



Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Tours

Polyéthisme et Répartition des Niveaux d'Activité chez la Fourmi *Lasius niger* L.

Par A. LENOIR et H. ATAYA

Avec 6 figures

Reçu: le 6 Avril 1982

Accepté: le 18 Octobre 1982

Abstract and Summary

Polyethism and Distribution of Activity Levels in the Ant *Lasius niger* L.

Polyethism was studied in 5 young colonies comprising 225 ants marked individually. 24 behavioural parameters were noticed for each individual. Data have been treated by correspondence analysis (a form of principal component analysis). The first factor allowed distinction, as in many ant species, between nurses, foragers and a third large group called a "reserve" subcaste. The second factor distinguishes between foragers, carriers and explorers. We have in these young societies, reared in artificial nests with only one cell for the queen and the brood, only one caste of nurses perhaps with a subcaste of cocoon nurses. For outside tasks we observe simultaneously a great specialization (carriers and explorers) and a great plasticity of other foragers available for many tasks. The distribution for the levels of activity was studied for each task; it is always exponential, with a small number of hyperactive workers. The slope of curves is variable from very specialized tasks (for ex.: egg nursing) to tasks involving the whole population (for ex.: grooming). Nevertheless the distribution of the total activity is log-normal. This contradiction seems to indicate that individual potentialities are distributed according to a stochastic process with factors enhancing the expression of some groups of tasks.

Introduction

La division du travail ou *polyéthisme* a été étudiée par de nombreux auteurs, chez diverses espèces de fourmis et de termites (voir revues de WILSON 1971 et MAC MAHAN 1979). La plupart des auteurs ont utilisé des techniques de marquage permettant de suivre un groupe d'âge connu mais ne donnant pas

d'indications sur la variabilité à l'intérieur du groupe ou bien un petit nombre d'individus marqués dans une colonie. Nous avons entrepris l'étude de la société par l'analyse du comportement individuel et pour cela nous avons choisi de travailler sur des jeunes colonies de *Lasius niger* comportant au maximum une soixantaine d'ouvrières que l'on peut facilement élever au laboratoire et dans lesquelles il n'existe pas de polymorphisme de taille. Dans un premier temps, nous avons étudié le comportement alimentaire et les soins au couvain. Il a été montré que l'âge des ouvrières ne peut à lui seul expliquer le polyéthisme: 50 % des ouvrières ne suivent pas le schéma classique de l'évolution du comportement en fonction de l'âge, et des ouvrières de même âge forment un groupe structuré avec un polyéthisme marqué (LENOIR 1979 a). D'autres auteurs ont montré chez *Solenopsis* que les variations interindividuelles apportent la contribution la plus importante à la variation totale du comportement, avant l'âge ou les variations de taille (MIRENDA et WINSON 1981). Dans cette perspective nous avons élargi la gamme des comportements observés afin d'obtenir le maximum d'informations sur le rôle de chaque individu dans la structure sociale.

Matériel et Méthodes

Nous avons réalisé sur 5 colonies de *Lasius niger*, des observations en situation normale et en situation de test provoqué.

Toutes les observations ont été effectuées pour une colonie pendant 10 jours entre 8.00 et 20.00 h. Les colonies comportaient 1 reine, du couvain en quantité variable (oeufs, larves, cocons), 29 à 59 ouvrières. La fourmilière d'élevage est représentée sur la Fig. 1. Elle permet l'observation de tous les individus à l'aide d'une loupe binoculaire montée sur un chariot à roulements à billes.

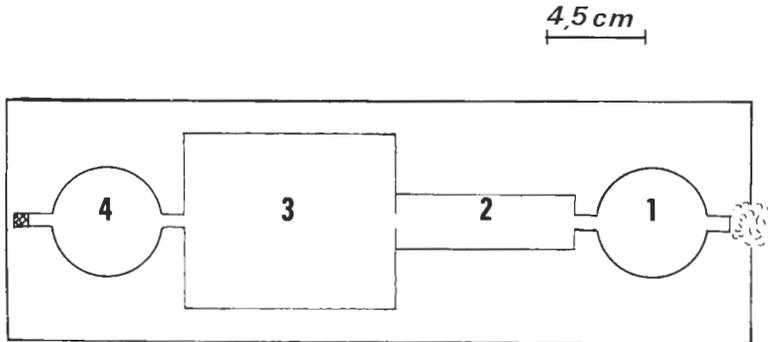


Fig. 1: Schéma de la fourmilière artificielle. 1: zone humide où se trouve la reine et le couvain; 2 à 4: zones externes, la nourriture est déposée dans la zone 4. Hauteur des chambres: 0,5 cm

Les fourmis sont marquées individuellement avec une petite pastille numérotée, collée sur l'abdomen selon une technique mise au point au Laboratoire (VERRON et BARREAU 1974). Pour les 5 colonies, on a suivi au total 220 ouvrières et 5 reines.

Les colonies sont nourries à satiété: une goutte de miel et un petit grillon fraîchement tué sont placés dans la zone 4 de la fourmilière et changés tous les matins.

Les comportements observés

A. Observations en situation "normale"

Trois séries de 5 observations de 30 min ont été effectuées, soit 7½ h d'observation par colonie. On a utilisé la technique du relevé par balayage ponctuel ("scan sampling") avec un relevé par min; toutes les fourmis engagées au temps x_i dans l'activité étudiée sont notées.

Parallèlement on a enregistré toutes les apparitions de certains comportements qui ont en général une durée beaucoup plus courte comme par exemple le déplacement d'une larve dans le nid. Cette méthodologie, inspirée de ALTMANN (1974) a déjà été utilisée pour le comportement alimentaire (LENOIR 1979a). Les trois séries d'observations portent respectivement sur les soins au couvain, les relations entre adultes et les activités dans le milieu extérieur.

1. Soins au couvain

Le couvain est fréquemment manipulé par les ouvrières, qui le lèchent, le déplacent et le transportent pour le nettoyer et le soigner.

Nous avons noté les comportements suivants vis à vis du couvain:

- un relevé toutes les min pour l'alimentation des larves avec du liquide regurgité par les ouvrières qui a) donnent aux petites larves (DPL); b) donnent aux grosses larves (DGL).
- le nombre de léchages et de déplacements: a) des oeufs: soins aux oeufs (SOE); b) des petites larves: soins petites larves (SPL); c) des grosses larves: soins grosses larves (SGL); d) des cocons: soins aux cocons (SCO).

2. Relations entre les adultes

Les ouvrières entretiennent entre elles certaines relations qui sont le plus souvent des échanges trophallactiques, mais aussi des léchages. On a effectué un relevé toutes les min pour: a) l'activité trophallactique que la fourmi soit donneuse (DON) ou receveuse (REC); b) les léchages interindividuels que la fourmi soit lécheuse (LEC) ou léchée (LEE).

3. Activités dans le milieu extérieur

En situation "normale" l'activité de la colonie ne se limite pas aux tâches à l'intérieur du nid, des ouvrières effectuent des séjours dans le milieu extérieur. Nous avons enregistré ainsi la présence des individus dans le milieu extérieur, qui explorent ou qui se trouvent sur la source de la nourriture: a) nombre des relevés dans le milieu extérieur (EXT); b) nombre des relevés sur la nourriture (NOU).

Le rejet de matériaux (sable) ou déchets divers (débris de proie, fragments de cocons, fragments de cadavres) dans le milieu extérieur sont notés en plus pendant les diverses observations (REJ).

B. Les divers tests

1. Le comportement nécrophorique

Ce test a été mis au point par l'un de nous (ATAYA 1980). Il consiste à placer des cadavres tués par congélation 3 h avant l'expérience dans le couloir situé devant l'entrée du nid.

10 tests par colonie ont été réalisés avec, à chaque fois: a) 5 cadavres de la même colonie (O); b) 5 cadavres d'une colonie étrangère (E); c) 5 cadavres de drosophiles (D).

