

**SUR LE TRANSPORT COLLECTIF DES PROIES
PAR *FORMICA POLYCTENA***

Par RÉMY CHAUVIN

(Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Strasbourg.)

J'ai étudié jadis (1950) le transport des proies par les ouvrières de *Formica polyctena*. Mais je ne m'intéressais pas alors à la tâche collective en tant que telle, et je m'étais borné à comparer la vitesse du transport des proies par la fourmi isolée et par deux, trois ou quatre fourmis. Dans ces conditions, il semble bien que les « attelages » à deux ou trois fourmis aboutissent à une accélération du transport que l'on peut baptiser, si l'on veut, du nom d'entraide.

Mais il faut bien comprendre que si le résultat est le même, le mécanisme intime de cette entraide n'a probablement rien à voir avec l'entraide chez l'homme, qui implique délibération consciente et coordination des efforts. Un travail de MEYER (1966), inspiré des considérations statistiques du mathématicien VON NEUMANN, place à mon avis le problème sous un éclairage correct. Les fourmis, plus que probablement, n'ont pas la moindre conscience des difficultés auxquelles elles se heurtent, ni des moyens de les surmonter : elles obéissent seulement à des tendances ou tropismes fort impératifs, dont la marge d'adaptation est petite et le nombre sans doute assez réduit. Déchiffrer

ces tendances élémentaires ne doit pas être trop difficile; cela doit être à peu près du même ordre que de déchiffrer les consignes d'une machine à calculer en n'en connaissant qu'imparfaitement la construction. Seulement, si une fourmi, une abeille ou n'importe quel autre insecte social manifestent individuellement un comportement qui semble stupide, comme RABAUD l'avait très justement observé, il n'est pas vrai du tout que chaque individu, comme le soutenait le même RABAUD, vive comme s'il était seul et sans se soucier des autres. Il se trouve relié au contraire à l'ensemble de la fourmilière ou de la ruche par toute une série de liens sensoriels subtils, très souvent chimiques, et dont nous ne connaissons que quelques-uns. C'est dans la *composition et l'interaction d'une série moyennement longue d'actes très simples* que réside à mon avis une grande partie du mystère des sociétés d'insectes : c'est ce qui explique que si la fourmi et l'abeille isolées se rangent parmi les plus sots et les plus désarmés des insectes, cependant la ruche ou la fourmilière, *dans leur ensemble*, sont capables d'étonnantes performances.

C'est donc la tâche collective qu'il faut

étudier, plutôt que les actions de la fourmi isolée, comme s'il s'agissait d'un insecte non social. Par exemple, faire parcourir un laby-

physiologiques. Les véritables tâches collectives s'observent au cours de la construction du nid (CHAUVIN, 1958, 1959 et 1960) et du transport collectif d'une proie trop lourde pour une seule ouvrière.

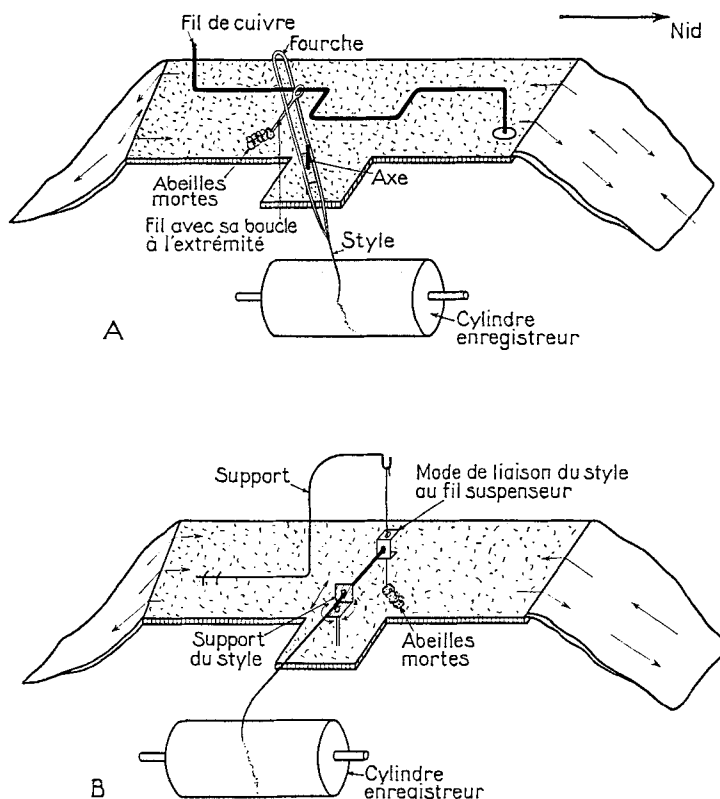


FIG. 1. — A, détail de l'appareil enregistreur; B, variante avec style à double effet (voir texte).

