

PRODUCTION ET CONSOMMATION DE GRAINES
EN MILIEU SAHÉLO-SOUDANAIEN AU SÉNÉGAL
LES FOURMIS, *MESSOR GALLA*

D. GILLON (1), F. ADAM (2) et B. HUBERT (3)

(1) L.A. n° 258, Laboratoire de Zoologie, E.N.S., 46, rue d'Ulm, F 75230 Paris Cedex 5

(2) Laboratoire de Zoologie Appliquée, O.R.S.T.O.M., B.P. 1386, Dakar, Sénégal

(3) Unité d'Ecodéveloppement, I.N.R.A., La Minière, F 78280 Guyancourt

Reçu le 8 juin 1983.

Accepté le 15 novembre 1983.

RESUME

La récolte des fourmis granivores *Messor galla* a été suivie pendant deux ans et demi, dans un milieu sahélo-soudanien où les graines sont produites une fois par an, à l'issue d'une courte saison des pluies, en quantités limitées et variables selon les années.

La récolte des fourmis est très saisonnière. En début de saison sèche, lorsque les nouvelles graines de l'année arrivent à maturité, les fourmilières récoltent intensément et montrent une nette préférence pour certaines graines qu'elles mettent en réserve. Leur activité décroît ensuite et reste faible et irrégulière tout le reste de l'année ; elles ramènent alors essentiellement les graines les plus abondantes du milieu environnant leur nid.

Les récoltes annuelles des fourmilières étudiées ont varié, selon la taille des colonies, de 3×10^5 à 4×10^6 graines, et de 1 à 19 kg. Dans un quadrat suivi plus précisément, les fourmis ont récolté successivement chaque année en 1978-79, 1979-80 et 1980-81, 4, 5, puis 4 kg/ha de graines, ce qui a représenté 0,4, 1,7, puis 0,5 % de la production annuelle de graines par la végétation herbacée. En 1978-79, 3 colonies étudiées ne semblaient pas avoir stocké dans leurs nids plus d'une année de récolte.

La récolte des fourmis a varié dans le temps et dans l'espace en fonction des disponibilités du milieu entourant leur nid. Cette plasticité semble être une réponse adaptée à la variabilité saisonnière et interannuelle des disponibilités alimentaires.

SUMMARY

**Seed production and consumption in a Sahelo-Soudanian woodland savanna
in Senegal : the harvester ant, *Messor galla***

Seed harvesting by the ant *Messor galla* has been followed over a 2.5-year period in a woodland savanna of the sahelo-soudanian zone, where seeds are produced only once a year, in restricted and fluctuating numbers following a short rainy season.

Ants harvesting was highly seasonal. At the onset of the dry season, when new seeds were available, the ants harvested very intensively and exhibited a clear choice of some seeds they stored in their underground granaries. Their activity decreased thereafter and remained low and irregular: the ants mainly collected the most abundant seed species found in their nest vicinity.

The yearly total collected ranged between 3.10^5 and 4.10^6 seeds for each colony studied (1 to 19 kg in fresh weight). In an area studied more precisely in 1978-79, 1979-80 and 1980-81, the ants harvesting amounted to 4, 5 and 4 kg ha⁻¹ yr⁻¹, which represented respectively 0.4, 1.7 and 0.5 % of the annual herbaceous seed production. In 1978-79, 3 studied colonies did not seem to have stored in their nest more than one annual harvest.

Ants harvesting varied in space and in time, according to the available resources around their nests. This adaptability is considered to be an effective adjustment to a fluctuating food supply.

INTRODUCTION

Dans les régions arides du monde, les graines sont souvent la seule forme vivante de la végétation herbacée pendant les longues périodes sèches. Les fourmis granivores y sont en général nombreuses et jouent un rôle important par leur impact sur les graines (CARROL et JANZEN, 1973; STRADLING, 1978; WHITFORD, 1978 a; BROWN, REICHMAN et DAVIDSON, 1979; LUDWIG et WHITFORD, 1981; WAGNER et GRAETZ, 1981).

Des études réalisées sur les graines et leurs consommateurs dans les régions subdésertiques des U.S.A. montrent clairement que les fourmis granivores rivalisent par leur biomasse et leur consommation avec les autres granivores du milieu, et en particulier les rongeurs (BROWN *et al.*, 1975; PULLIAM et BRAND, 1975; BROWN et DAVIDSON, 1977; MARES et ROSENZWEIG, 1978; BROWN, DAVIDSON et REICHMAN, 1979; INOUE *et al.*, 1980).

Seuls quelques auteurs ont tenté d'estimer l'impact des fourmis granivores sur le milieu en comparant leur consommation aux graines disponibles: aux U.S.A. (TEVIS, 1958); BOX, 1960; ROGERS, 1974; WHITFORD et ETTERS HANK, 1975; WHITFORD, 1978 b), au Sénégal (DOUMBIA, 1977) et en Australie (BRIESE, 1974).

Par contre, des études ont été réalisées sur de nombreuses espèces de fourmis granivores qui permettent d'avoir une bonne idée de leur régime alimentaire (*cf.* la revue des régimes alimentaires des fourmis granivores dans les milieux désertiques, de REICHMAN *et al.*, 1979), parfois même de la quantité des différentes espèces de graines récoltées. Cependant ces études ne permettent pas de mesurer l'importance relative des prélèvements, ni le rôle exact joué par ces fourmis dans le milieu.

Peu de travaux ont été consacrés aux *Messor*, et en particulier à *M. galla*. DOUMBIA (1977) a fait une première approche quantitative de leur impact sur le milieu étudié ici et son travail a servi de base à nos recherches.

LÉVIEUX et DIOMANDÉ (1978) ont suivi, en saison sèche, leur récolte dans le nord de la Côte-d'Ivoire.

Dans le cadre plus général d'une étude sur les graines et leurs consommateurs dans un milieu sahélo-soudanien au Sénégal (GILLON *et al.*, 1983), nous estimons ici la récolte des graines par les fourmis *Messor galla* et nous la comparons aux graines disponibles. La production de graines est étudiée par KAHLEM (1983), l'impact des oiseaux par ADAM *et al.* (en préparation), et celui des rongeurs par MORO et HUBERT (1983).

LIEU D'ETUDE

Ces recherches ont été effectuées dans la « forêt » classée de Bandia au Sénégal (14°35'N 17°01'W). Le climat, de type aride, est caractérisé par une longue saison sèche d'octobre à juin et une courte saison de pluies de juillet à septembre. L'isohyète de Bandia est de 570 mm, mais la pluviométrie est très variable d'une année à l'autre, en répartition et en quantité : 616 mm en 1978, 596 mm en 1979 et 350 mm en 1980.

La végétation, de type sahélo-soudanien, est caractérisée par une strate ligneuse peu dense. La strate herbacée est surtout composée d'espèces annuelles dont l'abondance relative est très variable dans l'espace et dans le temps. Au cours de la période d'étude, dans les milieux suivis, l'espèce dominante était la légumineuse *Cassia tora*.

Les espèces herbacées n'ont en général qu'une seule période de production de graines chaque année. En juin-juillet, dès les premières pluies, la plupart des graines germent. La végétation herbacée se développe pendant la courte saison des pluies et se dessèche à partir de septembre-octobre. Les premières graines apparaissent à partir du mois d'août, mais la majorité parvient à maturité au début de la saison sèche, en octobre-novembre. Certaines graines, comme celles de *Cassia tora*, restent sur pied et ne tombent au sol que peu à peu tout au long de l'année.

Deux quadrats de 4 hectares chacun ont été délimités, sur lesquels la consommation de graines par les fourmis *M. galla*, les oiseaux granivores et les rongeurs a été simultanément mesurée pendant la période d'étude. Des relevés de graines au sol y ont été régulièrement effectués au cours des années 1978-79 et 1979-80. On trouve en moyenne sur le sol et selon l'année de 256 à 335 kg/ha de graines d'espèces herbacées et de 10 à 30 kg/ha de graines d'arbres ou d'arbustes dans le quadrat C (QC) et 340 à 469 kg/ha de graines d'espèces herbacées et 19 à 30 kg/ha de graines d'arbres dans le quadrat A (QA).

Des relevés de graines ont également été effectués dans deux autres milieux complètement découverts, appelés milieux B et D. On y compte sur le sol, en moyenne et selon l'année, respectivement 338 à 435 kg/ha et 183 à 356 kg/ha de graines d'espèces herbacées, soit des quantités très équivalentes à celles trouvées dans le QA et le QC.

Enfin, la production de graines par la végétation herbacée du QC a été mesurée à la fin de la saison des pluies 1978, 1979 et 1980.

MATERIEL ET METHODES

L'étude des fourmis sur le terrain s'est déroulée de décembre 1978 à avril 1981 (avec une interruption en janvier 1981).