Une étude détaillée et approfondie ayant été réalisée sur les différents paramètres du comportement nécrophorique, nous n'avons conservé pour cette étude que: a) l'approche, découverte et inspection brève du cadavre: APO, APE et APD; b) le transport: TRO, TRE, et TRD. Le transport est un rejet dans le milieu extérieur dans les deux premiers cas, par contre la drosophile est ramenée dans le nid où elle sera consommée.

2. Récupération du couvain (RCV)

C'est aussi un test qui a été mis au point par l'un de nous (LENOIR 1977), il consiste à déposer 20 ou 30 larves dans le milieu extérieur (zone 4), ces larves sont récupérées par les pourvoyeuses et ramenées vers le nid.

Cette expérience a été répétée 5 fois sur chaque colonie; la durée moyenne de chaque test est de 10 min, durant lesquelles on note le nombre de transport de larves par ouvrière.

3. Exploration d'une enceinte inconnue (EXP)

Une boîte en polyester vide et propre est branchée avec une tube à la sortie de la zone 4. On a effectué deux tests de 2 h, avec un relevé par min (240 relevés); on a noté le nombre de relevés pour chaque fourmi exploratrice qui se trouve dans la nouvelle enceinte.

4. Défense du nid

Ce test consiste à introduire une fourmi vivante étrangère à l'espèce dans la zone 2 de la fourmilière et à observer le comportement des ouvrières du nid à son égard: il s'agit d'une ouvrière de *Myrmica laevinodis*, immobilisée partiellement par une épingle plantée dans le thorax.

C'est une technique inspirée de celle employée par A. M. et G. LE ROUX (1979) qui ont introduit dans le milieu extérieur d'une fourmilière de *Myrmica laevinodis*, une ouvrière de *Myrmica ruginodis* maintenue par un fil métallique au niveau du cou.

L'intruse peut se déplacer mais ne peut entrer dans le nid. 5 tests de 15 min chacun ont été réalisés sur chaque colonie.

Deux types de réactions ont été observées:

Agrippement (DEF): une ouvrière prend l'intruse par les mandibules et s'agrippe surtout aux pattes ou aux antennes. On a effectué 15 relevés espacés d'une min, le score maximal de 15 (la fourmi reste agrippée en permanence sur l'intruse) a été noté plusieurs fois.

L'ouvrière peut aussi, en recourbant son abdomen projeter une goutte de venin sur l'intruse, le nombre des projections du venin, n'est pas utilisé ici car il est directement en corrélation avec DEF.

Au bout de 15 minutes l'intruse est enlevée pour ne pas perturber la colonie.

5. Déblocage de l'entrée du nid (DEN) — 5 tests

On bouche l'entrée du nid (l'allée entre la zone 1 et 2) avec des grains de sable et on compte le nombre de grains déplacés par chaque ouvrière jusqu'à ce que l'entrée du nid soit débarrassée. (Test mis au point par VERRON 1977.) On a ensuite observé le comportement des ouvrières pendant 15 minutes et noté les déplacements éventuels de grains de sable pendant cette période, en effet, dans la plupart des cas le transport de matériaux se prolonge bien après que l'entrée du nid soit déblocquée, et le score total de chaque fourmi active est enregistré.

6. Déplacement du couvain dans le nid (DCV) — 5 tests

L'éclairage diffus du nid est focalisé pendant 10 min sur la zone où se trouve le couvain ... et pousse les ouvrières à le déplacer de quelques cm. On note le nombre de transports et de déplacements par ouvrière (DCV).

Au total nous avons consacré 25 à 30 h d'observation par colonie.

Résultats

Les données des observations, trop nombreuses pour une simple étude de corrélations ont été traitées à l'ordinateur par l'analyse des correspondances (LENOIR et MARDON 1978). On a effectué d'abord une analyse pour chaque colonie et ensuite une analyse globale pour l'ensemble des 5 colonies.

La composition comportementale des premiers facteurs est donnée dans le Tabl. 1. Les comportements dont la corrélation est supérieure à 0,1 sont portés sur ce tableau. La projection des comportements sur les axes 1 et 2 est représentée sur la Fig. 2.

La somme des données obtenues par les facteurs 1, 2, 3 et 4 représente 50 % de la variance, donc est très représentative pour les comportements étudiés.

1. Le Facteur 1

C'est le plus important, il représente à lui seul 26,7 % de la variance, il est caractérisé par le fait qu'il est *très homogène*, c'est à dire qu'il est à peu près stable pour toutes les colonies étudiées. On voit sur le tableau qu'il est formé essentiellement de 2 gradients de comportement: un ensemble d'activités envers les larves et un autre ensemble d'activités dans le milieu externe.

Activités envers les larves

Le déplacement du couvain (DCV) est un comportement très corrélé ($r = 0,714$) avec le facteur 1, c'est la réaction des ouvrières à une modification des conditions de microenvironnement qui consiste à mettre à l'abri le couvain.

Tab. 1: Analyse des correspondances sur les comportements pour les 5 colonies. Les chiffres indiquent les corrélations entre les facteurs et les actes (multipliés par 1000). Pour les facteurs 3 à 7 seuls sont portés les chiffres supérieurs à 100

	Facteur 1	Fact. 2	Fact. 3	Fact. 4	Fact. 5	Fact. 6	Fact. 7
DCV Déplacement du couvain	-714	61					
DPL Donne aux petites larves	-233	1					
DGL Donne aux grosses larves	-453	1				142	
SOE Soins aux oeufs	-121	0					
SPL Soins aux petites larves	-424	0					
SGL Soins aux grosses larves	-457	0				114	
SCO Soins aux cocons	-85	0			-121	-343	180
REC Reçoit d'une ouvrière	-224	-5	-563	-113			
LEC Lèche une ouvrière ou la reine	-85	-3					
LEE Léchée par une ouvrière	-2	-8					
DON Donne à une ouvrière ou à la reine	-84	25					
REJ Rejets de matériaux ou déchet	136	213	-169	490			
RCV Récupération du couvain à l'extérieur	136	-61			121		201
NOU Prise de nourriture à l'extérieur	176	-279					
DEF Défense du nid	52	-2					
EXP Explore une enceinte inconnue	206	-146					
EXT Déplacement à l'extérieur	428	-61	116				
DEN Déblocage de l'entrée du nid	147	530		180			
APO Approche cadavre d'ouvrière du nid	290	-2		-179			
APE Approche cadavre d'ouvrière étrangère	303	13	-116	-209			
APD Approche cadavre drosophile	132	0		-110			
TRO Transporte cadavre d'ouvrière du nid	120	26		-143			
TRE Transporte cadavre d'ouvrière étrangère	110	45	-105	-136			
TRD Transporte cadavre drosophile	132	12		-143	103		
Valeur propre	0,5991	0,1820	0,1788	0,1560	0,1434	0,1268	0,1092
Variance %	26,73	8,12	7,75	6,96	6,41	5,66	4,87
Variance cumulée	26,73	34,85	42,60	49,57	55,97	61,63	66,50