rinthe à une fourmi *isolée* n'offre probablement pas un intérêt essentiel ou plutôt risque de provoquer des artefacts spécifiques : car la fourmi étant coupée de son milieu habituel, c'est-à-dire de la foule de ses compagnes, ne peut plus du tout réagir normalement. C'est pourquoi j'ai essayé (1964) d'étudier le comportement d'un groupe de fourmis parcourant *ensemble* un labyrinthe. Mais il ne s'agit pas tellement, dans ce dernier travail, d'une tâche collective que d'une recherche de conditions d'observation plus

physiologiques. Les véritables tâches collectives s'observent au cours de la construction du nid (CHAUVIN, 1958, 1959 et 1960) et du transport collectif d'une proie trop lourde pour une seule ouvrière.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Comme pour les notes déjà nombreuses que j'ai consacrées à *Formica polyctena*, les expériences se sont déroulées en plein air, auprès de la fourmière K, qui fait partie du système de nids que j'étudie depuis nombre d'années ; elles couvrent cette fois-ci deux mois et demi, de fin juin à la mi-septembre 1967. Je présente aux fourmis quatre abeilles fraîchement tuées, liées les unes aux autres par un mince fil métallique qui leur traverse le thorax ; à l'autre extrémité du fil se trouve une boucle qui coulisse librement sur un fil de cuivre horizontal d'un millimètre de diamètre. On peut donner

au fil de cuivre différentes formes, donc proposer à l'attelage de fourmis différents obstacles et constituer ainsi des sortes de labyrinthes très simples que les ouvrières doivent franchir en remorquant leurs proies. Une fourche constituée de fils métalliques minces et rigides et articulée sur un axe vertical passe de part et d'autre du fil qui porte les proies : les fourmis ne peuvent les déplacer sans entraîner la fourche, et par là même le style enregistreur fixé à son extrémité (voir fig. 1, A). On obtient donc une

courbe qui correspond au parcours du « labyrinthe » de cuivre. Elle se heurte à quelques difficultés d'interprétation, par exemple dans le cas représenté dans la figure, où le fil de cuivre présente deux coudes à angle droit : pendant qu'elles les franchissent, les fourmis agissent sur une portion de la fourche plus rapprochée de l'axe; alors le rayon de la courbe que décrit l'extrémité du style enregistreur est plus petit, ce qui se marque par une inflexion du tracé; il ne faut donc pas oublier que les coordonnées de la courbe ne sont plus les mêmes à un certain moment. Mais en réalité, comme nous le verrons, la difficulté est plutôt théorique, et dans la pratique on peut souvent la négliger. Ajoutons enfin que l'appareil est disposé à l'extrémité d'une piste très peuplée, à quelques dizaines de centimètres du dôme, là où l'activité des fourmis est très grande.

RÉSULTATS

Le parcours 2 représenté sur la figure est le seul qui présente pour les fourmis une difficulté réelle. Les n° 1 et 4 (fig. 2) sont franchis tellement vite que leur étude ne présente pas d'intérêt. Mais le n° 3 est infranchissable, et nous verrons pourquoi tout à l'heure. Ce qui va suivre se rapporte donc au parcours n° 2.