Dans la « forêt » de Bandia, la densité des fourmilières de *M. galla* varie de 0,25 à

1,30/ha selon les milieux. 21 nids ont été suivis pendant cette étude : tous ceux situés sur le QC (n°s 8, 9 et 10) et sur le QA (14, 15 et 16) et d'autres localisés dans les milieux B et D. Le rythme d'activité et la récolte des graines ont été étudiés sur les fourmilières proches du camp, dites fourmilières-témoin (n°s 1 à 10 et 17 à 21), mais seule la récolte des graines a été suivie chez les autres.

Les fourmilières de *M. galla* ont un rythme nyctéméral d'activité extérieure. Les fourmis sortent généralement le soir, à des heures différentes selon les saisons, et s'activent autour du nid. Elles peuvent ou non former une, parfois deux ou trois colonnes de récolte pendant plusieurs heures consécutives dans la nuit. La récolte se termine en général le matin et on observe une phase diurne de repos pendant laquelle aucune manifestation extérieure n'est visible.

Deux fois par mois, l'état d'activité des fourmilières-témoin a été noté toutes les deux heures pendant 24 heures consécutives. On obtient ainsi, pour chaque période de 15 jours, un spectre de l'activité journalière de chaque fourmilière et on peut ainsi calculer la durée moyenne des sorties de récolte pour les fourmilières actives (Ts).

Chaque fourmilière ne récolte pas toutes les nuits. Pour estimer la fréquence des sorties de récolte, l'activité des fourmilières-témoin a été notée à 22 heures et 8 heures pendant 4 jours consécutifs, deux fois par mois. Le rapport entre le nombre de fourmilières trouvées en activité de récolte à 22 h et/ou 8 h pendant ces 4 jours et le nombre total d'observations (nombre de fourmilières observées \times 4 jours) donne une estimation de la fréquence moyenne des sorties de récolte pour chaque période de 15 jours (Fs).

A partir de la durée (Ts) et de la fréquence (Fs) moyennes des sorties nocturnes de récolte, on peut estimer, pour chaque période de 15 jours, le temps moyen de récolte par fourmilière et par jour : $Tr = TsFs$.

Deux fois par mois, un échantillon comportant toutes les graines rapportées par les ouvrières pendant 10 minutes est prélevé à l'arrivée de la ou des colonnes de récolte de chacune des fourmilières étudiées. Ces échantillons sont considérés comme représentatifs de l'intensité de récolte (I) de chacune des fourmilières étudiées, c'est-à-dire du nombre ou du poids de graines récolté en moyenne par unité de temps et par fourmilière en activité. La composition spécifique des échantillons est également considérée comme représentative des graines récoltées pendant la période de 15 jours.

L'intensité de récolte rapportée au temps moyen de récolte par jour donne une estimation du nombre et du poids moyens de graines récoltées par fourmilière et par 24 heures, pour chaque période de 15 jours : $Q = ITr$.

RESULTATS

I - Evolution saisonnière de la récolte

Durée des sorties de récolte

Les fourmis récoltent essentiellement la nuit, pendant un temps variable au cours de l'année. La *figure 1* montre, à titre d'exemple, l'évolution du rythme nyctéméral d'activité extérieure de la fourmilière n° 8, située dans le QC. Ce rythme est cependant souvent perturbé pendant la saison des pluies par les aléas météorologiques : si le ciel est très couvert ou s'il pleut, les fourmis peuvent récolter en plein jour.

Au début de la saison sèche, d'octobre à janvier, les sorties sont les plus longues, durant en moyenne de 9 à 14 heures par jour (*fig. 2 a*), certaines colonies récoltant même parfois pendant 18 à 22 heures consécutives. Pendant

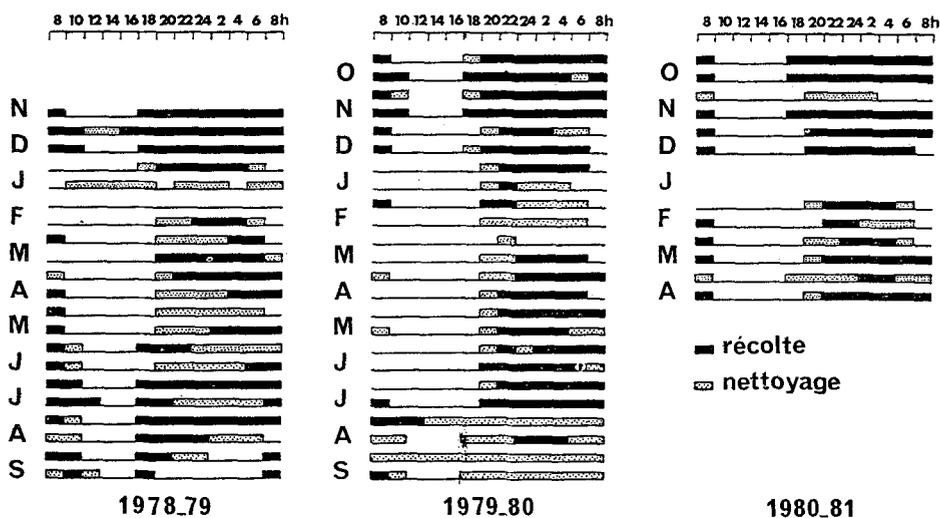


Fig. 1. — Evolution du rythme nyctéméral d'activité de la fourmilière n° 8, située sur le QC. Aucune mesure n'a été faite en janvier 1981.

Fig. 1. — Changes of the nycthemeral aboveground activity of colony n° 8, located in the QC. No measure was made in January 1981.

tout le reste de l'année, la récolte est irrégulière et dure en moyenne 4 à 9 heures par jour.

Fréquence des sorties de récolte

Les fourmilières ne récoltent pas tous les jours et la fréquence des sorties de récolte varie selon les saisons, de façon très comparable à leur durée, ce qui signifie qu'à certaines périodes de l'année, les fourmis récoltent longtemps et souvent, tandis qu'à d'autres elles sortent rarement et brièvement (fig. 2 b).

A l'exception de novembre 1978, les sorties de récolte sont fréquentes au début de la saison sèche : les colonies sortant en moyenne 2 à 3 jours sur 4. Le reste de l'année, l'activité des colonies est plus irrégulière, présentant souvent une phase de repos entre janvier et mars et une nette diminution en août-septembre, à la fin de la saison des pluies.

Temps moyen de récolte

Le temps moyen de récolte (Tr), calculé à partir de la durée des sorties de récolte (Ts) et de leur fréquence (Fs), est maximum au début de la saison sèche, d'octobre à décembre-janvier, lorsque les graines disponibles sont les plus abondantes : il varie de 5 à 10 heures par jour et par fourmilière (fig. 2 c).

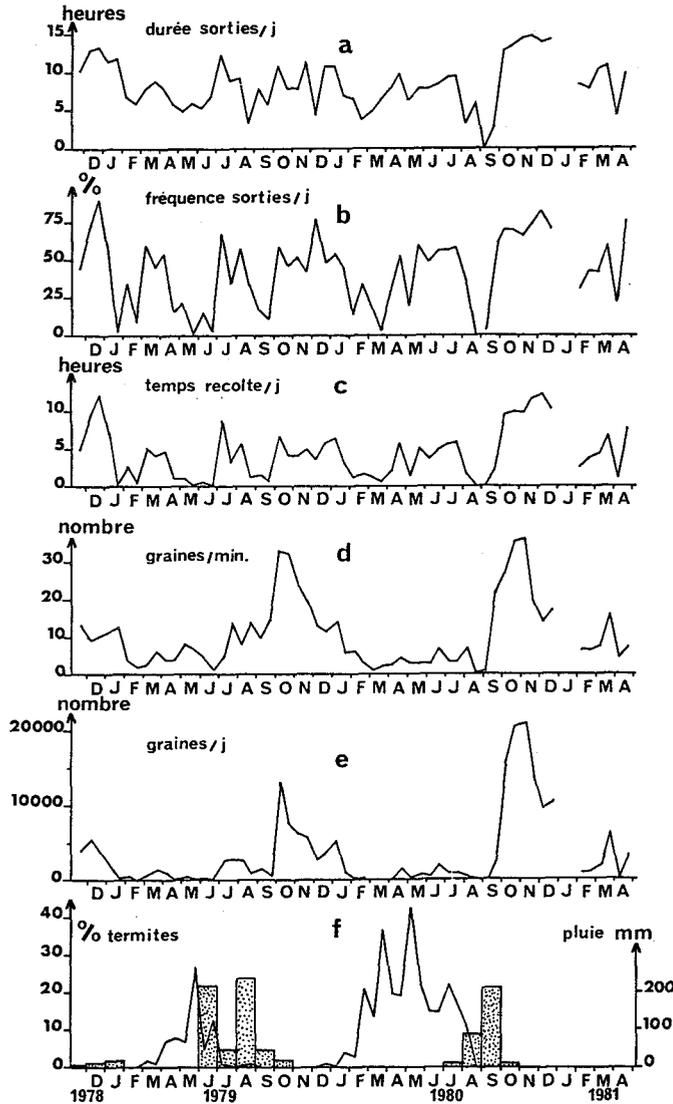


Fig. 2. — Récolte des fourmilières, suivie 2 fois par mois (sauf en janvier 1981). a : durée moyenne des sorties journalières de récolte (Ts) ; b : fréquence moyenne des jours de sortie de récolte par fourmilière (Fs) ; c : temps moyen de récolte par jour et par fourmilière (Tr) ; d : intensité moyenne de récolte (I), soit le nombre moyen de graines rapporté au nid par minute de récolte et par fourmilière ; e : quantité moyenne de graines récoltées par jour et par fourmilière (Q) ; f : pourcentage moyen de termites dans les récoltes et pluviométrie mensuelle en mm (histogramme).

