig.4c. Le deuxième exemple considéré est celui d'une fourmi dont les trajectoires ont été relevées respectivement le 28 juin (Fig.4d) et le 30 juin 1988 (Fig.4e). La superposition des deux trajectoires (Fig.4f) montre nettement que cette ouvrière présente une fidélité spatiale. Comme troisième exemple, nous avons considéré les trajets d'une ouvrière relevés respectivement le 6 juillet 1988 (Fig.4g) et le 13 juillet 1988 (Fig.4h). Les 2 trajectoires sont superposées à la Fig.4i. Ces exemples montrent que la fidélité spatiale des ouvrières peut se maintenir jusqu'à huit jours, période de temps maximale durant laquelle nous avons pu suivre une même ouvrière.

La fidélité spatiale d'une ouvrière récolteuse de miel est illustrée à la Fig.5. La première trajectoire (Fig.5a) a été relevée le 23 août, la seconde (Fig.5b) le 25 août 1988. Dans les deux cas, cette fourmi retourne sur le même plant situé à plus de 10 mètres de l'entrée du nid. La superposition des deux trajets met clairement en évidence la fidélité spatiale (Fig.5c). Nous n'avons pas eu l'opportunité de suivre une ouvrière récolteuse de miel durant plus de trois jours.

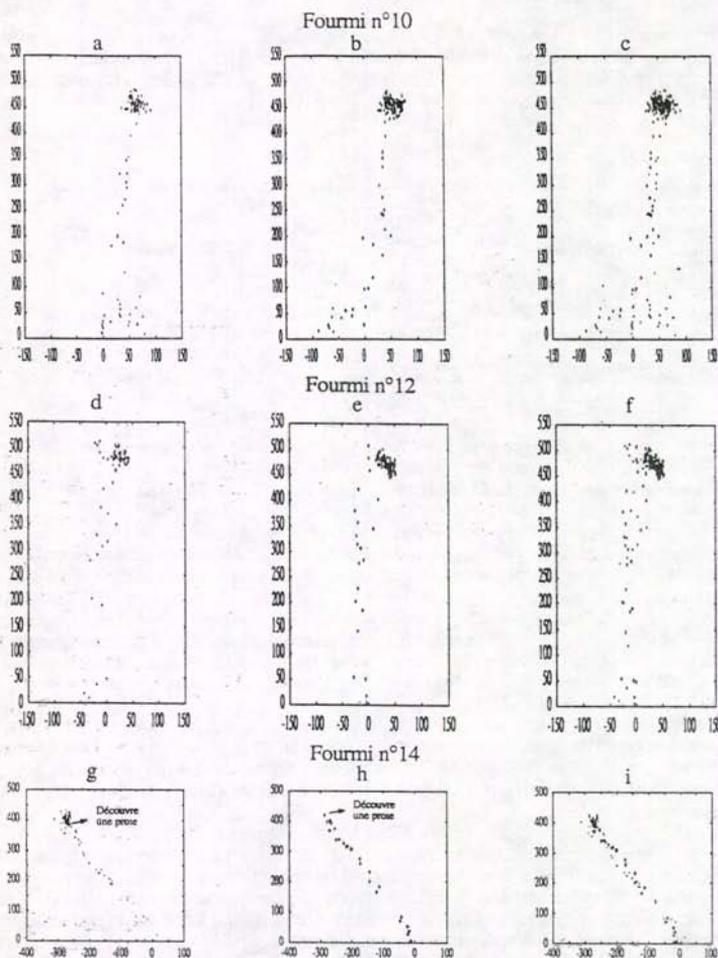


Fig.4: Spécialisation spatiale des fourrageuses de *Formica cunicularia* effectuant des trajets avec zone de recherche (même représentation qu'à la Fig.1). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. **Fourmi n°10:** a: 9 juin 1988, $T_a=122$ min, $D_m=489$ cm - b: 10 juin 1988, $T_a=208$ min, $D_m=485$ cm - c: superposition des 2 trajectoires. **Fourmi n°12:** d: 28 juin 1988, $T_a=54$ min, $D_m=512$ cm - e: 30 juin 1988, $T_a=155$ min, $D_m=507$ cm - f: superposition des 2 trajectoires. **Fourmi n°14:** g: 6 juillet 1988, $T_a=192$ min, $D_m=514$ cm - h: 13 juillet 1988, $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm - i: superposition des 2 trajectoires.