La phase préliminaire. — Comme je le faisais remarquer en 1950, lorsque les fourmis rencontrent une proie, par exemple les abeilles attachées au fil, elles commencent par s'assembler autour et par l'inspecter en la mordillant; j'ai décrit cette phase préliminaire en 1950 et je n'y reviendrai pas. On peut noter toutefois un certain nombre de particularités supplémentaires. Ici, la proie (quatre abeilles attachées ensemble) est très volumineuse par rapport à ce que capturent d'habitude les fourmis. De plus, la fixation au fil de cuivre par l'intermédiaire

de la boucle limite les possibilités de déplacement latéral; et lorsque la proie s'est trouvée remorquée jusqu'au premier coude, le déplacement longitudinal, vers le nid, se trouve de plus arrêté. Ceci paraît modifier sensiblement le comportement des fourmis. La phase d'inspection préliminaire est très longue, 3 ou 4 heures, et cède rapidement la place au dépeçage. Toutes les expériences commençaient entre huit et neuf heures du matin. Les têtes et abdomens des abeilles étaient détachés et emportés vers 13 h

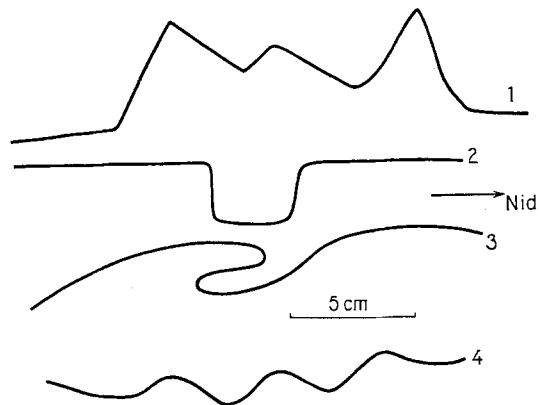


FIG. 2. — Diverses formes des fils de cuivre employés dans les expériences.

lorsqu'il faisait beau et chaud et seulement vers 16 h par temps frais ou humide. Pendant ce temps, la masse des abeilles et des fourmis restait à peu près complètement immobile. Cela tient bien à la limitation imposée des mouvements de la proie, car : a) si l'on présente aux fourmis une « brochette » de 4 ou 5 abeilles maintenues ensemble par un fil métallique, *mais non fixées au fil de cuivre*, alors le transport prend place presque immédiatement; b) si l'on présente aux fourmis des abeilles qui ont déjà été léchées et dépecées, et dont il ne reste plus guère que les thorax, la phase de transport commence aussitôt.

Le dépeçage et le début de la traction. — Ce comportement pose des problèmes, car on ne comprend pas pourquoi le dépeçage une fois commencé ne se poursuit pas jusqu'à la fin. Bien que les thorax des abeilles soient plus fortement sclérifiés que le reste du corps, les fourmis arrivent pourtant à

VIN, 1950), que les fourmis déposent sur leurs proies une certaine substance qui permet le transport immédiat et coupe court à la phase d'exploration préliminaire. Il semble donc qu'on puisse admettre qu'une certaine concentration suffisamment élevée de cette substance commande impérative-