Fig. 2. — Ant colonies foraging, checked twice a month (except in January 1981). a : mean duration of the daily foraging activity per active colony (Ts) ; b : mean frequency of foraging days per colony (Fs) ; c : mean duration of daily harvesting per colony (Tr) ; d : mean foraging intensity (I), expressed as the mean number of seeds brought back to the nest per minute and per colony (Q) ; e : quantity of seeds harvested per day and per colony (Q) ; f : mean percentage of termites in the harvests and monthly rainfall (histogram).

Entre janvier et mars, les colonies sont moins actives, certaines cessent même leur récolte. Le temps moyen de récolte par fourmilière s'abaisse à 1 à 4 heures par jour.

A partir de mars ou d'avril, on assiste à une reprise très irrégulière de l'activité de l'ensemble des nids. Le temps moyen de récolte reste cependant faible : entre 1 à 5 heures par jour. Puis les sorties s'espacent et s'abrègent

en août-septembre, à la fin de la saison des pluies. Le temps moyen de récolte n'est plus que de 1 heure par jour.

Intensité de récolte

L'intensité de récolte (I), exprimée par le nombre ou le poids moyens de graines rapportées au nid par unité de temps et par fourmilière active, varie selon les saisons comme le temps moyen de récolte.

La récolte est intense au début de la saison sèche, en octobre-novembre : 30 graines en moyenne par minute (*fig 2 d*), puis diminue en décembre et janvier. De février à juin, les ouvrières rapportent en moyenne 1 à 8 graines par minute et par fourmilière (exceptionnellement 16 graines/mn en mars 1981). Pendant la saison des pluies 1979, l'intensité de récolte augmente légèrement aux environs de 10 graines par minute. Elle est par contre restée faible pendant la saison des pluies 1980.

Quantité de graines récoltées par jour

Pour chaque période de 15 jours, l'intensité de récolte (I) couplée au temps moyen journalier de récolte (Tr) fournit une estimation du nombre et/ou du poids moyen de graines récoltées quotidiennement (Q).

En moyenne, chaque fourmilière a récolté 8 000 à 13 000 graines par jour en octobre 1979 et 13 000 à 20 000 graines en octobre et novembre 1980, ce qui représente environ 30 à 35 grammes de graines par jour. Pendant le reste de la saison sèche, la quantité de graines rapportée aux nids est beaucoup plus faible : en moyenne 3 000 à 4 000 graines par jour et par fourmilière en décembre 1979 et 10 000 environ en décembre 1980, soit 10 à 20 grammes/jour. De février à juin, les fourmis sortent peu, brièvement et irrégulièrement, la récolte reste en moyenne assez faible, avec une période un peu plus active en mars-avril chaque année (*fig. 2 e*).

A l'arrivée de la saison des pluies 1979, malgré un regain d'activité, la récolte est restée assez faible (2 000 à 3 000 graines par jour, soit un poids de 10 grammes) en raison de la pauvreté en graines du milieu. Cette récolte se ralentit ensuite jusqu'en septembre. Pendant la saison des pluies 1980, les fourmilières ont surtout récolté de grosses graines, ce qui représente environ 15 grammes par jour.

D'une façon générale, on constate qu'en période d'abondance de graines (début de saison sèche), les fourmis récoltent préférentiellement de petites graines et de plus grosses graines en fin de saison sèche (juin 1979, juillet 1980).

Prédation sur les termites

Les termites constituent une part non négligeable du régime alimentaire de *M. galla*, comme chez tous les granivores étudiés dans la forêt de Bandia.

Le nombre moyen de termites collectés par fourmilière est faible en période de récolte intense de graines : de 10 à 20 par jour. Ce nombre

augmente de mars-avril à juillet-août, surtout en 1980 où, à certaines périodes, plus de 300 termites sont rapportés par jour en moyenne à chaque colonie. Le total annuel collecté par fourmilière a été de 5 000 termites de décembre 1978 à novembre 1979, et de 30 000 termites de décembre 1979 à novembre 1980, soit 6 fois plus. En période de pénurie de graines, à la fin de la saison sèche, les termites ont représenté jusqu'à 25 % des récoltes en 1979 et 30 à 40 % en 1980 (*fig. 2 f*).

II - Estimation de la quantité annuelle de graines récoltées par les fourmilières

La quantité de graines récoltées par les fourmilières-témoin a été estimée à partir des données obtenues pour chaque nid : le temps moyen de récolte a été calculé à partir du rythme d'activité de chaque colonie et combiné aux échantillons pris sur chacune d'elles. Pour les autres fourmilières (signalées par un astérisque dans le *tableau I*), l'estimation a été faite à partir du temps moyen de récolte calculé sur l'ensemble des fourmilières-témoin, combiné aux échantillons pris sur chacune des fourmilières concernées.

Les récoltes annuelles des colonies étudiées ont ainsi été estimées entre 3×10^5 à 4×10^6 graines, et 1 à 19 kg (soit une variation de 1 à 15).

Dans le cas des fourmilières actives pendant les deux années successives étudiées (n° 6, 8, 13, 15 et 16), on constate des récoltes très comparables d'une année à l'autre. La quantité de graines récoltées par une fourmilière semble dépendre essentiellement de la taille de la colonie (*tableau I*).

Tableau I. — Estimation du nombre et du poids de graines récoltées annuellement par chaque fourmilière étudiée. * valeurs estimées à partir du temps moyen de récolte calculé sur les fourmilières-témoin.

Table I. — Yearly total (number and weight) of the seeds collected by each colony studied. * calculated values based on the mean daily harvesting duration of the colonies observed more closely.

N° fourm.	Nombre de graines		Poids (kg)		Milieu
	12/78-11/79	12/79-11/80	12/78-11/79	12/79-11/80.	
8	3 072 000	2 870 000	14,8	13,8	C
*12	1 660 000		19,4		D
6	2 310 000	2 316 000	7,4	5,4	B
7	2 017 000		9,2		C
*11	1 259 000		9,7		D
*13	715 000	983 000	6,6	9,7	D
18		3 825 000		2,5	B
5	1 032 000		3,0		B
19		1 725 000		5,0	B
17		1 256 000		2,5	B
10	778 000		3,6		C
*15	689 000	733 000	3,9	1,6	A
*16	473 000	511 000	3,1	2,3	A
2	280 000		1,3		B

On peut ainsi classer les colonies étudiées en 4 groupes selon leur récolte annuelle :

- les fourmilières qui ont récolté entre 10 et 20 kg de graines/an, soit 1,7 à 3 millions de graines (n° 8 et 12) ;
- les fourmilières qui ont récolté entre 5 et 10 kg de graines par an, soit 0,7 à 2,3 millions de graines (n° 6, 7, 11 et 13) ;
- les fourmilières qui ont récolté moins de 5 kg de graines (de 2,5 à 5 kg), mais plus de 1 million de graines (n° 5, 17, 18 et 19) ;
- les fourmilières qui ont récolté moins de 5 kg de graines par an (de 1,3 à 3,9 kg) et moins de 1 million de graines (0,3 à 0,8) (n° 2, 10, 15 et 16).

DOUMBIA (1977), a mesuré une récolte annuelle de 5,8 kg de graines par une colonie de *M. galla* dans la même « forêt » de Bandia, valeur correspondant, selon nos résultats, à la récolte d'une colonie de taille moyenne.

III - Les fourmis et le milieu

Importance du prélèvement de graines par les fourmis

Sur les 4 ha du QC, 3 fourmilières étaient actives au début de l'étude ; 2 fourmilières ont récolté pendant la première année (n° 8 et 10), la fourmi-

Tableau II. — Estimation du poids de graines récolté chaque année (d'octobre à septembre) par les fourmis des 2 quadrats d'étude QA et QC, de 4 ha chacun. Sur le QC, estimation du pourcentage, récolté par les fourmis, de la production annuelle de graines des espèces herbacées. ϵ : kg/ha < 0,05.

Table II. — Total weight of seeds yearly collected (from october to september) by the ants in two quadrats, QA and QC (4 ha each). In QC, % of the annual herbaceous seed production taken by ants. ϵ : less than 0.05 kg/ha⁻¹.