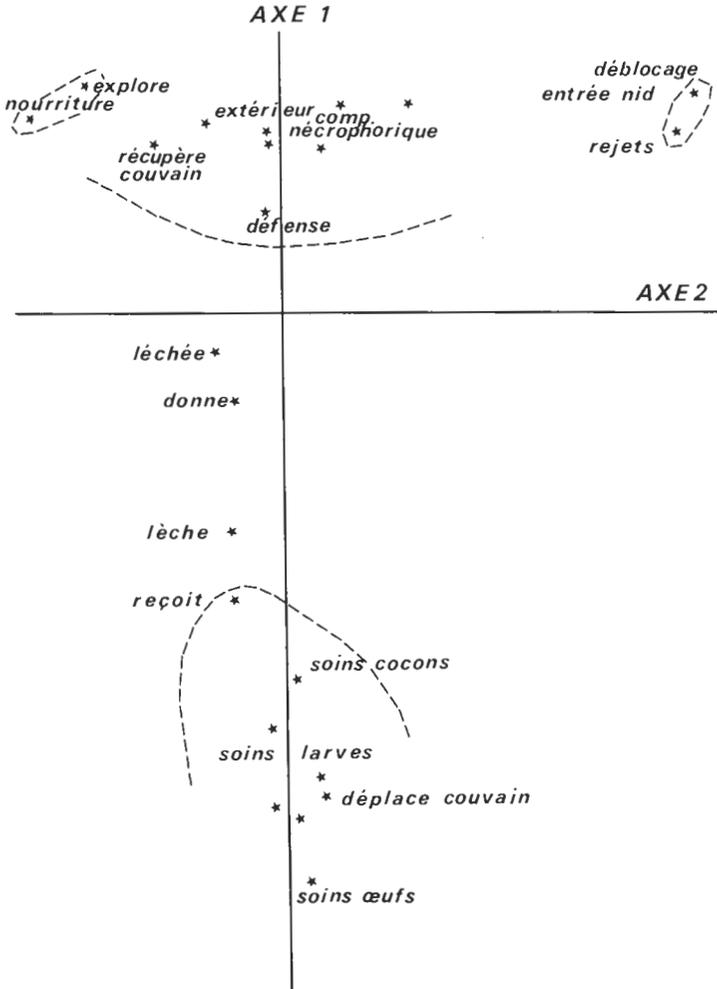


Fig. 2: Analyse des correspondances sur les comportements

Les activités de nourrissage (DPL et DGL) et de soins (SPL et SGL) sont aussi corrélées avec le facteur 1 (Corr. de 0,233 à 0,457). Il n'y a pas de différenciation entre petites et grosses larves. On peut donc reconnaître un premier groupe de fourmis, caractérisées par ces comportements, dites *nourrices*. Elles sont receveuses ($r = 0,224$), elles s'occupent aussi des oeufs (SOE, $r = 0,121$). Les soins aux oeufs sont peu fréquents mais toujours exprimés par des nourrices.

Activités dans le milieu externe

Elles caractérisent les ouvrières qui sortent dans l'avant-nid (EXT, $r = 0,428$), explorent une enceinte inconnue (EXP, $r = 0,206$), s'intéressent aux cadavres de fourmis (APO, $r = 0,290$; APE, $r = 0,303$). Avec une corrélation

moins forte (entre 0,1 et 0,2) on trouvera les comportements de récupération du couvain (RCV), de prise de nourriture (NOU), de déblocage de l'entrée du nid (DEN), de transports de cadavres de fourmis (TRO, TRE) et de drosophiles (APD, TRD).

Les comportements de soins aux cocons (SCO), léchages (LEC), léchées (LEE), dons (DON), défense du nid (DEF) et rejets (REJ) ne sont que très peu corrélés avec le facteur 1.

2. Facteurs 2 à 7 (39,8 % de la variance)

Le facteur 2 oppose 2 types de comportements dans le milieu extérieur: d'une part, les fourmis qui rejettent le sable et les déchets (REJ, $r = 0,213$) et surtout débloquent l'entrée du nid (DEN, $r = 0,530$), d'autre part, les fourmis qui sont exploratrices (EXP, $r = 0,279$) et vont se nourrir (NOU, $r = 0,146$). On voit très bien sur la figure 2 que l'on trouve trois catégories de fourmis dans le service extérieur: les polyvalentes, les exploratrices et les "transporteuses de matériaux".

Les fourmis transporteuses ont déjà été signalées par VERRON (1977). Elles ne semblent pas jouer le rôle de gardiennes telles qu'on peut les observer dans d'autres espèces car elles ne sont pas stationnées spécialement à l'entrée du nid.

Le facteur 3 est corrélé surtout avec le comportement de receveuse (REC) et est associé aux rejets (REJ).

Cela montre que le comportement de rejets de matériaux peut être aussi effectué par des fourmis du service intérieur. On notera que les reines ne constituent pas sur le plan éthologique une caste à part, elles sont parmi les fourmis peu ou pas du tout nourrices et receveuses.

Le facteur 4 est à nouveau caractéristique des fourmis qui rejettent les matériaux (REJ) et permet de préciser la spécialisation de certaines transporteuses.

Le facteur 5 montre une association complexe entre le comportement nécrophorique (APO, APE, APD, TRO, TRE, TRD activités du milieu extérieur) et les soins aux cocons (SCO). Ce comportement n'est donc pas typique des nourrices et est déjà un peu intermédiaire.

Le facteur 6 permet de retrouver les soins aux cocons (SCO).

Le facteur 7 est composé de la récupération du couvain (RCV), associé aux cocons (SCO) et montre à nouveau l'ambiguïté de ce comportement.

Certains comportements apparaissent très peu liés au polyéthisme dans les conditions de l'expérience:

- (1) Les soins aux cocons effectués surtout par des nourrices sont associés aussi à la récupération du couvain et au comportement nécrophorique. On a donc une différenciation nette entre larves et cocons au niveau des soins. Par contre on ne retrouve pas de différenciation entre petites et grosses larves. —
- (2) Les transporteuses de matériaux sont entre les nourrices et les pour-

voyeuses polyvalentes. — (3) Les léchages interindividuels (LEC et LEE): les nourrices sont plutôt lécheuses et les donneuses plutôt léchées mais ce n'est pas caractéristique. — (4) Les dons (DON): les régurgitations sont pratiquées surtout par les pourvoyeuses en situation de jeûne alimentaire (LENOIR 1979 a). Dans les colonies nourries à satiété, les pourvoyeuses prennent de la nourriture (NOU) mais le nombre de dons (DON) est faible et les nourrices donnent aussi un peu. Par contre, les nourrices sont plus receveuses que les pourvoyeuses. Cela correspond au phénomène de rumination sociale caractéristique de la trophallaxie. — (5) La défense est plutôt liée aux fourmis du service extérieur mais d'autres peuvent sortir. Il faudrait faire une analyse plus fine.

3. Répartition des fourmis

A l'aide de corrélations individus — premiers facteurs, on a distingué 6 groupes de fourmis:

I. Pour le service intérieur (corrélation négative avec le premier facteur):
 1. Les nourrices strictes: dont le rôle presque exclusif est de soigner les larves et éventuellement les oeufs ($|r| \geq 0.2$). — 2. Les nourrices intermédiaires qui s'occupent des larves mais aussi des cocons et peuvent dans certains cas se rendre dans le monde extérieur pour récupérer du couvain, ou défendre la colonie ($|r| < 0.2$).

II. Pour le service extérieur: toutes les fourmis qui sortent régulièrement (corrélation positive avec le premier facteur):
 3. Les pourvoyeuses intermédiaires qui peuvent effectuer toutes les tâches, le plus souvent peu actives ($r < 0.2$). — 4. Les transporteuses de matériaux ($r \geq 0.2$ pour le 2ème facteur). — 5. Les pourvoyeuses polyvalentes et très actives ($r \geq 0.2$). — 6. Les exploratrices ($r > 0.2$ pour le 2nd facteur).

A la lecture du Tab. 2, il apparait que: 1. La répartition globale des fourmis du service intérieur et du service extérieur est à peu près stable: 50 à 65 % pour le premier et 35 à 50 % pour le second.

Cela témoigne de la grande stabilité du facteur 1. En réalité, les nourrices représentent 42 % seulement des ouvrières (34 à 52 %), les véritables pourvoyeuses 16 % (7 % à 26 %), toutes les autres forment une réserve de 42 % d'ouvrières disponibles selon les tâches.

2. La spécialisation des fourmis dans le service extérieur est très variable d'une colonie à l'autre. On retrouve la notion de variabilité inter-colonies.