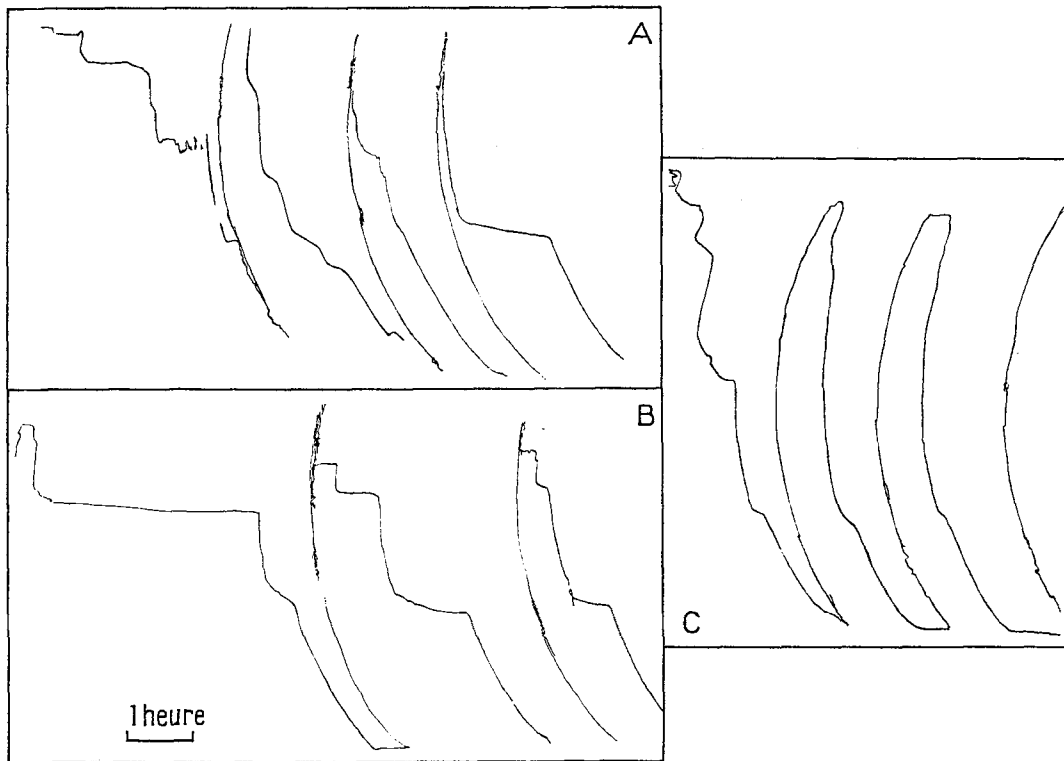


FIG. 3. — A et B, inscriptions du 21 et du 27 août; cas où toutes les fourmis sont enlevées avant la remise de la proie et de la fourche au point de départ (cette remise au point de départ correspond à la remontée de la courbe vers le haut du graphique); C, trois parcours du labyrinthe n° 1.

les mettre en pièces, pour peu que l'expérience se prolonge. C'est même la raison pour laquelle j'ai jugé utile de leur présenter quatre abeilles à la fois; lorsqu'on n'accroche au fil qu'une ou deux abeilles le dépeçage va trop vite et tout se trouve soulevé emporté avant le début de la phase de traction. Nous savons, d'autre part (CHAU-

ment le transport (ou excite aussi l'activité diffuse, car au bout de quelques heures (fig. 4) les tractions deviennent effectivement plus nombreuses, mais dans tous les sens). Il paraît probable qu'au bout de deux à trois heures de contact permanent, les sécrétions buccales des fourmis se concentrent sur la proie beaucoup plus qu'au début.

Le caractère collectif de la tâche. — Le but essentiel de ce travail étant d'étudier le travail collectif et non le travail individuel, il importe de souligner que le nombre de fourmis attelées aux abeilles varie de 3 à 6; détourner de la proie et même de s'en éloigner de quelques millimètres. Mais elles y reviennent ensuite et restent même accrochées par leurs mandibules aux débris d'abeilles lorsque je soulève le fil porteur.