	1978-79	1979-80	1980-81	
QA	Récolte fourmilière n° 15 en kg	6,2	2,4	2,0
	Récolte fourmilière n° 16 en kg	2,8	3,4	1,4
	Total récolté en kg	9,0	5,8	3,4
	Total récolté en kg/ha	2,3	1,5	0,9
	graines espèces ligneuses kg/ha	0	ϵ	ϵ
graines espèces herbacées kg/ha	2,3	1,5	0,9	
QC	Récolte fourmilière n° 8 en kg	13,0	17,3	15,0
	Récolte fourmilière n° 10 en kg	4,5	2,7	0,1
	Total récolté en kg	17,5	20,0	15,1
	Total récolté en kg/ha	4,4	5,0	3,8
	graines espèces ligneuses kg/ha	0,7	ϵ	0,1
graines espèces herbacées kg/ha	3,7	5,0	3,7	
Production graines espèces herbacées kg/ha	1 061	286	803	
% récolté par les fourmis	0,4 %	1,7 %	0,5 %	

lière n° 9 ayant rapidement cessé toute activité. La fourmilière n° 10 a montré un net ralentissement de sa récolte au cours de la seconde année et a cessé toute activité extérieure au cours de la troisième année. Au total, les fourmis ont récolté 17,5 kg de graines en 1978-79, 20 kg en 1979-80 et 15,1 kg en 1980-81 sur l'ensemble du QC. Sur ces 4 ha, la production de graines d'espèces herbacées a été estimée à 4 245 kg en 1978, 1 142 kg en 1979 et 3 212 kg en 1980 (Kahlem, 1983). La récolte des fourmis sur ce quadrat a donc représenté respectivement chaque année 0,4 %, 1,7 % et 0,5 % de la production annuelle de graines par les espèces herbacées (*tableau II*).

Parmi les 3 fourmilières comptées au début de l'étude sur le QA, également de 4 ha, l'une (n° 14) a rapidement disparu tandis que les deux autres (n° 15 et 16) sont restées actives, mais leur récolte est restée assez faible en raison de la petite taille de ces colonies. Au total, les fourmis ont récolté sur ce QA 9 kg de graines en 1978-79, 5,8 kg en 1979-80 et 3,4 kg en 1980-81.

Choix des graines par les fourmis

Les graines disponibles au sol ont été échantillonnées pendant 2 ans dans 4 milieux (A, B, C et D). Dans chacun d'eux, on a choisi une fourmilière restée active pendant toute la durée de l'étude (n° 15, 6, 8 et 13). La comparaison entre les spectres de récolte annuels de ces colonies et les graines disponibles au sol dans le même milieu permet d'avoir une idée du choix effectué par les insectes (*fig. 3*). L'interprétation doit cependant rester prudente car on compare la récolte des fourmis qui prospectent une zone limitée autour de leur nid (dans un rayon de 10 à 100 m) à la disponibilité moyenne, au cours de l'année, des graines au sol sur l'ensemble du milieu (10 relevés de 400 cm² dans chaque milieu tous les mois en 1978-79 et tous les 2 mois en 1979-80).

La proportion des différentes graines disponibles varie considérablement selon les milieux et l'année; la composition des récoltes des différentes colonies reflète cette variabilité avec, cependant, beaucoup de points communs.

Dans l'ensemble, les fourmis récoltent les graines les plus abondantes du milieu dans lequel est situé leur nid. A deux exceptions près, celles d'*Achyranthes* (n° 6 dans la *figure 3*) dans les récoltes du nid n° 6 en 1979-80 et de *Mitracarpus* (n° 22) dans celles du nid n° 13 en 1978-79, toutes les graines abondantes dans un milieu, qui représentent plus de 10 % du poids total de graines trouvées au sol au cours d'une année, sont récoltées par la fourmilière située dans ce milieu et constituent au moins 1 % de sa récolte annuelle.

Ainsi, les graines de la Légumineuse *Cassia tora* (n° 1), qui sont les plus abondantes dans tous les milieux étudiés (représentant 34 à 76 % du poids de graines au sol en 1978-79 et 26 à 45 % en 1979-80), constituent une part importante, parfois essentielle, des récoltes des fourmis (7 à 60 % de leur récolte annuelle en 1978-79, 6 à 24 % en 1979-80).

Les autres graines fréquentes, celles de Graminées (n° 2) dans les milieux A, B et D, de la Composée *Acanthospermum* (n° 4) dans les milieux A, B et C,

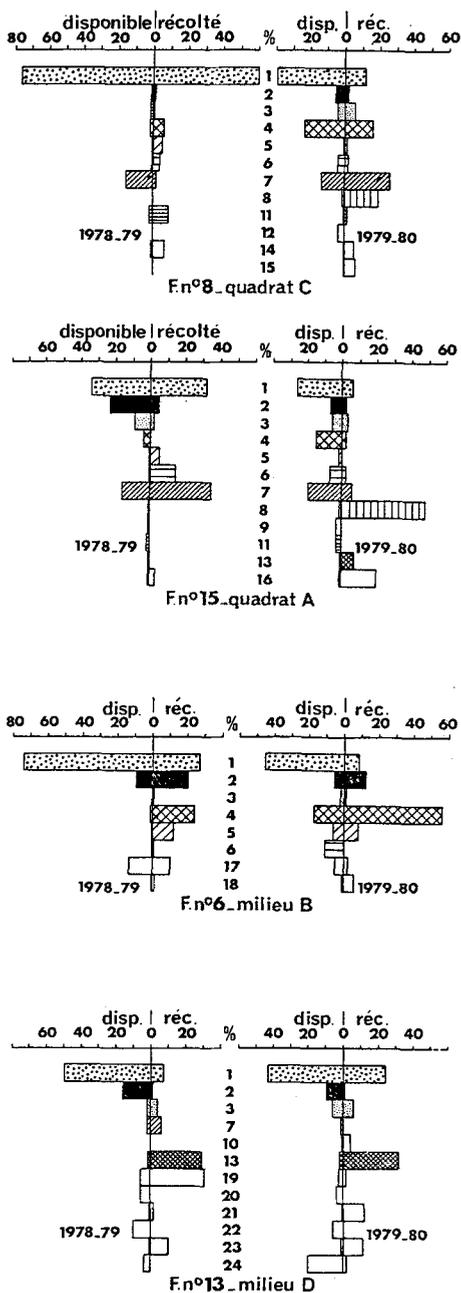


Fig. 3. — Composition, en % de poids, des récoltes annuelles des fourmières comparée à l'importance relative, en % de poids, des graines disponibles du milieu dans lequel ces colonies sont situées. Seules sont représentées les graines les plus abondantes qui représentent ensemble au moins 90 % du poids total récolté par des colonies ou des graines disponibles au sol. 1 : *Cassia tora* (Leguminos.); 2 : Graminées ; 3 : *Ipomea* spp. (Convolvul.); 4 : *Acanthospermum hispidum* (Compos.); 5 : *Trianthema portulacastrum* (Ficoid.); 6 : *Achyranthes aspera* (Amaranth.); 7 : *Merremia aegyptiaca* (Convolvul.); 8 : *Blainvillea gayana* (Compos.); 9 : *Corchorus* spp. (Tiliac.); 10 : *Zornia glochidiata* (Leguminos.); 11 : *Grewia bicolor* (Tiliac.); 12 : *Phyllanthus niruri* (Euphorb.); 13 : *Commelina* spp. (Commelin.); 14 : *Desmodium tortuosum* (Leguminos.); 15 : *Æschynomene indica* (Leguminos.); 16 : *Rhynchosia minima* (Leguminos.); 17 : *Indigofera suffruticosa* (Leguminos.); 18 : *Tribulus terrestris* (Zygophyl.); 19 : *Indigofera astragalina* (Leguminos.); 20 : *Indigofera berraultiana* (Leguminos.); 21 : *Sesbania* sp. (Leguminos.); 22 : *Mitracarpus scaber* (Rub.); 23 : *Hibiscus diversifolius* (Malv.); 24 : *Borreria* spp. (Rub.).

Fig. 3. — Composition, in % weight, of the yearly total harvested by 4 colonies, as compared with the relative abundance (in % weight) of the available seeds found in the area. For each colony, only the most abundant seeds are pictured totalising at least 90 % of the total collected or available in the area.