4. Castes et sous castes

WILSON (1976) a proposé 2 alternatives dans l'évolution des castes temporelles. Dans un premier modèle, la réactivité des ouvrières varie progressivement et de manière discordante selon les contingences, déterminant des castes aussi nombreuses que les tâches à accomplir (Système continu). Dans un second modèle les courbes de réponses se chevauchent partiellement et le nombre des castes reste faible (Système discret). Il a vérifié ce 2ème modèle chez les ouvrières minor de *Pheidole dentata*. Nous avons voulu voir dans quel

Tab. 2: Répartition des fourmis dans les divers groupes de tâches.
 m: ouvrières mortes en cours d'expérience; (♀): groupe incluant la reine
 806 à 812: numéro de la colonie

	Service intérieur		Service extérieur				Total
	Nourrices	Intermédiaires	Pourvoyeuses intermédiaires	Transporteuses de matériaux	Pourvoyeuses polyvalentes	Exploratrices	
806	16 37,2%	13 (♀) 30,2%	7 16,3%	3 7%	4 9,3%	-	43 + 1 m
807	18 37,5%	6 (♀) 12,5%	11 22,9%	6 22,5%	6 12,5%	1 2%	48
810	29 48,3%	3 (♀) 5%	12 20%	4 6,7%	4 6,7%	8 13,4%	60
811	22 52,4%	7 (♀) 16,7%	2 4,8%	0	8 19,4%	3 7,1%	42 + 2 m
812	9 34%	6 (♀) 20,7%	6 20,7%	6 20,7%	2 6,9%	-	29
Total	94 42,34%	35 (♀) 15,8%	38 17,1%	19 8,5%	24 10,8%	12 5,4%	222 100%

type on pouvait classer *Lasius niger*. Pour cela on a adopté la formule de WILSON à nos données qui portent sur une analyse individuelle. Pour chacun des 6 groupes déterminés par l'analyse des correspondances, on a calculé la probabilité relative de réponse.

PR (Probabilité de réponse)

$$= \frac{\text{nombre d'actes effectués par le groupe} / \text{nombre d'actes total}}{\text{nombre de fourmis du groupe} / \text{nombre total de fourmis}}$$

PRR (probabilité relative de réponse) = PR/PR maxi

La probabilité relative de réponse est donc par définition de 1 pour le groupe qui a la meilleure performance.

La Fig. 3 complète les résultats de l'analyse des correspondances. On observe 2 castes bien différenciées: les nourrices (Fig. 3 A) et les pourvoyeuses (Fig. 3 B) avec un groupe important d'individus intermédiaires représentant une *réserve pour la colonie*. Il existe peut-être une sous-caste de nourrices spécialisées dans les soins aux cocons.

Parmi les pourvoyeuses (Fig. 3 B) le groupe des transporteuses de matériaux se différencie nettement: les pourvoyeuses polyvalentes assurent toutes les autres tâches et les exploratrices sont plus spécialisées dans la récupération du couvain (tache 2), l'exploration (tache 5) et l'approvisionnement (tache 6). Il y a donc chez *Lasius niger*, dans une jeune colonie, un système discret similaire à celui que l'on observe chez *Pheidole dentata* (WILSON 1976). Il apparaît en plus grâce à l'étude individuelle, des individus intermédiaires polyvalents dont la réactivité est faible pour tous les stimulus. On peut cependant se demander si cette distinction marquée entre les groupes n'est pas un artefact lié au mode de calcul des probabilités de réponse qui n'utilise que la valeur moyenne, négligeant la variabilité interindividuelle. En réalité l'analyse des correspondances sur les individus montre que l'on a un passage progressif d'un groupe à l'autre avec de nombreux intermédiaires!

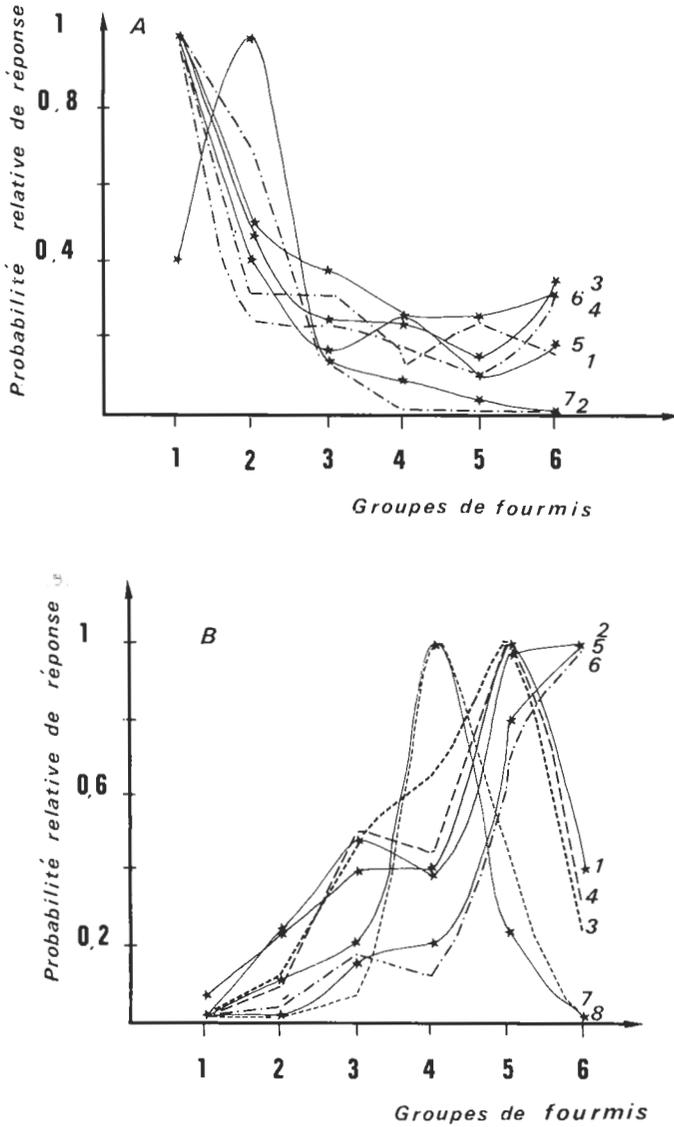


Fig. 3: Probabilités relatives de réponse selon les divers groupes de fourmis. A: Tâches liées au service interne: 1. déplacement du couvain; 2. soins aux oeufs; 3. soins aux petites larves; 4. soins aux grosses larves; 5. dons aux petites larves; 6. dons aux grosses larves; 7. soins aux cocons. B: Tâches liées au service externe: 1. défense; 2. récupération du couvain; 3. transports drosophiles; 4. transports cadavres ouvrières; 5. exploration; 6. prise de nourriture; 7. rejets de matériaux; 8. déblocage de l'entrée du nid

95

5. Les niveaux d'activité

Si l'on considère les ouvrières comme équivalentes on peut définir la performance moyenne d'un individu pour une tâche donnée. A l'aide d'un test de

χ^2 il est possible de déterminer les niveaux d'activité (au seuil de $p < .05$) indiquant une hyperactivité ou une hypoactivité (incluant l'inactivité) par rapport à l'ouvrière moyenne. On obtient ainsi 3 classes d'ouvrières: hyperactives, moyennement actives et hypoactives.

Quand le nombre d'actes est trop faible, et c'est le cas des comportements rares comme les soins aux oeufs, il est impossible de séparer les hypoactives des moyennement actives car il faut que la performance théorique soit supérieure à 5 (SIEGEL 1956 — tous les calculs sont effectués sur des données réelles). On a ensuite calculé le % de la tâche réalisée par chacune des 3 catégories. Il s'avère que les hypoactives ne réalisent jamais plus de 2 % de la tâche, on peut donc les négliger et les assimiler à des *fourmis inactives pour cette tâche*.