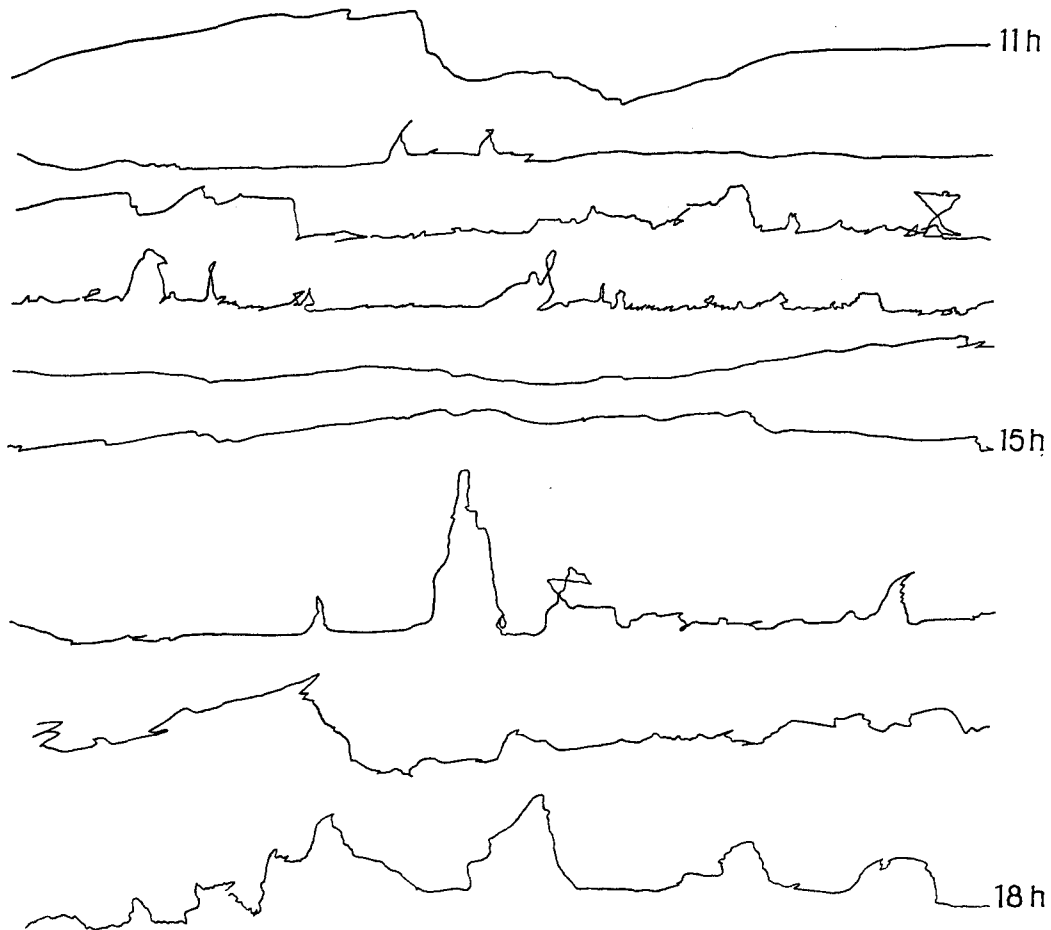


FIG. 4. — Inscriptions du 29 août; style à deux degrés de liberté. Chaque ligne correspond à 52 minutes d'inscription; début à 11 heures.

elles sont bien plus nombreuses, une quinzaine environ, pendant la phase de dépeçage. Un certain nombre abandonne la traction au bout de peu de temps. D'autres manifestent une très grande persistance; il leur arrive toutefois de quitter leur tâche, de se

Le franchissement des coudes. — On ne peut pas dire que le premier soit plus difficile à franchir que le second; ceci est variable suivant les jours; il est plus important de s'interroger quant au mécanisme du franchissement. Avouons d'abord que les

tentatives du groupe de fourmis paraissent alors aussi incoordonnées et illogiques que l'avait remarqué RABAUD : *mais les coudes sont cependant franchis, et, somme toute, assez vite*. J'ai eu rapidement le sentiment que toute la difficulté venait de la *forme même des coudes* qui opposent deux fois de suite à la traction un obstacle perpendiculaire à la marche; si l'obstacle est oblique (fig. 2, 1 et 4), nous avons vu au contraire qu'il est franchi immédiatement. Il paraît donc probable que le sens des tractions n'est pas aléatoire, comme il le paraît pour l'observateur non aidé des appareils enregistreurs. Si l'on supposait par exemple une grande prédominance des tractions dans la direction du nid, quelques rares tractions dans le sens perpendiculaire, et de plus rares encore dans le sens opposé au nid, on pourrait rendre aisément compte de la difficulté des divers labyrinthes.

L'enregistrement au style à double effet. — Pour vérifier ces hypothèses, j'ai dû construire un appareil légèrement différent du premier (fig. 1, B). Ici, les abeilles sont suspendues à un point fixe, mais le fil suspenseur coulisse librement dans une pièce métallique en forme de U horizontal, liée au style inscripteur. Ce style n'est pas astreint à tourner uniquement dans le plan horizontal autour d'un axe vertical comme dans le premier dispositif : il peut coulisser librement sur un support, lui-même mobile autour d'un axe vertical (ce double mouvement est indiqué par des flèches sur la figure 1, B). Dans ces conditions, on observe sur le graphique deux types d'accidents : 1° des oscillations parallèles au grand axe du cylindre enregistreur : elles correspondent à des déplacements de la proie vers le nid ou en sens inverse; 2° des oscillations perpendiculaires au grand axe du cylindre, qui caractérisent les déplacements de la proie perpendiculairement à la direction du nid.

Remarquons que sur la figure 4, les lignes horizontales correspondent à une traction vers le nid; les accidents qui remontent franchement vers le haut, et qu'il faut interpréter comme une traction en sens opposé, sont rares et en général ne se prolongent pas bien longtemps : j'en ai tenté une évaluation qui ne peut être que grossière : ils occupent 60 cm sur 208 cm de tracé total. Les « becs », qui signifient des tentatives en sens perpendiculaires à la direction du nid, sont plus rares encore : je n'en vois guère que 26, tous très brefs. On comprend alors pourquoi le labyrinthe n° 3 ne peut être franchi : il demande la combinaison improbable de mouvements latéraux et, surtout, de retours en arrière de longue durée.