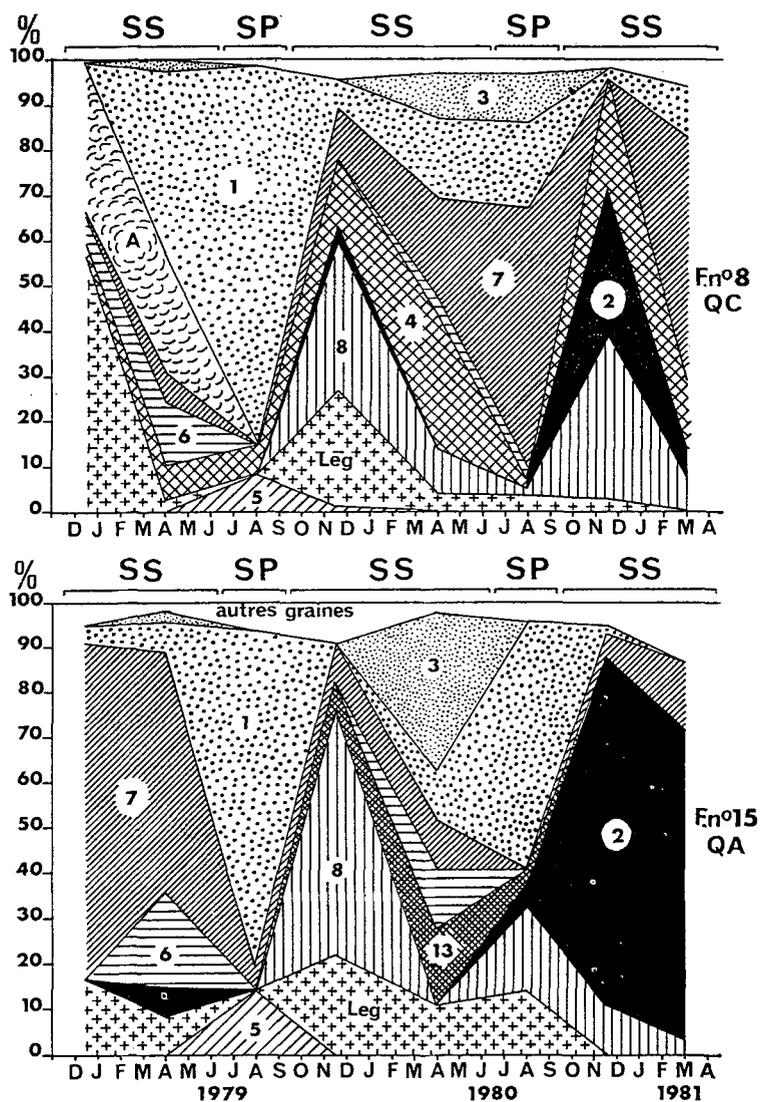


Fig. 4. — Evolution saisonnière de la composition des récoltes des fourmières 8, 15, 6 et 13, en % du poids total récolté à chaque saison : début de saison sèche (d'octobre à janvier), fin de saison sèche (de février à juin) et saison des pluies (juillet à septembre). SS : saison sèche, SP : saison des pluies. Les numéros correspondent aux espèces figurant dans la figure 3. Leg : graines de Légumineuses (sauf *Cassia tora*), A : graines d'arbres ou d'arbustes.

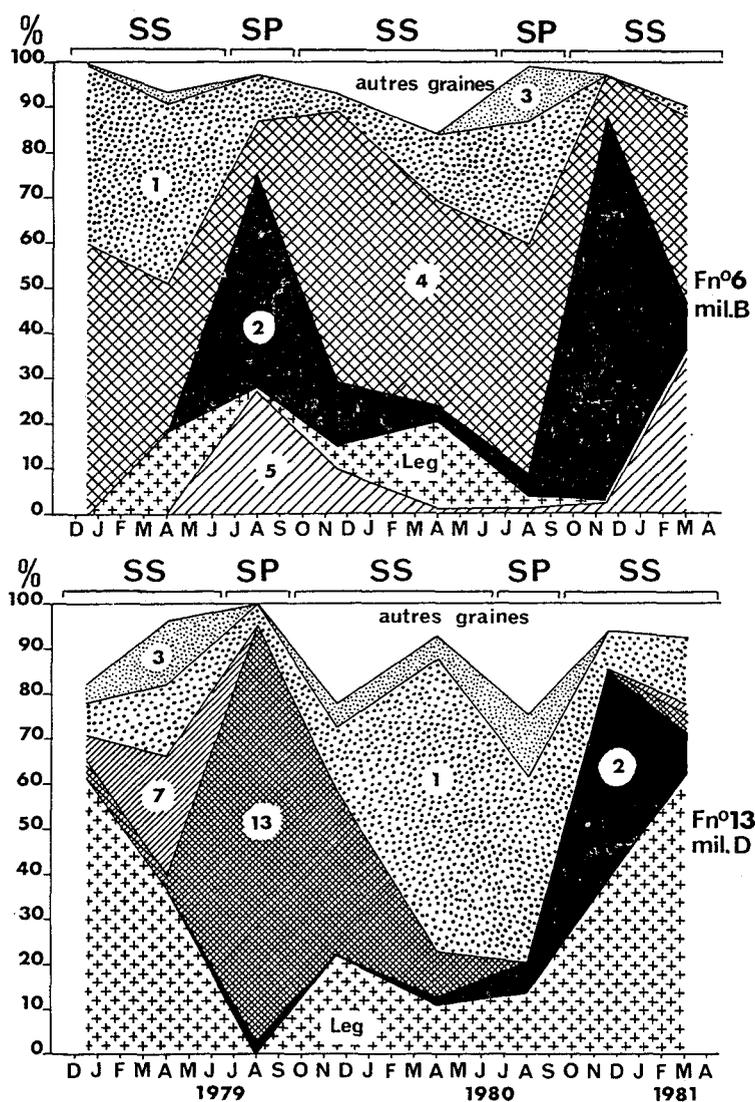


Fig. 4. — Seasonal changes of the seeds proportions in the harvests of colonies 8, 15, 6 and 13, in % weight, collected during each period : first part of the dry season (october to january), second part of the dry season (february to june) and rainy season (july to september). SS : dry season, SP : rainy season. Numbers indicate seeds species of the figure 3. Leg : Leguminous seeds (except *Cassia tora*), A : seeds of trees.

de la Convolvulacée lianescente *Merremia* (n° 7) dans les milieux A et C, celles de la Légumineuse *Indigofera suffruticosa* (n° 17) dans le milieu B, sont toutes récoltées par les fourmis et représentent dans la plupart des cas, avec celles de *Cassia*, la majeure partie de leurs récoltes annuelles.

En plus, les fourmis semblent sélectionner certaines graines dont l'importance dans leur récolte est nettement plus grande que dans le milieu environnant. C'est le cas des graines de *Trianthema* (n° 5) qui, souvent rares en 1978-79, constituent une part non négligeable de la récolte des fourmilières 6, 8 et 15 cette année-là. Celles de *Blainvillea* (n° 8) sont abondamment récoltées en 1978-79 par les colonies 8 et 15. Les graines de *Commelina* (n° 13) avec celles d'*Hibiscus* (n° 23) constituent la majeure partie des récoltes de la fourmilière n° 13 pendant les 2 années étudiées. Enfin, toute une série de graines de Légumineuses sont appréciées des fourmis : *Desmodium* (n° 14) et *Aeschynomene* (n° 15) par la colonie 8, *Rhynchosia* (n° 16) par la colonie 15, *Indigofera astragalina* (n° 19) et *Sesbania* (n° 21) par la colonie 13.

Par contre, les graines de 2 espèces de Rubiacées, *Mitracarpus* (n° 22) et *Borreria* (n° 24) qui sont pourtant fréquentes dans le milieu D, sont délaissées par les fourmis de la colonie 13.

Les fourmis, tributaires d'une zone limitée autour de leur nid, adaptent donc leur récolte en fonction des disponibilités du milieu.

Evolution saisonnière de la composition des récoltes

La composition des récoltes est donc propre à chaque colonie puisqu'elle dépend des graines disponibles dans l'entourage de chaque nid. Son évolution dans le temps présente cependant des traits communs (fig. 4).

Dès l'apparition des graines de certaines espèces à cycle court, *Trianthema* (n° 5), Graminées (n° 2) et *Commelina* (n° 13), les fourmis les récoltent : dès le mois d'août en 1979 en raison des pluies précoces cette année-là ; à partir d'octobre en 1980, à la suite d'une saison des pluies tardive.

Lorsque la majorité des graines arrive à maturité, entre octobre et février, les fourmis récoltent des graines de Légumineuses (sauf *Cassia*) et de *Blainvillea* (n° 8) lorsqu'elles sont présentes (colonies 8 et 15 en 1979).

Pendant tout le restant de l'année, jusqu'à l'arrivée à maturité des nouvelles graines de l'année suivante, les récoltes des fourmis s'enrichissent progressivement en graines de *Merremia* (7), *Acanthospermum* (4), *Cassia tora* (1) et *Ipomea* (3). Ces graines constituent même, entre juillet et septembre, l'essentiel des récoltes si les nouvelles graines ne sont pas encore disponibles (en 1980) ou rares (milieux C et A en 1979).

