

INFLUENCE DU JEUNE SUR LES ACTEURS DU RECRUTEMENT CHEZ *LASIUS NIGER*.

Anne-Catherine MAILLEUX¹, Claire DETRAIN ^{*1}, Fabrice SAFFRE²,
Jean-Louis DENEUBOURG^{*2}

1) *Laboratoire de biologie animale et cellulaire (C.P. 160), Université de Bruxelles,*

2) *Service de Chimie Physique II. Université de Bruxelles,
50 avenue F.D. Roosevelt B-1050 Bruxelles, Belgium.*

* Chercheur qualifié au Fonds National de la Recherche Scientifique

Résumé: Nous avons cherché à connaître l'importance relative de chaque acteur du recrutement dans l'émergence des réponses globales d'une colonie soumise à un jeûne plus ou moins prolongé. Les fourmis recruteuses ayant subi 1, 4 ou 8 jours de jeûne ne montrent pas de différences significatives, ni dans la fréquence de dépôt de la phéromone de piste, ni dans la proportion de fourmis recruteuses déposant cette phéromone. La durée du jeûne ne semble donc pas influencer leur comportement de dépôt de piste. Par contre, ces mêmes recruteuses se comportent différemment à l'intérieur du nid: la durée de leur séjour dans le nid, la distance qu'elles y parcourent, ainsi que le nombre de contacts avec leurs congénères diminuent lorsque le jeûne est prolongé. Quant aux fourmis recrutées, elles effectuent plus rapidement une trophallaxie et leur probabilité de quitter le nid augmente en cas de jeûne intense. Cette constatation suggère que la mobilisation plus élevée des ouvrières dans une colonie affamée repose essentiellement sur des différences comportementales des fourmis recrutées.

Mots-clés: Recrutement, jeûne, comportement de dépôt de piste, comportement d'invitation.

Abstract: **The influence of starvation on the actors of recruitment**
(*Lasius niger*)

The relative importance of each actor of food recruitment in the emergence of the collective response was studied in *Lasius niger* colonies starved for 1, 4 or 8 days. Whatever the starvation period, the percentage of trail laying ants and the intensity of the trail laying behaviour are statistically similar. Starvation does not seem to alter trail laying behaviour of recruiting ants. However, behavioural differences are observed within the nest: the time and the distance walked inside the nest as well as the number of contacts with nestmates decrease for increasing period of starvation. As for recruited ants, they perform trophallactic exchanges more easily and their probability to leave the nest increases after prolonged starvation. This suggests that the higher rate of workers mobilised in starved colonies is mainly explained by behavioural differences at the level of recruited workers.

Key-words: Recruitment, starvation, trail-laying behaviour, invitation behaviour

INTRODUCTION

L'état nutritionnel de la colonie influence la dynamique du recrutement alimentaire (Traniello, 1977; Mailloux, pers. obs). Après un courte période de jeûne, le nombre de fourmis quittant la colonie et se nourrissant une source de nourriture augmente peu et reste