Le pourcentage de fourmis actives varie de 13,8 % (soins aux oeufs) à 88,4 % (receveuses). Les hyperactives ne sont jamais plus de 25 % mais peuvent effectuer 95 % de la tâche (exploration). Dans l'ergonomie de la société ce sont les fourmis hyperactives les plus importantes. On a porté sur le Tab. 3 le pourcentage d'ouvrières actives, le % d'hyperactives et le % de la tâche réalisée par les hyperactives.

On remarque a) que tous les comportements associés au milieu extérieur sont réalisés en majeure partie (+ de 75 % de la tâche) par les hyperactives. Certaines de ces tâches impliquent un tout petit nombre de fourmis qui sont donc très spécialisées. C'est le cas des rejets: 6,7 % des fourmis pour 82,4 % de la tâche.

b) Que les soins au couvain sont plus complexes: 65 % des ouvrières s'occupent des larves, 26 % des cocons et 14 % des oeufs, 72 % des ouvrières peuvent déplacer rapidement le couvain. On a donc des tâches relativement peu spécialisées impliquant un grand nombre de fourmis, et d'autres qui le sont beaucoup plus.

c) Les échanges trophallactiques mettent en jeu pratiquement toutes les ouvrières (plus de 80 %). Le polyéthisme pour ce comportement est peu marqué dans la situation expérimentale où nous avons observé les colonies.

Activité totale

Si l'on fait la somme des activités de chaque individu, on obtient un score allant de 1 à 501. Il n'y pas de fourmis absolument inactives, mais le rapport est tout de même de 500 fois entre la fourmi la moins active (elle a déplacé *une fois* une larve) et la fourmi la plus active qui est une pourvoyeuse.

On a calculé, comme pour chaque comportement, les seuils d'hypoactivité et d'hyperactivité et on obtient 23,4 % d'hyperactives, 48,9 % d'hypoactives et donc 29,7 % de moyennes.

Il existe donc un nombre important de fourmis globalement hyperactives dans une société soumise à diverses contraintes: défense, blocage entrée du nid, perturbation du couvain, en plus de l'approvisionnement et des soins au couvain.

La Fig. 4 montre que la courbe de répartition des fourmis est log-normale, ce qui tendrait à prouver que l'activité des ouvrières est distribuée selon un

Tab. 3: % de fourmis actives et % de fourmis hyperactives.
 Importance des hyperactives dans le travail de la colonie, exprimée en % total de la tâche

	Actives	Hyperactives	
	%	%	% tâche
RCV	39,6	19,1	83,9
DEN	25,8	12,4	91,1
EXP	22,2	16,4	94,6
DEF	40,4	19,6	84,8
DCV	72,4	23,4	68,7
EXT	46,7	25,7	84,5
NOU	33,3	19,6	88,3
DON	85,8	14,7	43,5
REC	88,4	15,6	46
SCO	26,2	4	49,8
SPL + SGL	67,55	9,8	42,7
SOE	13,8	1,3	27,9
DPL + DGL	64	23,1	69,4
LEC	47,1	3,5	21,9
LEE	44,4	4,4	31,3
REJ	27,1	6,7	82,4
APO	48	19,6	78,3
APE	52,9	22,7	79,7
APD	32	20,4	81,7
TRO	23,6	5,8	61,15
TRE	26,7	4	56,5
TRD	27,6	4,4	46,8

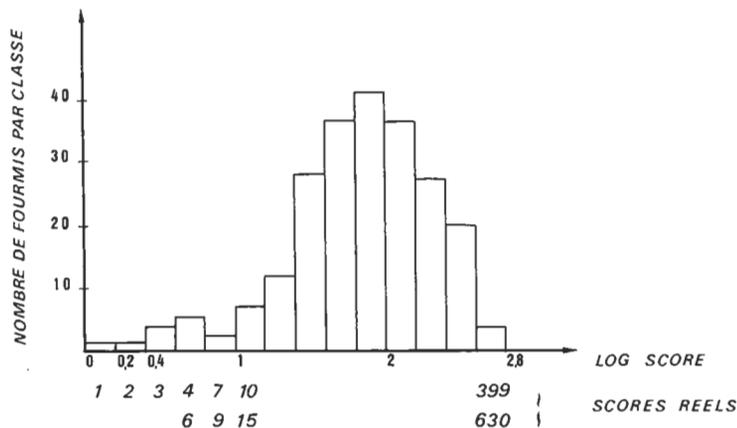


Fig. 4: Répartition des scores d'activité totale fourmis. En abscisses le log des scores et les scores réels, en ordonnées le nombre de fourmis par classe. Pour les scores supérieurs à 10 le χ^2 calculé avec la courbe normale est de 5,94 (p 0,30)

processus stochastique. On peut supposer que les fourmis situées à gauche de la répartition sont des fourmis malades ou qui ont été blessées par le marquage, elles n'ont pas été prises en compte pour le calcul des χ^2 .

Le Tab. 4 montre que la répartition des niveaux d'activité ne se fait pas au hasard: les pourvoyeuses sont très actives, (83,3 % des pourvoyeuses poly-

Tab. 4: Relation entre les divers groupes de tâches et le niveau d'activité générale.
 χ^2 10 d.l. = 119,297; $p < 0,001$ (17 % des cases avec effectif théorique < 5)

Niveau d'activité \ Groupes de tâches	Groupes de tâches						Total
	Nourrices	Nourrices intermédiaires	Pourvoyeuses intermédiaires	Transporteuses de matériaux	Pourvoyeuses polyvalentes	exploratrices	
Faible ou nulle	69	21	5	10	0	1	106
Moyen	24	12	3	17	4	4	64
Fort	1	2	11	11	20	7	52
Total	94	35	19	38	24	12	222

valentes sont hyperactives), les nourrices sont plus immobiles, elles nourrissent les larves mais effectuent un nombre d'actes plus faible (73 % des nourrices sont très faiblement actives). On peut supposer que l'évolution en fonction de l'âge s'effectue par une augmentation de l'activité générale des animaux.

6. Etude de la répartition de l'activité des ouvrières dans les différentes tâches

On peut construire pour chaque tâche un "sociogramme" représentant les performances en % classés par ordre décroissant pour les fourmis. Ainsi par exemple, la Fig. 5 montre les courbes obtenues pour la récupération du couvain et le déblocage de l'entrée du nid pour une colonie.

C'est une courbe d'allure exponentielle comparable à celle qu'ont trouvée MÖGLICH et HÖLLDOBLER (1974) puis ABRAHAM (1980) lors des déménagements chez *Formica fusca* et *Myrmica rubra*.

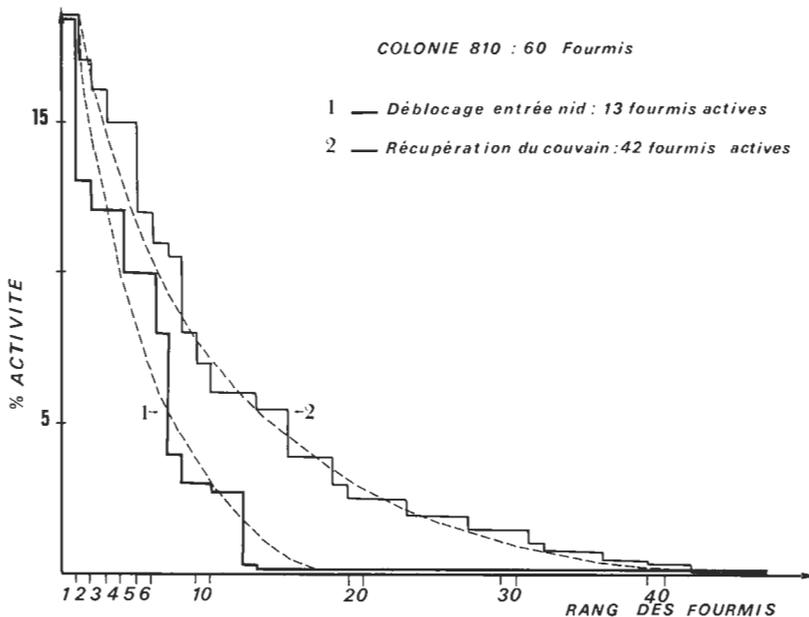


Fig. 5: Exemple de répartition des ouvrières par ordre d'activité décroissante (en %).
 En pointillés: courbes théoriques