Y a-t-il apprentissage ? — C'est une question fort importante, mais différente de celle qu'on a l'habitude de se poser à ce propos, car il s'agit d'un *apprentissage collectif* : l'équipe, dans son ensemble, perfectionne-t-elle par l'usage sa manière de faire franchir les obstacles à la proie ? Quelques faits semblent le donner à penser : ainsi, près de la fourmilière K_I, le franchissement du labyrinthe à double coude a été bien lent les premiers jours et ne s'est accéléré qu'au bout de quatre à cinq jours (il est vrai qu'il s'est réalisé au contraire immédiatement auprès de la fourmilière K_{II}). D'autre part, les premières courbes de la journée présentent généralement une pente bien plus faible que les suivantes; mais cela tient seulement à la longueur de la période de léchage et dépeçage et nous avons vu qu'une proie déjà léchée et dépecée entraîne le transport immédiat.

Mais une expérience permet de douter de l'existence de l'apprentissage. Pendant deux jours, les 21 et 27 août, avant chaque remise de la proie et du style au point de départ, j'ai brossé soigneusement toutes les fourmis qui se trouvaient sur le plateau et j'ai tué les équipes encore accrochées aux proies.

Les résultats d'une manœuvre aussi brutale sont quasiment nuls, et c'est même pendant ces deux jours là que j'ai obtenu quelques-unes de mes plus belles courbes de transport. Il ne me paraît donc pas démontré jusqu'ici qu'il y ait apprentissage, ou transmission d'un message aux autres fourmis.

CONCLUSION

Ainsi donc, nous devons conclure que le transport des proies, *tout au moins dans ces conditions* (v. plus loin), relève uniquement, non pas de l'entraide ou d'un apprentissage, mais d'une somme d'actes incoordonnés les uns par rapport aux autres. Toutefois, l'incoordination n'est pas complète et l'agitation des fourmis ne peut se ramener à un mouvement brownien. D'abord il existe une *direction préférentielle* et très fortement marquée, vers le nid; ensuite, il s'y ajoute une réaction d'un tout autre ordre, en soi parfaitement adaptée, qui est le *dépeçage de la proie qu'on ne peut déplacer librement* (je ne dis pas de la proie trop lourde, puisque nous avons vu qu'une brochette très volumineuse, mais non attachée au fil de cuivre, est transportée d'emblée). Enfin, un *facteur chimique* intervient par sa présence et sans doute surtout par sa concentration : il induit une excitation généralisée, mais avec toujours une orientation préférée, celle qui correspond au nid.

D'autre part, MEYER, étudiant le transport des proies et le rôle des obstacles chez *polyctena*, mais avec liberté complète des déplacements, distingue, lui aussi (dans un travail expérimental en cours de publication dans cette revue), un facteur « *dispersion* », reflétant la probabilité de voir les fourmis tirer une proie dans une direction autre que celle de la fourmilière. Mais il existerait dans tout problème de transport de proie et en interaction avec ce premier facteur, un deuxième facteur, que MEYER

appelle « *proximité de la fourmilière* », reflétant la plus ou moins grande difficulté qu'éprouvent les fourmis à s'orienter, selon la distance les séparant du nid. Si les hypothèses émises par MEYER au sujet de ces deux facteurs sont correctes, on peut prédire que des expériences analogues à celles décrites ici donneraient de meilleurs résultats lorsque l'appareil est situé à une distance moyenne de la fourmilière que lorsqu'il en est tout près ou, au contraire, très loin. C'est là une vérification que nous entreprendrons prochainement.