La récolte des fourmis est donc essentiellement opportuniste : elle reflète l'évolution des disponibilités de l'environnement de leur nid. Elles récoltent intensément les graines de Graminées, de *Commelina*, de *Trianthema* et de *Blainvillea* dès qu'elles sont mures, puis se rabattent ensuite sur les graines les plus fréquentes au fur et à mesure que les disponibilités et les choix

diminuent. D'une année à l'autre, les récoltes diffèrent en fonction de la nouvelle distribution des graines dans le milieu : ainsi en 1980, la saison des pluies brève et faible a favorisé les plantes à cycle court, et en particulier les Graminées (on a noté 2 fois plus de pieds de Graminées à la saison des pluies 1980 que l'année précédente sur le QC) ; leurs graines ont en effet constitué, en 1980-81, la majeure partie des récoltes des 4 fourmilières étudiées (fig. 4).

IV - Les réserves des nids

Fourmilières étudiées et méthodes

Les réserves souterraines de 3 fourmilières, toutes situées dans le milieu B, ont été prélevées au cours de trois saisons différentes : l'une (n° I) au mois de novembre 1978, donc au début de la saison sèche ; la seconde (n° II) en avril 1979, en fin de saison sèche ; la troisième (n° III) en août 1979 (saison des pluies). Cette dernière est l'une des fourmilières-témoin suivies depuis novembre 1978.

Chaque fourmilière est creusée en partant des entrées principales et selon la direction des plus grosses galeries jusqu'à ce qu'on ne trouve plus de fourmis, ni de graines. Toutes les poches de graines sont recueillies dans des sacs plastiques. On obtient ainsi un mélange terreux très riche en graines qui est d'abord tamisé, puis les graines sont isolées par flottaison dans un liquide dense (solution saturée de CO_2K). Elles sont ensuite lavées, séchées et enfin triées par espèce. Cette méthode permet en principe de recueillir la totalité des graines stockées dans une fourmilière, mais elle est imprécise et longue, le relevé durant plusieurs jours et le tri plusieurs semaines.

Cette technique étant destructrice, les résultats proviennent de fourmilières différentes et ne sont donc pas exactement comparables entre eux.

Les réserves des 3 nids étudiés

Les quantités de graines stockées sont très inégales : 265 g dans la fourmilière I, 4 954 g dans la II et 433 g dans la III, soit des valeurs variant de 1 à 19. Il est en effet probable que les réserves d'une colonie évoluent au cours de l'année ; de plus, la quantité annuelle récoltée dépend vraisemblablement de la taille de la colonie, comme nous l'avons observé (elle a varié de 1 à 15 chez les fourmilières étudiées).

On peut remarquer cependant que la plus grande quantité de graines trouvée dans les stocks (5 kg), recueillie en pleine saison sèche, ne dépasse pas les estimations annuelles des récoltes des plus grosses fourmilières pendant cette même année (19 kg, voir *tableau I*) ; la plus faible valeur (265 g), trouvée au début de la saison sèche, est nettement moins élevée que la récolte annuelle de la plus petite des fourmilières étudiées (1 300 g). *A priori*, les

stocks trouvés dans les fourmilières en 1978-79 ne dépassaient donc pas les possibilités d'une année de récolte.

Le stock de la fourmilière I, obtenu au début de la saison sèche, est constitué essentiellement de graines prélevées en saison des pluies : *Trianthema* (n° 5) et *Cassia* (n° 1) (fig. 5 a).

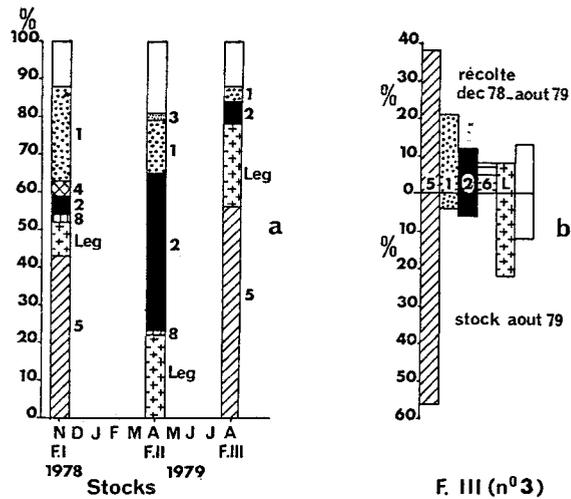


Fig. 5. — Les réserves des nids. a : composition des réserves des 3 fourmilières étudiées I, II et III, toutes situées dans le milieu B ; b : composition des réserves de la fourmilière III comparée à celle de ses récoltes depuis mi-décembre 1978 jusqu'à l'ouverture du nid en août 1979 (récoltes dont le poids est équivalent à celui du stock de graines trouvé dans le nid). Les numéros correspondent aux espèces figurant dans la figure 3. Leg : graines de Légumineuses (sauf *Cassia tora*).

Fig. 5. — Seeds from underground granaries : a : seeds stored in the underground granaries of 3 study nests I, II and III, all located in site B ; b : seeds found in the granary of the nest III as compared with the harvest of this colony from december 15th 1978 up to the digging in august 1979 (period during which the total weight harvested was equal to the weight of the stored seeds found in the nest). Numbers indicate seeds species of the figure 3. Lég : Leguminous seeds (except *Cassia tora*).

Le stock de la fourmilière II, prélevé en fin de saison sèche, reflète par sa composition la récolte durant le début de la saison sèche : soit une prédominance de graines de Graminées (n° 2), de Légumineuses et une proportion plus faible de graines de *Cassia*. Il faut noter la rareté des graines habituellement récoltées à cette saison dans le milieu B (*Acanthospermum*, *Achyranthes*), et l'absence des graines de *Trianthema*, pourtant dominantes dans les réserves trouvées en novembre.

Le stock de la fourmilière III, prélevé en saison des pluies, est caractérisé par la prédominance des graines de *Trianthema* et de Légumineuses, et la rareté des autres graines, en particulier de Graminées, dominantes dans le

stock précédent. Ces réserves semblent donc constituées d'une part du reliquat des graines de Légumineuses stockées pendant l'année, d'autre part de l'acquisition récente des graines de *Trianthema*.

Comparaison entre la récolte et les réserves de la fourmilière III

La fourmilière III, dont les réserves ont été prélevées en août 1979, est une des fourmilières-témoin (n° 3) dont les récoltes ont été suivies depuis novembre 1978.

Si on compare la quantité de graines trouvée dans les réserves aux récoltes de la colonie, on constate que ces réserves (433 g de graines) correspondent au total de graines récoltées en 8 mois de récolte, depuis mi-décembre 1978 (soit 431 g).

Si on compare la composition des réserves et celle des récoltes effectuées par cette fourmilière depuis la mi-décembre jusqu'à l'ouverture de son nid, on constate que (*fig. 5 b*) :

- Les réserves accumulées en août sont plus riches que les récoltes en graines de *Trianthema* qui ont été rapportées au nid pendant la période précédant immédiatement son ouverture ;
- elles sont plus riches également en graines de Légumineuses ; elles auraient donc été sélectivement stockées depuis le début de la saison sèche ;
- elles sont moins riches en graines de *Cassia*, de Graminées et d'*Achyranthes*, lesquelles ont vraisemblablement été consommées au cours de l'année par les fourmis.

Interprétation

D'après ces observations, il semble que les réserves des nids en 1978-79 ne correspondent pas à plus d'une année de récolte.

Cette année-là, tout se passe comme si les fourmis du milieu B emmagasinaient, dès la saison des pluies, les premières graines disponibles de l'année, *Trianthema*, avec en plus les vieilles graines de l'année précédente encore disponibles de *Cassia*. Au début de la saison sèche, les fourmis stockeraient essentiellement des graines de Légumineuses et de Graminées et utiliseraient les graines précédemment stockées de *Trianthema*. Pendant tout le reste de la saison sèche, elles consommeraient les autres graines au fur et à mesure de leur récolte puis les graines de Graminées mises en réserve. En fin de saison sèche, il ne resterait plus dans les nids que les graines de Légumineuses.

Les fourmis consommeraient donc en premier les graines de *Trianthema*, d'*Acanthospermum*, d'*Achyranthes*, puis les graines de Graminées et de *Cassia*, et enfin celles de Légumineuses. Peut-être peut-on mettre en relation l'ordre dans lequel sont consommées les graines avec leur morphologie. Les plus encombrantes seraient consommées les premières : les graines de *Trianthema*

enfermées dans leur enveloppe ligneuse, celles d'*Acanthospermum* dont le tégument est couvert de grandes épines, celles d'*Achyranthes* avec leurs enveloppes longues et nombreuses. A l'inverse, les graines lisses et arrondies de Graminées, stockées sans leurs glumes, puis celles de Légumineuses restent en réserve plus longtemps et sont consommées plus tard.