Pour faciliter la comparaison entre tâches on a construit les courbes de fréquence cumulée de répartition de l'activité des ouvrières. Il s'agit aussi d'exponentielles que l'on peut transformer en droites légèrement incurvées (Fig. 6) dont on calcule les caractéristiques (méthode de la régression polynomiale). Dans tous les cas le polynôme de degré 1 permet une approximation suffisante de la courbe (vérifiée par le test de Kolmogorov-Smirnov; SIEGEL 1956). La pente de la droite témoigne de la spécialisation du comportement: plus elle est faible, plus le comportement est spécialisé et l'exclusivité d'un petit nombre d'ouvrières. Cela correspond à des tâches réalisées par des ouvrières très actives (déblocage de l'entrée du nid ou rejets de matériaux) ou à des tâches rares effectuées par quelques ouvrières seulement (soins aux oeufs).

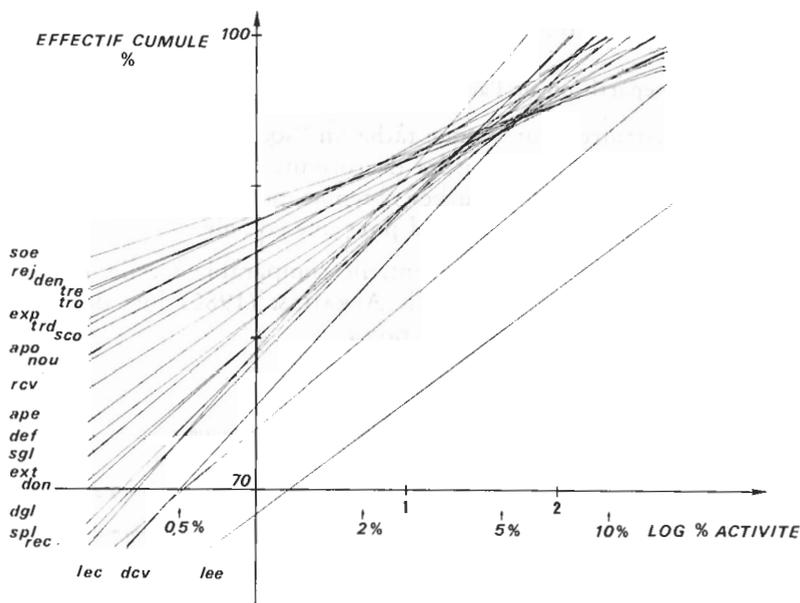


Fig. 6: Courbe de répartition des ouvrières, en effectifs cumulés, en fonction de leur niveau d'activité (en log des %). Pour la signification des symboles voir le texte

Il semble que la colonie s'organise selon un gradient régulier pour la répartition des niveaux d'activité avec:

1. Les tâches "rigides" pour des comportements mettant en jeu un petit nombre d'ouvrières très assidues, si la quantité d'actes à réaliser est importante elles travailleront plus longtemps.

2. Les tâches "souples" vitales à court terme pour la colonie comme les soins au couvain, et effectuées par un nombre plus important d'ouvrières. On peut certainement ranger dans cette catégorie le transport du couvain en situation de déménagement, non étudié ici, mais dont on a montré chez *Tapinoma* qu'il n'était pas lié à l'activité des ouvrières dans le nid (MEUDEEC et LENOIR 1982).

Les toilettages interindividuels ne semblent liés à aucun polyéthisme comme l'avait déjà signalé WILSON (1976).

Il en est de même pour les trophallaxies entre adultes comme WILSON (ibid) l'avait indiqué sans noter le sens du flux de nourriture; en réalité la plupart des fourmis sont un peu donneuses quand la colonie est nourrie à satiété, par contre les nourrices sont beaucoup plus receveuses que les pourvoyeuses.

Discussion

1. Castes et sous-castes

Les données récentes sur le polyéthisme ont été établies en fonction de l'âge chez *Pheidole dentata* (WILSON 1976) ou de la taille chez *Solenopsis invicta* et *S. geminata* (WILSON 1978), *Atta sexdens* (WILSON 1980) et *Formica perpilosa* (BRANDÃO 1978). Les travaux les plus complets prennent en compte à la fois la taille (pour les espèces polymorphes), l'âge et la variation interindividuelle des ouvrières; ils ont porté sur *Amblyopone pallipes* (TRANIELLO 1978), *Cephalotes atratus* (CORN 1980), *Neoponera foetida*, *Ectatomma ruidum* et *Myrmecina graminicola* (FRESNEAU et al. 1982); *Solenopsis invicta* (MIRENDA et WINSON 1981). Pour ces derniers auteurs une "caste" est un groupe d'individus spécialisés dans des tâches fondamentales pour la colonie pendant une période de temps prolongée, et n'intervenant pas dans les tâches réalisées par d'autres groupes. Le terme de "sous-caste" est utilisé pour qualifier soit des groupes d'individus à l'intérieur de chaque caste, dont le comportement n'est pas complètement distinct, soit des groupes dont le comportement est intermédiaire entre deux castes. Les castes et sous-castes peuvent se distinguer en fonction de l'âge, de la taille ou simplement sur la base des différences individuelles. Dans toutes les espèces de fourmis, il existe des castes, la seule exception pourrait être *Amblyopone pallipes* où TRANIELLO (1978) n'a pas observé de castes ni de répartition spatiale, les larves se nourrissent toutes seules, le développement du cocon très long permet d'obtenir des adultes physiquement capables d'une grande variété de comportements. Chez *Pheidole dentata* WILSON (1976) a distingué les castes ouvrières formant un système discret: majors spécialisées dans la défense, et 3 castes de minors: (1) élevage des larves de 1er stade, soins aux oeufs, aux cocons et à la reine; (2) élevage des larves d'autres stades; (3) recherche de nourriture, creusement et défense. Chez *Atta sexdens*, cet auteur trouve en 1980 un système partiellement discret avec 4 castes: (1) éleveuses de la meule et nourrices, (2) généralistes à l'intérieur du nid, (3) pourvoyeuses qui creusent et (4) défenseurs. Les castes pourraient être divisées en groupes ergonomiques en fonction de l'âge, mais l'étude précise reste à faire. MIRENDA et WINSON (1981), dans leur analyse très détaillée du polyéthisme chez *Solenopsis invicta* ont montré l'existence de 2 castes principales: nourrices et pourvoyeuses. Les premières représentent 10 à 20% des ouvrières, les secondes 20 à 60% selon la taille de la colonie. Parmi les pourvoyeuses on reconnaît deux sous-castes: les plus grandes spécialisées dans la récolte des proies, les plus petites dans la collecte des liquides.