Au cours d'une très fine analyse du comportement de transport chez *Pheidole crassinoda*, *Formica lugubris* et *Myrmica rubra et laevinodis*, Sudd (1960 et 1965) a parfaitement discerné les problèmes du transport en groupe. Il procède à une analyse plus poussée que celle que j'avais effectuée en 1950, où j'avais adopté, somme toute, un point de vue brutalement pragmatique: correspond à une entraide, quel que soit le sens précis qu'on veuille donner à ce mot, tout processus qui aboutit à une accélération de la rapidité du transport par le groupe comparé à l'ouvrière isolée. Je conviens, avec Sudd, qu'une telle manière de voir escamote certains problèmes : il est vrai que chaque fourmi essaie de se placer par rapport à la proie dans une certaine position; et pour peu que plusieurs ouvrières abordent la proie dans des zones différentes ou opposées (ce qui arrive continuellement), on doit aboutir, et on aboutit effectivement, à des blocages. Sudd fait appel à juste titre au concept de « *dominance de traction* », que cette dominance soit due à une plus grande taille, une plus grande robustesse, ou simplement à une plus grande activité générale. Une de ces conclusions doit être citée textuellement, parce qu'elle concorde exactement avec ce que je conclus moi-même. « Lorsque l'obstacle est plus complexe, il ne semble pas y avoir de relation entre la direction de la poussée et la nature de l'obs-

tacle. La fourmi tire dans plusieurs directions jusqu'à ce qu'elle en trouve une... qui arrive à libérer la proie. » Il me semble toutefois que l'analyse de SUDD s'oriente dans une voie sans espoir : le processus de la combinaison d'efforts partiellement aléatoires et de leur résultat n'est pas élucidable par la seule analyse éthologique. Il relève plutôt des techniques de simulation et doit employer les ordinateurs. C'est d'ailleurs dans cette direction que j'ai orienté mon collaborateur MEYER.

Tout ceci nous laisse entrevoir des techniques et des types de coordination bien différents de ce qu'imagineraient des hommes confrontés à une tâche analogue; soulignons toutefois la surprenante efficacité du travail des fourmis, et le fait qu'elle est vraisemblablement atteinte avec le minimum de consignes et de tissus nerveux pour chaque ouvrière.

RÉSUMÉ

Un groupe de fourmis tire facilement des proies très lourdes glissant sur un fil métallique; on présente un moyen d'enregistrer automatiquement la réaction. Lorsqu'un coude du fil fait obstacle au transport, les ouvrières dépècent en partie les proies, puis reprennent les essais de traction. Le franchissement de l'obstacle est opéré au moyen de tractions en partie aléatoires, mais avec une forte direction préférentielle du côté du nid. En outre, un facteur chimique, déposé par les fourmis sur la proie, excite beaucoup l'activité. Il n'y a probablement pas d'apprentissage.

SUMMARY

A group of *Formica polyctena* can be induced very easily to pull on several dead bees fastened together and sliding along a copper wire, and a method for recording this reaction is given. When a bend hinders the transport towards the nest, the workers cut up the prey then pull on again. The crossing of the hindrance is achieved by means of chance pullings to and fro, but with a strong preferential direction towards the nest. Furthermore, a chemical factor laid down by the workers on the prey, releases a strong excitation of general activity and tractions. There is probably no learning.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAUVIN (R.), 1958. — Le comportement de construction chez *Formica rufa*. *Ins. Soc.*, **5**, p. 273-286. — 1950. Le transport des proies chez les fourmis. Y a-t-il entraide? *Behaviour*, **11**, p. 249-256. — 1959. Contribution à l'étude de la construction du dôme chez *F. rufa*. *Ins. Soc.*, **6**; La construction du dôme chez *F. rufa*. III. *Ibid.*, **6**, p. 307-311. — 1960. Facteur d'asymétrie et facteurs de régulation dans la construction du dôme chez *F. rufa*. *Ibid.*, **7**, p. 201-205. — 1963. L'apprentissage par équipes chez *F. polyctena*. *C. R. Acad. Sc.*, **257**, p. 2731-2733. — 1964. Expériences sur « l'apprentissage par équipe » du labyrinthe chez *F. polyctena*. *Ins. Soc.*, **XI**, p. 1-20. — 1965. Comportement des fourmis devant un obstacle « infranchissable ». *Ins. Soc.*, **XII**, p. 59-62.
- MEYER (J. A.), 1966. — Essai d'application de certains modèles cybernétiques à la coordination chez les Insectes sociaux. *Ins. Soc.*, **XIII**, p. 127-138. — 1968. Etude du transport de proies déposées sur une piste de *Formica polyctena*. *Ins. Soc.* (sous presse).
- SUDD (J. H.), 1960. — The transport of prey by an ant, *Pheidole crassinoda* Emery. *Behaviour*, **16**, p. 295-308. — 1965. The transport of prey by ants. *Behaviour*, **25**, p. 234-271.