DISCUSSION

Le comportement de récolte des fourmis *Messor galla* se caractérise par sa plasticité. Ces fourmis sont nocturnes pendant toute la saison sèche, lorsque les amplitudes nycthémérales de la température et de l'humidité sont élevées, mais la récolte devient diurne dès que les conditions climatiques le permettent : pendant la saison des pluies, lorsque le ciel est couvert ou pendant une faible pluie. De nombreux auteurs ont en effet montré que l'activité des fourmis granivores dans les pays secs était en grande partie réglée par la température à la surface du sol, l'humidité atmosphérique et l'intensité lumineuse (TEVIS, 1958 ; BOX, 1960 ; WILLARD et CROWELL, 1965 ; DELAGE, 1968 ; CLARK et COMANOR, 1973 ; ROGERS, 1974 ; BERNSTEIN, 1974 ; WHITFORD et ETTERS HANK, 1975 ; WHITFORD, 1976 ; HUNT, 1977 ; BRIESE et MACAULEY, 1980 ; LUDWIG et WHITFORD, 1981 ; WHITFORD *et al.*, 1981).

La récolte de *Messor galla* est également très saisonnière et paraît essentiellement dépendre de la quantité de graines disponibles dans le milieu. En 1979-80, 49 % de la récolte annuelle a eu lieu pendant les deux premiers mois de saison sèche et 65 % pendant les quatre premiers mois au moment où la majorité des graines étaient parvenues à maturité et libérées au sol. En général, les auteurs qui ont étudié le déterminisme de la récolte des fourmis granivores ont établi une relation directe entre le cycle d'activité annuel, la variation saisonnière des disponibilités alimentaires et le degré de satiété des colonies (DELAGE, 1968 ; WHITFORD et ETTERS HANK, 1975 ; DOUMBIA, 1977 ; LUDWIG et WHITFORD, 1981). WHITFORD *et al.* (1981) ont calculé que 50 % des variations de l'activité des *Pheidole* dans le désert de Chihuahua pouvaient s'expliquer par les conditions climatiques et la disponibilité en graines, les 50 % restants étant attribués aux caractères intrinsèques des colonies. La récolte des fourmis serait en réalité contrôlée par deux catégories de facteurs, selon BRIESE et MACAULEY (1980) : la disponibilité en graines et la satiété des colonies seraient des facteurs de type « stimulateur-inhibiteur », tandis que la température du sol, l'humidité et l'intensité lumineuse seraient de type « régulateur ».

Cet ajustement du rythme d'activité aux conditions externes du milieu, cette récolte massive lorsque les périodes sont favorables et ce stockage des graines permettent aux fourmis de minimiser leur activité aux périodes défavorables et les différencient nettement des autres granivores. D'après certains

auteurs, une récolte saisonnière en groupe serait une adaptation des fourmis pour l'exploitation de milieux riches (DAVIDSON, 1977 b ; BROWN, REICHMAN et DAVIDSON, 1979). Selon BERNSTEIN (1975), il s'agit au contraire d'une stratégie de milieux pauvres. C'est en tous cas un comportement essentiellement plastique.

D'après nos résultats, chaque fourmilière a récolté, selon sa taille, de 3×10^5 à 4×10^6 graines/an, soit 1 à 19 kg, et cette quantité récoltée semble relativement constante d'une année sur l'autre. Dans les 2 quadrats étudiés, la récolte annuelle de graines par les fourmis a varié, selon les milieux et les années, de 0,9 à 5 kg/ha, soit 3×10^5 à 10^6 graines/ha. On dispose de quelques données comparatives obtenues sur d'autres fourmis granivores. WHITFORD (1978 b) a estimé que les trois espèces de *Pogonomyrmex* du désert de Chihuahua récoltaient 7×10^7 graines /ha/an ; et WHITFORD *et al.* (1981), que les trois espèces de *Pheidole* du même milieu prélevaient de 3×10^8 à 10^9 graines/ha/an. Selon TEVIS (1958), *Vermessor pergandei* récolterait 4×10^7 graines/ha/an dans le désert de Sonora. *Pogonomyrmex barbatus* prélèverait 6×10^6 graines/ha/an en Arizona (PULLIAM et BRAND, 1975). Selon les estimations de ROGERS (1974), la récolte de *Pogonomyrmex occidentalis* serait de 500 g/ha/an dans le Colorado. A l'exception de cette dernière étude qui a été réalisée dans une prairie alors que les autres travaux concernent des régions désertiques, tous les résultats sont supérieurs à nos estimations, mais ils concernent souvent plusieurs espèces et tiennent peu compte des variations saisonnières.

Plus fructueuse serait la comparaison, entre les différents milieux, de l'impact des fourmis granivores. Selon TEVIS (1958), la récolte de *V. pergandei* représenterait environ 1 % de la production de graines dans le désert de Sonora en Californie. ROGERS (1974) estime que, dans les prairies du Colorado, *P. occidentalis* prélève environ 2 % des graines disponibles. A partir des chiffres publiés par PULLIAM et BRAND (1975), *P. barbatus* prélèverait moins de 2 % des graines produites en Arizona. Enfin, pour WHITFORD (1978 b), les 3 espèces de *Pogonomyrmex* du désert de Chihuahua au Nouveau-Mexique auraient récolté moins de 10 % de la production totale de graines d'une année et moins de 3 % l'année suivante. Selon cet auteur, l'impact des fourmis varierait essentiellement en fonction du climat des années précédentes. Toutes ces estimations montrent que les fourmis ont un impact quantitativement peu important sur la production de graines. Cependant, d'après les résultats de BRIESE (1974) cités par GRAETZ (1981), 6 espèces de fourmis prélèveraient au total 20 à 30 % des graines produites par un milieu semi-aride australien. Nos estimations se révèlent assez proches de celles faites dans les milieux désertiques américains puisque nous avons trouvé que *Messor galla* prélevait, selon les années, de 0,4 à 1,7 % de la production annuelle de graines.

L'impact des fourmis sur les graines a été mis en évidence d'une manière indirecte, mais très élégante, par les expériences d'exclusion de BROWN *et al.*

(1979 a), BROWN et DAVIDSON (1977) et INOUE *et al.* (1980) dans le désert de Sonora en Arizona : dans les quadrats où les fourmis ont été supprimées en inondant leurs nids avec de l'insecticide, la densité des plantes annuelles a été multipliée par 1,5, la densité des Rongeurs a augmenté de 18 % et leur biomasse de 24 %. Cela prouve ainsi l'impact des fourmis sur la végétation annuelle par l'intermédiaire des graines et leur compétition avec les autres granivores. L'impact des fourmis serait donc beaucoup plus important que ne le laisseraient paraître les données brutes.

Si l'impact des fourmis sur la production globale de graines semble être faible, il ne concerne sans doute pas toutes les espèces de la même façon, car les fourmis effectuent un choix. Il semble que la récolte des fourmis soit guidée par deux impératifs : un approvisionnement suffisant, ce qui conduit les ouvrières à ramener au nid les graines les plus abondantes et une nette préférence pour certaines graines. Mais ces choix, vraisemblablement guidés par la taille et la morphologie des graines (PULLIAM et BRAND, 1975 ; BROWN *et al.*, 1975 ; DAVIDSON, 1976, 1977 a ; HÖLLDOBLER, 1976 ; HANSEN, 1978), et leurs propriétés chimiques (NICKLE et NEAL, 1972 ; GORDON, 1980), ne peuvent s'exprimer librement que si les espèces préférées sont suffisamment abondantes. La composition des récoltes est donc un compromis entre ces deux impératifs : choix de certaines graines (*Trianthema*, *Commelina*, *Blainvillea*, Graminées, Légumineuses) à la saison d'abondance et ramassage des graines les plus abondantes (*Cassia tora*, *Merremia*, *Ipomea*, *Acanthospermum*) tout le reste de l'année. Au total, chaque année, les récoltes des fourmis sont en grande partie constituées des graines les plus abondantes comme l'ont également observé, sur d'autres espèces granivores, TEVIS (1958), BOX (1960), WILLARD et CROWELL (1965), EDDY (1970), WENT *et al.* (1972), CLARK et COMANOR (1973), BRIESE (1974), ROGERS (1974), WHITFORD (1975, 1978 b), DOUMBIA (1977), et BRIESE et MACAULEY (1981). INOUE *et al.* (1980) observent même une diminution de la diversité spécifique de la végétation par augmentation de la densité des plantes dominantes, dans les quadrats où les fourmis étaient supprimées depuis 4 ans, et en déduisent que les fourmis, par leur consommation des graines de l'espèce dominante, augmentent la diversité spécifique de la végétation annuelle. BRIESE (1974) conclut également que les fourmis réduisent la compétition entre les espèces végétales annuelles dominantes et celles moins abondantes. De même, dans notre étude, *Messor galla* a surtout récolté les graines les plus abondantes, entretenant peut-être par cela une certaine diversité spécifique de la végétation herbacée. Cependant, leur préférence marquée, en période d'abondance, pour les graines de *Trianthema*, *Commelina*, *Blainvillea*, Graminées, n'est sûrement pas sans conséquence, car elle accentue l'impact des autres granivores (rongeurs et oiseaux) qui consomment sélectivement ces mêmes graines (GILLON *et al.*, 1983). Les fourmis contribuent, pour une part, à la rareté de ces espèces dans la « forêt » de Bandia.