Enfin, il existe un 3ème groupe important (30 à 60 % des ouvrières) intermédiaire, hétérogène, composé d'ouvrières le plus souvent inactives et localisées à la périphérie du nid, formant une sous-caste de réserve, avec des individus disponibles à la demande. Dans les trois espèces étudiées par FRESNEAU et al. (1982) on retrouve les 3 groupes d'activités: nourrices, pourvoyeuses et intermédiaires. Chez *Neoponera* et *Myrmecina*, les pourvoyeuses sont peu nombreuses et les intermédiaires peu actives constituent une réserve d'ouvrières recrutables. Chez *Ectatomma* le polyéthisme est différent, les pourvoyeuses sont beaucoup plus nombreuses et il n'y a pratiquement pas de recrutement; la distribution des fourmis est parfaitement continue et représente un système de caste temporelle continue au sens de WILSON (1976). Le polyéthisme de *Lasius niger* semble s'apparenter à celui de *Solenopsis*, *Neoponera* et *Myrmecina* avec 2 castes fondamentales que nous avons déjà mis en évidence en étudiant uniquement l'approvisionnement et les soins au couvain (LENOIR 1979 a). On montre dans ce travail que les pourvoyeuses se différencient en 3 sous-castes: pourvoyeuses polyvalentes, transporteuses de matériaux et exploitrices. Le polyéthisme semble lié à une augmentation de l'efficacité spatiale de la colonie, comme le supposait WILSON (1976) pour *Pheidole*. Nos colonies de *Lasius* étant de jeunes colonies élevées dans un nid artificiel contenant une seule alvéole pour le couvain et la reine, des sous-castes de nourrices ne se justifient pas. Il serait intéressant de vérifier cette hypothèse d'optimisation avec des colonies à maturité.

2. Spécialisation et hyperactivité

En plus du polyéthisme d'âge, il peut s'établir une spécialisation parmi des individus d'âge voisin. On obtient ainsi un polyéthisme "concurrent" selon l'expression de WILSON (1976). Il est très fréquent parmi les pourvoyeuses, mais dans la plupart des cas il est associé au polymorphisme. L'existence de spécialistes parmi les pourvoyeuses a été observée dans quelques espèces: CAMMAERTS (1977) signale que l'approvisionnement en eau pure chez *Myrmica rubra* est réalisé par un petit nombre de pourvoyeuses effectuant des allers et retours répétés; chez *Lasius fuliginosus* on trouve trois types d'ouvrières qui coopèrent: les constructrices, les transporteuses de particules solides et les collectrices de miellat (MASCHWITZ et HÖLLDOBLER 1970); on a observé dans certaines colonies de *Tapinoma erraticum* des pourvoyeuses ayant une préférence marquée pour du miel, ou au contraire des proies (LENOIR 1979 b). Chez les abeilles et les bourdons on sait que les butineuses peuvent se spécialiser sur un type de fleurs (FREE 1963, 1970; HEINRICH 1976). Il existe une autre forme de spécialisation dans le milieu extérieur: la fidélité à une portion de territoire, bien connue chez *Lasius fuliginosus* (DOBZRAŃSKA 1966). Sur les pistes de fourmis rousses (*Formica r. rufa*) ROSENGREN (1971) a observé une fidélité de 65 à 100 % sur les pistes pendant quatre mois; elle est de 80 à 100 % sur 5 jours pour *F. obscuripes* (HERBERS 1977).

On connaît depuis les travaux de CHEN (1937a, b) sur *Camponotus japonicus* l'existence d'ouvrières hyperactives dans l'activité de creusement, un tel

élitisme a été observé aussi par COMBES (1937) et plus récemment par MEUDEC (1973) pendant le transport du couvain chez *Tapinoma erraticum*. Il a été retrouvé aussi dans les transports effectués lors du déménagement de la colonie chez *Formica fusca*, *F. sanguinea* et *Camponotus sericeus* (MÖGLICH et HÖLLDOBLER 1974, 1975) et *Myrmica rubra* (ABRAHAM 1980); dans l'activité locomotrice et le transport de matériaux chez *Lasius niger* et diverses autres espèces (VERRON 1976 a, b, c, d, 1977), le comportement agressif de *Myrmica laevinodis* (LE ROUX et LE ROUX 1979). Il est impossible de dire dans tous ces cas si les fourmis les plus actives pour un comportement sont des hyperactives en général ou des spécialistes de cette tâche uniquement.

Une certaine spécialisation semble exister même dans les espèces où il n'y a pas de polyéthisme marqué, comme le signale TRANIELLO (1978) chez *Amblyopone pallipes*.

La spécialisation se traduit sur les courbes de répartition de l'activité des ouvrières par des courbes exponentielles qui reflètent un phénomène aléatoire amplifié par des facteurs dont la nature peut être complexe. On peut imaginer des phénomènes d'élitisme, de fixation de tâche avec renforcement positif après une réussite, et aussi des phénomènes de compétition.

La composition des différentes courbes permet d'établir une distinction entre les tâches que WILSON (1980 chez *Atta*) appelle "flexibles", effectuées par des ouvrières de taille différente (par exemple le transport des nymphes) et des tâches "rigides" effectuées par des groupes d'ouvrières de même taille (par exemple les soins aux nymphes). Chez *Lasius* on retrouve parfaitement ce phénomène, avec un passage progressif entre les 2 extrêmes.

Généralement la distribution d'activité chez les insectes sociaux répond à une loi de Poisson. C'est le cas de la distribution des ouvrières d'*Oecophylla* sur l'aire de récolte (HÖLLDOBLER et WILSON 1978). La sortie des nids d'apides et de Vespides a été longtemps interprétée comme un phénomène de facilitation sociale jusqu'à ce que PLOWRIGHT (1979) montre qu'il s'agit d'un artefact statistique à partir d'un processus de Poisson non homogène en raison des rythmes d'activité. La répartition des contacts entre les ouvrières et la reine dans la ruche se fait aussi selon un processus de Poisson, il n'y a donc pas de spécialistes dans la distribution de la gelée royale (SEELEY 1979).

La courbe de distribution de l'activité totale des fourmis, indépendamment de la tâche, est log-normale, ce qui traduit un processus aléatoire: les potentialités individuelles seraient réparties au hasard entre les ouvrières. Comment peut-on passer d'un processus stochastique à des profils de type exponentiel pour des tâches particulières? Une modélisation basée sur la formulation d'hypothèses comme les phénomènes de renforcement permettra peut-être de répondre à cette question fondamentale pour comprendre l'organisation d'une société d'insectes.

Résumé

On a étudié le polyéthisme dans 5 jeunes colonies de *Lasius niger* comprenant au total 225 fourmis marquées individuellement. 24 paramètres com-

portementaux ont été relevés et traités par l'analyse des correspondances. Le premier facteur permet de distinguer, comme chez de nombreuses espèces de fourmis, les pourvoyeuses des nourrices avec de nombreux individus intermédiaires représentant un pool d'ouvrières disponibles. Le deuxième facteur sépare parmi les pourvoyeuses, les exploratrices et les transporteuses qui sont très spécialisées et d'autres pourvoyeuses polyvalentes. Dans ces petites sociétés, élevées dans un nid artificiel comportant une seule loge pour la reine et le couvain, il n'existe qu'une seule caste de nourrices, avec peut-être une sous-caste de soigneuses de cocons. La répartition des niveaux d'activité a été étudiée pour chaque tâche, elle est toujours exponentielle, avec un petit nombre d'ouvrières hyperactives. La pente des courbes est variable depuis des tâches très spécialisées (soins aux oeufs, transports de matériaux) jusqu'aux tâches impliquant la quasitotalité de la population (léchages interindividuels). Cependant la répartition de l'activité totale est log-normale. Cette contradiction semble indiquer que les potentialités individuelles se distribuent selon un processus stochastique, et que des facteurs divers renforcent l'expression de certaines tâches.