Fig.4: Spatial specialization of foragers of *Formica cunicularia* making paths with search area (same representation as for Fig.1). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. **Ant No.10:** a: June 9, 1988, $T_a=122$ min, $D_m=489$ cm - b: June 10, 1988, $T_a=208$ min, $D_m=485$ cm - c: superposition of both paths. **Ant No.12:** d: June 28, 1988, $T_a=54$ min, $D_m=512$ cm - e: June 30, 1988, $T_a=155$ min, $D_m=507$ cm - f: superposition of both paths. **Ant No.14:** g: July 6, 1988, $T_a=192$ min, $D_m=514$ cm - h: July 13, 1988, $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm - i: superposition of both paths.

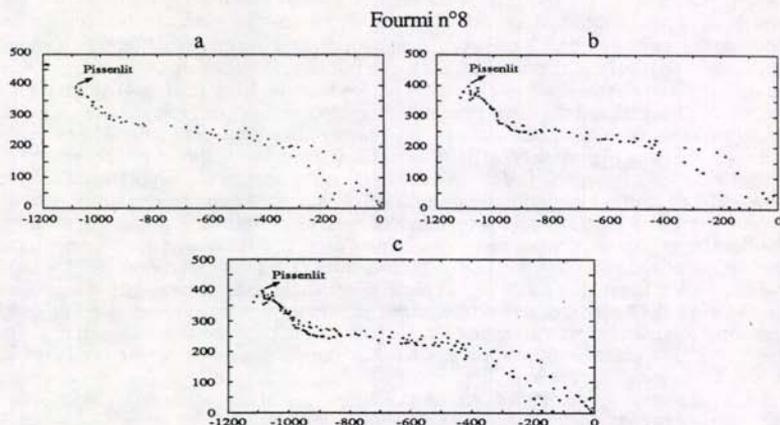


Fig 5: Spécialisation spatiale d'une fourrageuse de *Formica cunicularia* récolteuse de miellat (même représentation qu'à la Fig.1). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. a: 23 août 1988, T_a = 151 min, D_m = 1154 cm- b: 25 août 1988, T_a = 302 min, D_m = 1173 cm- c: superposition des 2 trajectoires.
 Fig 5: Spatial specialization of a forager of *Formica cunicularia* harvesting honeydew (same representation as for Fig.1). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. a: August 23, 1988, T_a = 151 min, D_m = 1154 cm- b: August 25, 1988, T_a = 302 min, D_m = 1173 cm- c: superposition of both paths.

DISCUSSION

Le relevé des trajectoires effectuées par les ouvrières de *Formica cunicularia* ont permis de montrer que cette espèce développe une stratégie prédictive individuelle, les ouvrières se spécialisant pour une zone particulière de l'aire de récolte. Globalement, sa stratégie peut donc être comparée à celle développée par les ouvrières de *Cataglyphis bicolor* (Wehner et al., 1983; Wehner, 1987) ou de *Neoponera apicalis* (Fresneau, 1985; Lachaud et al., 1984).

Chez *Formica cunicularia*, les trajets n'aboutissent pas à une zone de recherche pourraient être réalisés par les jeunes ouvrières explorant progressivement l'aire d'approvisionnement avant de récolter. La surface des zones de recherche serait ensuite progressivement réduite par le jeu des découvertes. Cette hypothèse demande bien entendu confirmation. Chez *Neoponera apicalis* (Fresneau, 1985; Lachaud et al., 1984), les ouvrières observées près du nid (3 mètres) manifestent, tout comme les ouvrières patrouillant loin du nid (20 à 30 mètres), un comportement de recherche. Néanmoins, des différences apparaissent au niveau de la fidélité à la route qui est moins stricte pour les ouvrières ne s'éloignant pas à plus de 3 mètres du nid. Une interprétation possible serait que durant les premières sorties, les nouvelles ouvrières sélectionnent une route approximative qui pourrait être confirmée lorsqu'elles capturent leurs proies. Au cours du temps, les aires de chasse tendent progressivement à s'éloigner du nid. Dans les deux cas, le processus de spécialisation spatiale résulterait d'un mécanisme d'apprentissage basé sur la capacité des ouvrières à mémoriser l'emplacement d'une précédente découverte. L'existence de cette mémoire à court terme a bien été démontrée chez *Formica cunicularia* par le relevé des trajectoires consécutives effectuées par une même ouvrière: d'un trajet à l'autre, une ouvrière est capable de réajuster la direction de son trajet aller en fonction du lieu de sa précédente découverte. Cette mémoire à court terme se

traduit également par une plus grande stimulation des ouvrières à ressortir du nid après un retour avec proie.