Les fourmis restent cependant le groupe le moins sélectif des granivores de ce milieu et celui dont l'impact sur les graines est le moins important (GILLON *et al.*, 1983). Dans la compétition pour les graines, qui sont produites une fois par an en quantités limitées et variables selon les années, les fourmis, essentiellement sédentaires, sont donc soumises aux seules disponibilités offertes par les zones environnant leurs nids. Mais elles possèdent deux avantages : d'une part, leur capacité de moduler leur activité en fonction des disponibilités du milieu et de stocker, à la saison favorable, un maximum de graines, avec le maximum de choix, les soustrayant ainsi aux autres granivores du milieu (oiseaux et rongeurs) ; d'autre part, la souplesse de leurs choix qui leur permet de compléter ensuite leurs ressources alimentaires avec des graines abondantes, toujours disponibles, souvent délaissées par les autres granivores. Ainsi, les graines de *Cassia tora*, toujours dominantes, ne sont consommées ni par les oiseaux ni par les rongeurs, en raison probablement des phytoagglutinines qu'elles contiennent ; et les graines de *Merremia* et d'*Acanthospermum* sont ignorées des oiseaux, les plus gros consommateurs de graines de la « forêt » de Bandia. Or ces graines constituent l'essentiel des récoltes des fourmis pendant la plus grande partie de la saison sèche.

La sédentarité des fourmis est donc compensée par la grande plasticité de leur rythme d'activité et de leur régime alimentaire. Cette plasticité de comportement est, selon WHITFORD (1978 c), une réponse essentiellement adaptée à un environnement imprédictible. Elle semble également une réponse, dans la compétition avec les autres granivores, à une source de nourriture limitée et variable dans le temps.

REMERCIEMENTS. — Cette étude a été financée par le C.N.R.S. (Action Thématique Programmée « Fonctionnement et contrôle des écosystèmes » n° 3851) et l'O.R.S.T.O.M. Nous sommes heureux de remercier ici Aliou SECK et Khalilou BA, qui ont largement contribué à la réalisation de cette étude, ainsi que tout le personnel du Laboratoire de Zoologie Appliquée du Centre O.R.S.T.O.M. de Dakar et M. LEPAGE qui a relu et commenté le manuscrit.

Bibliographie

- ADAM F., GILLON D., HUBERT B., NDIAYE A. (en préparation). — Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal : les oiseaux.
- BERNSTEIN R.A., 1974. — Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *Am. Nat.*, 108, 490-498.
- BERNSTEIN R.A., 1975. — Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56, 213-219.
- BOX T.S., 1960. — Notes on the harvester ant, *Pogonomyrmex barbatus* var. *molefaciens*, in south Texas. *Ecology*, 41, 381-382.
- BRIESE D.T., 1974. — *Ecological studies of an ant community in a semi-arid habitat*. Unpublished Ph. D. Thesis, Australian National University, Canberra.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1980. — Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Aust. J. Ecol.*, 5, 121-134.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1981. — Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Aust. J. Ecol.*, 6, 1-19.

- BROWN J.H., DAVIDSON D.W., 1977. — Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196, 880-882.
- BROWN J.H., DAVIDSON D.W., REICHMAN O.J., 1979 a. — An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. *Am. Zool.*, 19, 1129-1143.
- BROWN J.H., GROVER J.J., DAVIDSON D.W., LIEBERMAN G.A., 1975. — A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats. *Ecology*, 56, 987-992.
- BROWN J.H., REICHMAN O.J., DAVIDSON D.W., 1979 b. — Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 201-227.
- CARROL C.R., JANZEN D.M., 1973. — Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 231-257.
- CLARK W.H., COMANOR P.L., 1973. — A quantitative examination of spring foraging of *Veromessor pergandei* in northern Death Valley, California (Hym. Form.). *Am. Midland Natur.*, 90, 467-474.
- DAVIDSON D.W., 1977 a. — Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58, 711-724.
- DAVIDSON D.W., 1977 b. — Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58, 725-737.
- DELAGE B., 1968. — Recherches sur les fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain : Ethologie, Physiologie de l'alimentation. *Ann. Sci. Nat.*, 10, 197-266.
- DOUMBIA Y., 1977. — Impact trophique de *Messor galla* Em. (Hyménoptère : Formicidæ) dans un écosystème soudano-sahélien au Sénégal (Région de Thies). *Thèse 3^e cycle*, Toulouse, Université Paul-Sabatier, 103 p.
- EDDY T.A., 1970. — Foraging behavior of the western harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera : Formicidæ) in Kansas. *Ph. D. Thesis*, Kansas State University, Manhattan, 151 p.
- GILLON D., ADAM F., HUBERT B., KAHLEM G., 1983. — Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal : bilan général. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 38, 3-35.
- GORDON S.A., 1980. — Analysis of twelve Sonoran desert seed species preferred by the desert harvester ant. *Madrono*, 27, 68-78.
- GRAETZ R.D., 1981. — Plant-animal interactions. In Goodall and Perry (ed.), I.B.P. n° 17. *Arid Land Ecosystems*, 2, 85-103.
- HANSEN S.R., 1978. — Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an Upper Sonoran grassland community. *Ecologia*, 35, 109-117.
- HOLLOBLER B., 1976. — Recruitment, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 3-44.
- HUNT G.L., 1977. — Low preferred foraging temperatures and nocturnal foraging in a desert harvester ant. *Am. Nat.*, 111, 589-591.
- INOUE R.S., BYERS G.S., BROWN J.H., 1980. — Effects of predation and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecology*, 61, 1344-1351.
- KAHLEM G., 1983. — La végétation de la forêt de Bandia. Evolution des populations végétales et de la population de graines pendant les années 1978, 1979, 1980. *Bull. I.F.A.N.* (sous presse).
- LEVIEUX J., DIOMANDE T., 1978. — La nutrition des fourmis granivores. I : Cycle d'activité et régime alimentaire de *Messor galla* et de *Messor (Cratomyrmex) regalis* (Hyménoptera, Formicidæ). *Ins. Soc.*, 25, 127-140.
- LUDWIG J.A., WHITFORD W.G., 1981. — Short-term water and energy flow in arid ecosystems. In Goodall and Perry (ed.), I.B.P. n° 17. *Arid Land Ecosystems*, 2, 271-299.
- MARES M.A., ROSENZWEIG M.L., 1978. — Granivory in North and South American deserts : rodents, birds and ants. *Ecology*, 59, 235-241.
- MORO D., HUBERT B., 1983. — Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal : les rongeurs. *Mammalia*, 47, 37-57.
- NICKLE D.A., NEAL T.M., 1972. — Observations on the foraging behavior of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Florida Entomol.*, 55, 65-66.
- PULLIAM H.R., BRAND M.R., 1975. — The production and utilization of seeds in plain grassland of southeastern Arizona. *Ecology*, 56, 1158-1166.
- REICHMAN O.J., PRAKASH I., ROIG V., 1979. — Food selection and consumption. In Goodall and Perry (ed.), I.B.P. n° 16. *Arid Land Ecosystems*, 1, 681-716.

- ROGERS L.E., 1974. — Foraging activity of the western harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis* (Hym. Form.) in the short grass plain ecosystem. *Environm. Entomol.*, 3, 420-424.
- STRADLING D.J., 1978. — Food and feeding habits of ants. In Brian M.V. (ed.), I.B.P. n° 13. *Production ecology of ants and termites*, 81-106.
- TEVIS L.J., 1958. — Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecology*, 39, 695-704.
- WAGNER F.H., GRAETZ R.D., 1981. — Animal-animal interactions. In Goodall and Perry (ed.), I.B.P. n° 17. *Arid Land Ecosystems*, 2, 51-83.
- WENT F.W., WHEELER J., WHEELER G.C., 1972. — Feeding and digestion in some ants (*Veromessor* and *Manica*). *Bioscience*, 22, 82-88.
- WHITFORD W.G., 1976. — Foraging behavior of Chihuahuan desert harvester ants. *Am. Midland Nat.*, 95, 455-458.
- WHITFORD W.G., 1978 a. — Foraging by seed-harvesting ants. In M.V. Brian (ed.), I.B.P. n° 13. *Production ecology of ants and termites*, 107-110.
- WHITFORD W.G., 1978 b. — Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology*, 59, 185-189.
- WHITFORD W.G., 1978 c. — Structure and seasonal activity of Chihuahuan desert ant communities. *Ins. Soc.*, 25, 79-88.
- WHITFORD W.G., DEPREE D.J., HAMILTON P., ETTERS HANK G., 1981. — Foraging ecology of seed-harvesting ants *Pheidole* spp. in a Chihuahuan desert ecosystem. *Am. Midl. Nat.*, 105, 159-167.
- WHITFORD W.G., ETTERS HANK G., 1975. — Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environm. Entomol.*, 4, 689-696.
- WILLARD J.R., CROWELL H.H., 1965. — Biological activities of the harvester ant *Pogonomyrmex owyheei* in central Oregon. *J. Econ. Entomol.*, 58, 484-489.
-