Zusammenfassung

Wir untersuchten die Arbeitsteilung in 5 jungen Kolonien von *Lasius niger* mit insgesamt 225 individuell markierten Ameisen. 24 Verhaltensparameter wurden notiert und korrespondenzanalytisch ausgewertet. Mit Hilfe des ersten Faktors lassen sich, wie bei vielen anderen Ameisenarten, Futtersammler und Brutpfleger unterscheiden; zahlreiche Zwischenformen stehen als Aushilfen zur Verfügung. Der zweite Faktor trennt hochspezialisierte Futtersammler, Kundschafter und Träger sowie allgemein brauchbare Futtersammler. In diesen kleinen Kolonien, die in Kunstnestern mit nur einer Kammer für Königin und Brut herangewachsen sind, gibt es nur eine Kaste von Brutpflegern, höchstens noch eine Untergruppe von Puppenpflegern. — Für jede Aufgabe wurde die Aktivitätsverteilung geprüft. Sie ist immer exponentiell, mit einer kleinen Anzahl übereifriger Arbeiter. Der Kurvenverlauf ist unterschiedlich, von sehr eng begrenzten Tätigkeiten (Eipfleger, Träger) bis zu ganz allgemein verbreiteten (gegenseitiges Belegen). Die Verteilung sämtlicher Aktivitäten ist jedoch log-normal. Dieser Widerspruch weist darauf hin, daß die individuellen Möglichkeiten zufällig verteilt sind und daß verschiedene Faktoren diese oder jene Spezialisierung fördern.

Remerciements

Ce travail a été possible grâce à la collaboration technique de R. JEGAT qui a construit le statif permettant le déplacement de la loupe binoculaire sur le champ d'observation. Nous remercions aussi J. C. MARDON qui a mis au point le programme d'analyse des correspondances, B. SORIN et A. DOLLA pour leur aide dans les calculs statistiques (Départements de Mathématiques et d'Informatique de l'Université de Tours), et J. L. DENEUBOURG (Université Libre de Bruxelles) pour la discussion des résultats.

Bibliographie

- ABRAHAM, M. (1980): Comportement individuel lors de déménagements successifs chez *Myrmica rubra* L. C. R. UIEIS Sct. Française, Lausanne, 1979, 17—19 • ALTMANN, J. (1974): Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 221—267 • ATAYA, H. (1980): Le comportement nécrophorique et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger* (L.). Thèse 3ème cycle, Univ. Rennes.
- BRANDÃO, C. R. F. (1978): Division of labor within the worker caste of *Formica perpilosa* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 85, 229—237.
- CAMMAERTS, M. C. (1977): Recrutement d'ouvrières vers une source d'eau pure ou sucrée chez la fourmi *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Biol. Behav.* 2, 287—308 • CHEN, S. C. (1937a): Social modification of the activity of ants in nest building. *Physiol. Zool.* 10, 420—436 • CHEN, S. C. (1937b): The leaders and followers among the ants in nest-building. *Physiol. Zool.* 10, 437—455 • COMBES, M. (1937): Existence probable d'une élite non différenciée d'aspect constituant les véritables ouvrières chez les *Formica*. C. R. Acad. Sc. Paris 204, 1674—1675 • CORN, M. L. (1980): Polymorphism and polyethism in the neotropical ant *Cephalotes atratus* (L.). *Insectes Sociaux* 27, 29—42.
- DOBZAŃSKA, J. (1966): The control of the territory by *Lasius fuliginosus* Latr. *Acta Biol. Exp.* 26, 193—218.
- FRESNEAU, D., J. GARCIA PEREZ et P. JAISSON (1982): Evolution of polyethism in ants; observational results and theories. *Proc. Symp. Social Insects in Tropics, Coyoac, Mexico 1980*, 129—155 • FREE, J. B. (1963): The flower constancy of honeybees. *J. Anim. Ecol.* 32, 119—131 • FREE, J. B. (1970): The flower constancy of bumblebees. *J. Anim. Ecol.* 39, 395—402.
- HEINRICH, B. (1976): The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Monogr.* 46, 105—128 • HERBERS, J. M. (1977): Behavioral constancy in *Formica obscuripes* (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 10, 485—486 • HÖLLDOBLER, B., et E. O. WILSON (1978): The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 19—60.
- LENOIR, A. (1977): Sur un nouveau test éthologique permettant d'étudier la division du travail chez la fourmi *Lasius niger* L. C. R. Acad. Sc. Paris 284, 2557—2559 • LENOIR, A. (1979a): Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger* L. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 113, 79—334 • LENOIR, A. (1979b): Feeding behaviour in young societies of the ant *Tapinoma erraticum* L.: Trophallaxis and polyethism. *Insectes Sociaux* 26, 19—37 • LENOIR, A., et J. C. MARDON (1978): Note sur l'application de l'analyse des correspondances à la division du travail chez les fourmis. C. R. Acad. Sc. Paris 287, 555—558 • LE ROUX, A. M., et G. LE ROUX (1979): Activité et agressivité chez des ouvrières de *Myrmica laevinodis* Nyl. (Hymenoptère, Formicides). Modification en fonction du groupement et de l'expérience individuelle. *Insectes Sociaux* 26, 354—363.
- MAC MAHAN, E. A. (1979): Temporal polyethism in termites. *Sociobiology* 4, 153—168 • MASCHWITZ, U., et B. HÖLLDOBLER (1970): Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr. *Z. Vergl. Physiol.* 66, 176—189 • MEUDEC, M. (1973): Note sur les variations individuelles du comportement de transport du couvain chez les ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. C. R. Acad. Sc. Paris 277, 357—360 • MEUDEC, M., et A. LENOIR (1982): Social responses to variation in food supply and nest suitability in ants (*Tapinoma erraticum*). *Anim. Behav.* 30, 284—292 • MIRENDA, J. T., et S. B. WINSON (1981): Division of labour and specification of castes in the red imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Anim. Behav.* 29, 410—420 • MÖGLICH, M., et B. HÖLLDOBLER (1974): Social carrying behavior and division of labor during nest moving in ants. *Psyche* 81, 219—236 • MÖGLICH, M., et B. HÖLLDOBLER (1975): Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.* 101, 275—288.

PLOWRIGHT, R. C. (1979): Social facilitation at the nest entrances of bumblebees and wasps. *Insectes Sociaux* 26, 223—231.

ROSENGREN, R. (1971): Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica*. *Act. Zool. Fenn.* 133, 1—106.

SEELEY, T. D. (1979): Queen substance dispersal by messenger workers in honeybee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5, 391—415 • SIEGEL, S. (1956): *Non Parametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill, Kogakusha.

TRANIELLO, J. F. A. (1978): Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science* 202, 770—772.

VERRON, H. (1976a): Note sur la stabilité de certains traits éthologiques chez les ouvrières de *Lasius niger*. *C. R. Acad. Sc. Paris* 283, 671—674 • VERRON, H. (1976b): Notes sur quelques caractéristiques éthologiques des ouvrières de diverses espèces d'Hyménoptères Formicidae: *Lasius flavus*. *C. R. Acad. Sc. Paris* 282, 659—661 • VERRON, H. (1976c): Note sur quelques caractéristiques éthologiques des ouvrières de diverses espèces d'Hyménoptères Formicidae: *Formica fusca*. *C. R. Acad. Sc. Paris* 283, 841—843 • VERRON, H. (1976d): Notes sur quelques caractéristiques éthologiques des ouvrières de diverses espèces d'Hyménoptères Formicidae: *Dendrolasius*. *C. R. Acad. Sc. Paris* 282, 581—583 • VERRON, H. (1977): Note sur la manifestation de traits éthologiques distinctifs chez les ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptère Formicidae) dans un comportement de transport de matériaux. *C. R. Acad. Sc. Paris* 285, 419—421 • VERRON, H., et S. BARREAU (1974): Une technique de marquage des insectes de petites tailles. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 108, 259—262.

WILSON, E. O. (1971): *The Insect Societies*. Belknap Press, Harvard, Cambridge • WILSON, E. O. (1976): Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1, 141—154 • WILSON, E. O. (1978): Division of labor in five ants based on physical castes (Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis*). *J. Kansas Entomol.* 51, 615—636 • WILSON, E. O. (1980): Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7, 143—156.

Adresse des auteurs: A. LENOIR et H. ATAYA, Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysologie, Faculté des Sciences, F-37200 Tours.