Une différence importante apparaît cependant entre les stratégies de récolte de *Formica cunicularia* et de *Neoponera apicalis*. Comme nous l'avons montré (Fig.2), les ouvrières de *Formica cunicularia* concentrent leur activité de recherche dans une portion très réduite de l'aire de récolte de l'ordre de 1/4 m². Ce comportement de recherche permet de définir clairement les limites des aires de récolte et donne un aspect tout à fait caractéristique aux trajectoires. D'autre part, la comparaison des trajectoires effectuées par les fourmis 10 et 12 (Fig.4) montre que les trajectoires de plusieurs fourrageuses peuvent se superposer. Lors des relevés des trajectoires individuelles, nous avons constaté que maintes fourrageuses pouvaient patrouiller en même temps dans une même région de l'aire de récolte. Chez *Neoponera apicalis* (Fresneau, 1985; Lachaud et al., 1984), la superficie des aires de chasse est nettement plus importante, de l'ordre de 30 m², et leurs limites mal définies. Les aires de récolte peuvent parfois se superposer mais même dans ce cas, les trajets d'accès sont individualisés. Ces différences pourraient résulter de la taille beaucoup plus importante des colonies de *Formica cunicularia* qui peuvent parfois contenir, selon nos estimations, plus de 2000 individus. Un plus grand nombre d'ouvrières pourvoyeuses pourrait en effet constituer un facteur limitant la zone de prospection accessible à chaque individu et engendrant un recouvrement important des trajectoires. Le fait que les ouvrières de *Formica cunicularia* explorent des zones de faible superficie pourrait également résulter d'une plus grande richesse du milieu. Les temps élevés de séjour sur l'aire vont néanmoins à l'encontre de cette hypothèse.

Contrairement à *Cataglyphis bicolor* et à *Neoponera apicalis*, *Formica cunicularia* est capable, dans certaines circonstances, de présenter une stratégie opportuniste: lorsqu'une source sucrée 1M est placée à 60 cm de l'entrée du nid, un recrutement (dont le mode n'a pas encore été déterminé) peut être déclenché. Ce recrutement est cependant peu efficace puisqu'on n'observe, au maximum, qu'une vingtaine d'individus à la source (observation non publiée).

REFERENCES

- DENEUBOURG J.L., ARON S., GOSS S., PASTEELS J.M., DUERINCK G.-1986. Random behavior, amplification processes and number of participants: How they contribute to the foraging properties of ants. Proc. Los Alamos Conf. on Games, Learning and Evolution (New Mexico). Physica, 22 D:176-186.
- DENEUBOURG J.L., GOSS S., PASTEELS J.M., FRESNEAU D., LACHAUD J.P.-1987. Self-organization mechanisms in ant societies (II): Learning in foraging and division of labor. In: From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M., Deneubourg J.L. (Eds), Birkhauser Verlag: 177-196.
- FRESNEAU D.- 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. Ins. Soc., 32: 109-116.
- LACHAUD J.P., FRESNEAU D., GARCIA-PEREZ J.-1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). Folia Entomol. Mex., 61: 159-177.
- SCHMID-HEMPEL, P.- 1987. Foraging characteristics of the desert ant *Cataglyphis*. In: From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. (Eds), Birkhauser Verlag: 43-61.
- WEHNER R., HARKNESS R.D., SCHMID-HEMPEL P.- 1983. Foraging Strategies in Individually Searching Ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). G. Fisher Verlag, pp.79.
- WEHNER, R.-1987. Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (sahara desert) and *Ocymyrmex* (Namib desert). In: From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. (Eds), Birkhauser Verlag: 15-42.