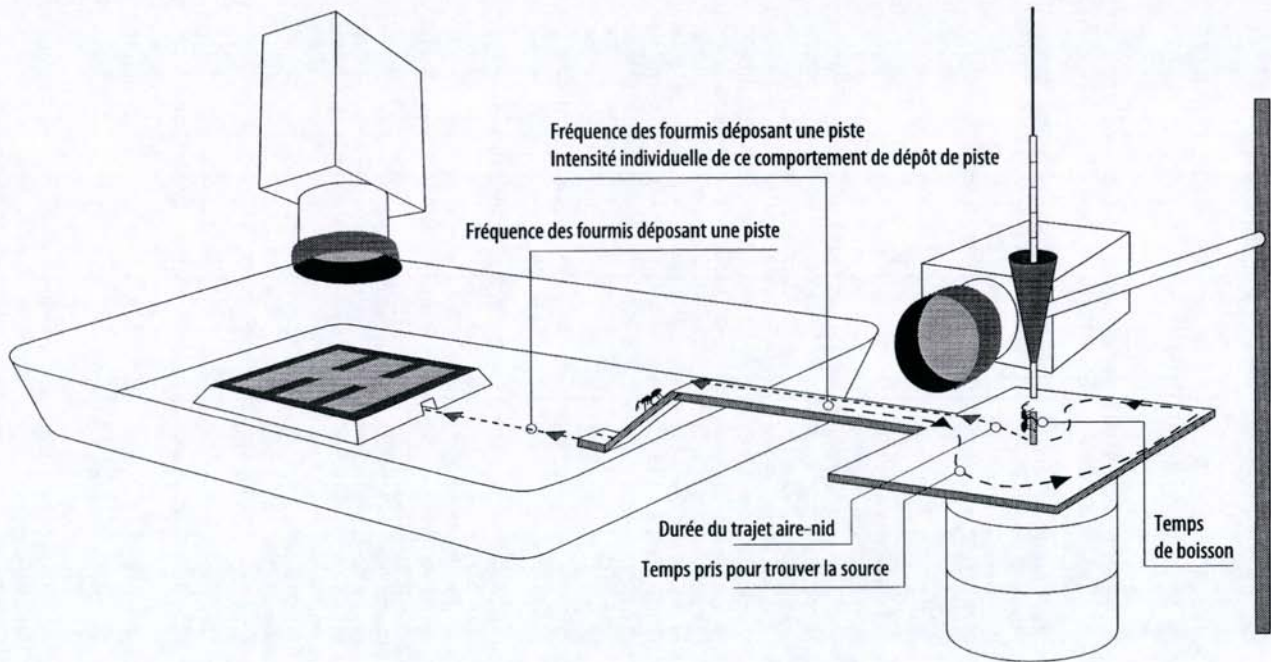


figure 1 : Dispositif expérimental — figure 1 : Experimental set-up

peu important. Après une période de jeûne plus longue, les fourmis exploitent la source plus vite et en plus grand nombre. Cette intensification de la réponse globale peut être due à une activité de recrutement accrue des recruteuses, à une augmentation de la réponse des recrutées ou à l'effet conjugué des deux phénomènes. Lors de ce travail, nous avons cherché à déterminer laquelle de ces trois hypothèses explique l'origine de l'intensification du recrutement que l'on observe dans les colonies de *Lasius niger* ayant subi un jeûne prolongé.

MATERIEL ET METHODES

Les colonies de 1000 à 2000 ouvrières de *Lasius niger* sont placées dans des nids en plâtre de type Janet, maintenues à $22^{\circ}\text{C}\pm 3^{\circ}\text{C}$ et à une hygrométrie suffisante. Elles sont nourries avec une solution de saccharose (1M) et des blattes *Periplaneta americana*.

Comportement des recruteuses hors du nid

Nous avons testé l'hypothèse d'une modulation de la piste par les recruteuses en fonction de la durée du jeûne en utilisant le dispositif expérimental représenté sur la figure 1. Les premières recruteuses ont la possibilité de visiter l'aire d'affouragement, de boire à satiété une goutte de solution sucrée délivrée par une micropipette (3 μl , 0.6 M).

Divers paramètres de leur comportement sont mesurés:

- le temps mis pour découvrir la source: il débute lorsque la fourmi aborde l'aire et cesse lorsqu'elle trouve la goutte de solution sucrée.
- le temps de boisson.
- le temps mis pour rejoindre le nid après avoir bu.
- le pourcentage de fourmis déposant une piste: il prend en compte toutes les fourmis dont l'abdomen entre en contact avec le substrat au moins une fois sur la totalité du trajet de retour au nid.
- l'intensité du comportement de dépôt de piste: elle est calculée en divisant le temps total pendant lequel l'abdomen est en contact sur le substrat par la durée totale du trajet observé.

Comportement des recruteuses dans le nid et réponse des recrutées à leurs invitations

La modulation du recrutement en fonction du degré de jeûne peut résulter de comportements différents des recruteuses et recrutées à l'intérieur du nid. Pour chaque expérience, nous avons filmé pendant vingt minutes l'ensemble des comportements de la première recruteuse à l'intérieur du nid (grossissement 2X).

Pour chaque recruteuse, ont été mesurés, les paramètres suivants:

- la durée du séjour dans le nid;
- la distance parcourue à l'intérieur du nid: le parcours effectué par la fourmi est suivi et mesuré par programme informatique.
- le nombre et la durée des trophallaxies
- le nombre et la durée des contacts antennaires.
- la probabilité pour une recrutée de quitter le nid dans les 5 minutes suivant le contact antennaire avec la fourmi recruteuse.

RESULTATS

Comportement des recruteuses hors du nid

Les comportements de fourmis fourrageuses ayant subi 1, 4 ou 8 jours de jeûne ne diffèrent pas significativement (table 1). Le seul paramètre variant significativement avec la durée du jeûne est le temps de boisson, celui-ci augmente de manière significative avec la période de jeûne. Cette prolongation du temps de boisson va à l'encontre de la croissance rapide du nombre de fourmis sur l'aire. Cette différence se situe entre les

résultats obtenus après 1 jour de jeûne d'une part et entre ceux obtenus après 4 et 8 jours de jeûne d'autre part (test de comparaison multiple, $p < 0,05$). Ni la fréquence de dépôt de phéromone, ni la proportion de fourmis déposant leur phéromone de piste ne varient significativement (table 1). L'intensification du recrutement alimentaire lors de jeûne prolongé n'est donc pas due à une piste phéromonale plus marquée. Cela suggère que la modulation du recrutement en fonction du jeûne s'effectue plutôt au niveau du nid.

Comportement des recruteuses hors du nid						
Durée du jeûne		Temps pris pour découvrir la source (s)	Temps de boisson (s)	Pourcentage de fourmis déposant une piste	Intensité individuelle du comportement de dépôt de piste	Temps pris pour rejoindre le nid après boisson (s)
1 jour	$\bar{x} \pm \sigma$	39 ± 41	65 ± 21	85%	0,11 ± 0,09	110 ± 69
	n	68	63	67	62	25
4 jours	$\bar{x} \pm \sigma$	56 ± 66	88 ± 24	94%	0,14 ± 0,11	137 ± 86
	n	132	135	141	128	21
8 jours	$\bar{x} \pm \sigma$	59 ± 64	93 ± 23	88%	0,13 ± 0,12	156 ± 129
	n	86	92	97	84	21
test Kruskal-Wallis (excepté * = test χ^2)		NS	$p < 0,001$	NS*	NS	NS

Table 1: Comportement des recruteuses hors du nid. NS: non significatif, $\alpha = 0,05$

Table 1: Behaviour of recruiters outside the nest. The following behaviours of scouts were measured: the time to find food, the time to drink, the percentage of trail laying ants, the intensity of individual trail laying behaviour and the time to go from the area to the nest. NS: non significant at the level $\alpha = 0,05$.

Comportement des recruteuses dans le nid et réponse des recrutées à leur invitations

Toutes les recruteuses quittent le nid au cours des vingt minutes d'observation. Après un jeûne prolongé, la durée du séjour dans le nid ainsi que la distance parcourue par chaque recruteuse durant ce séjour diminuent. Le nombre moyen de contacts est réduit de 6 à 3 contacts. (table 2a). Lorsque la période de jeûne augmente, tous ces paramètres diminuent. Cette diminution, significative ou non, se situe toujours entre les résultats obtenus après 1 jour de jeûne d'une part et entre ceux obtenus après 4 et 8 jours de jeûne d'autre part (pour tous les paramètres, test de comparaison multiple, $p < 0,05$).

Nous observons que la majorité des fourmis effectue une trophallaxie de durée importante précédée et/ou suivie de courtes trophallaxies. Or, le nombre de contacts de la recruteuse avec les recrutées avant cette trophallaxie principale diminue lorsque le jeûne est prolongé. Il en résulte que le nombre de contacts total (avant et après la trophallaxie principale) diminue aussi lorsque le jeûne est prolongé. Cette fois encore, la différence est significative et se situe entre les résultats obtenus après 1 jour de jeûne d'une part et entre ceux obtenus après 4 et 8 jours de jeûne d'autre part (test de comparaison multiple, $p < 0,05$).

Enfin, nous constatons qu'après une longue période de jeûne, les fourmis recrutées ont une probabilité plus grande de quitter le nid. Cette probabilité augmente de 44% à 86% pour une fourmi recrutée ayant effectué une trophallaxie et de 69 à 93 % pour les autres fourmis contactées par la recruteuse mais n'ayant pas effectué de trophallaxie (table 2b). A période de jeûne égale, la tendance plus faible à sortir des ouvrières ayant effectué une trophallaxie peut s'expliquer par le fait que ces fourmis s'engagent fréquemment dans une nouvelle trophallaxie avant de sortir. La probabilité qu'elles sortent

dans un intervalle de temps déterminé est donc logiquement moins importante que la probabilité de sortie des fourmis simplement contactées par la recruteuse.

Comportement des recruteuses à l'intérieur du nid					
Durée du jeûne	Durée du séjour dans le nid (s)	Distance parcourue (cm)	Nombre de contacts avec les fourmis du nid	Temps total de trophallaxie (s)	Nombre de contacts avant la trophallaxie principale
1 jour $\bar{x} \pm \sigma$ n	113 ± 57 26	9,1 ± 8,2 26	6,1 ± 4,8 26	57 ± 27 26	3 ± 3 27
4 jours $\bar{x} \pm \sigma$ n	80 ± 26 25	5,9 ± 4,7 23	3,3 ± 1,9 25	66 ± 27 25	1 ± 1 28
8 jours $\bar{x} \pm \sigma$ n	82 ± 43 28	5,4 ± 6,4 26	3,3 ± 3,2 28	56 ± 22 28	1 ± 2 28
test Kruskal-Wallis	p=0.04	NS	p=0.01	NS	p=0.03

Table 2a: Comportements des recruteuses à l'intérieur du nid. NS: non significatif, $\alpha = 0.05$

Table 2a: Behaviour of recruiting ants inside the nest. The following behaviours were measured: the time spent in the nest, the distance walked, the number of contacts with nestmates, the total duration of trophallactic exchanges and the number of contacts before the main trophallaxy. NS: non significant at the level $\alpha = 0.05$.

Réponse des recrutées aux invitations		
Durée du jeûne	Probabilité de quitter le nid après un contact trophallactique	Probabilité de quitter le nid après un contact non trophallactique
1 jour	44% n=68	69% n=63
4 jours	56% n=132	89% n=135
8 jours	86% n=82	93% n=92
test χ^2	p<0.01	p<0.01

Table 2b. Réponse des recrutées aux invitations.

Table 2b. Behaviour of recruited ants to the invitations of recruiting ants. The probabilities to leave the nest after a trophallactic contact and after a non-trophallactic contact were measured.

CONCLUSION

Vu la nature autocatalytique du processus de recrutement, toute différence de temps peut entraîner des différences dans l'intensité et la vitesse du recrutement. L'augmentation du temps de boisson consécutive à une période de jeûne prolongée peut logiquement influencer négativement le recrutement. Les variations des temps de séjour dans le nid peuvent, elles aussi, se répercuter sur la dynamique globale du recrutement.

La décroissance de ces temps de séjour dans le nid accompagnant une période de jeûne croissante peut avoir des conséquences imprévisibles et antagonistes. Ainsi, des temps de séjour brefs dans le nid peuvent déclencher un recrutement plus important en avançant le retour de la recruteuse à la source (et donc en accélérant le renforcement de la piste phéromonale). Cependant, son corollaire est la diminution des possibilités de contacts et de stimulations de congénères.

Pour rendre compte de l'intensification du recrutement suite à une période de jeûne prolongée, nous pouvons proposer le scénario suivant: une recruteuse entrant dans le nid cherche à se décharger avant de retourner à la source. Lorsque la période de jeûne est augmentée, sa probabilité d'effectuer une trophallaxie principale dès les premiers contacts avec les congénères est augmentée, ce qui semble en accord avec les observations de Howard and Tshinkel (1980, 1981). Ceci lui permet de se décharger plus rapidement et dès lors d'être disponible pour retourner à la source. Par ailleurs, la propension des fourmis contactées (ayant effectué ou non une trophallaxie) à sortir du nid augmente suite à un jeûne prolongé. Chez *Lasius niger*, la modulation du recrutement alimentaire en fonction du jeûne semble donc reposer essentiellement sur des différences comportementales à l'intérieur du nid où les recrutées semblent jouer un rôle primordial.

L'influence de l'état nutritionnel de la colonie sur le recrutement a déjà été montrée par Traniello (1977) chez *Camponotus pennsylvanicus*. et par Roces (1994) chez *Atta cephalotes*. Chez *Camponotus P.*, cette influence est liée à une augmentation du niveau d'activité de la recruteuse et le transfert de nourriture n'a pas de rôle régulateur dans le processus de recrutement. Chez *Atta c.*, un jeûne prolongé influence également le comportement des premières recruteuses. Celles-ci coupent de plus petits morceaux de feuilles, réduisent les temps de séjour et donnent ainsi priorité au transfert d'information et au déclenchement du recrutement.

Chez *Lasius niger*, le comportement des recruteuses semble par contre peu affecté par le jeûne, aucune modulation du dépôt de piste n'est observée. Contrairement aux *Atta c.*, les recruteuses n'emportent pas moins ni plus de nourriture (pers. obs.). Elles semblent jouer un rôle secondaire dans le processus d'intensification décrit dans cet article. En revanche, les fourmis recrutées semblent jouent un rôle essentiel dans la régulation de la réponse de la colonie. Suite à une période de jeûne, la réponse globale de la colonie peut s'expliquer par la réponse des recrutées face à une proposition de trophallaxie et par leur propension à quitter le nid.

Dans nos recherches futures, nous tenterons d'étayer l'hypothèse du rôle essentiel joué par les recrutées en séparant les nids de manière à mettre en contact des recruteuses affamées avec des recrutées repues et vice-versa dans le but de découpler le comportement des recruteuses et des recrutées.

REMERCIEMENTS

Cette recherche a bénéficié du soutien du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique (projet FRFC n° 2451393) ainsi que d'une aide de la Fondation Van Buuren.

REFERENCES

- Howard D. F. & Tshinkel W. R., 1980. The effect of colony size and starvation on flood flow in the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 293-300.
- Howard D. F. & Tshinkel W. R., 1981. The flow of food in colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. *Physiol. Entomol.* 6: 297-306.
- Roces F. & Hölldobler B., 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behaviour in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia.* 97: 1-8.
- Traniello J. F. A. 1977. Recruitment behavior, orientation and the organisation of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 61-79.