

leur propre nid. Les fourmis esclavagistes ont une solide cuticule et des mandibules acérées qui leur confèrent une supériorité au combat. Elles sont toutefois moins nombreuses que les fourmis des colonies où elles prélèvent des esclaves. Pour éviter de se faire massacrer, certaines fourmis esclavagistes produisent une substance chimique de « propagande », qui sème la confusion dans la colonie attaquée et empêche les ouvrières de se liguer contre les envahisseurs. En agissant ainsi, comme l'ont montré N. Franks et Lucas Partridge, de l'Université de Bath, les fourmis esclavagistes adoptent une autre stratégie de Lanchester, qui s'applique parfois aussi aux hommes. D'après cette loi dite linéaire, si les batailles sont livrées sous forme de duels, la victoire est assurée pour les soldats les

plus performants, même s'ils sont moins nombreux. En fait, une colonie assaillie par des esclavagistes laissera souvent les envahisseurs agir sans opposer de résistance.

Chez les fourmis, les risques encourus par un combattant dépendent de sa valeur au sein de la colonie : plus la fourmi est remplaçable, plus elle s'expose. C'est pourquoi les gardiens, placés le long des sentiers où passent les fourmis maraudeuses, sont souvent des ouvrières âgées ou estropiées, qui tiennent à peine sur leurs pattes. En 2008, Deby Cassill, de l'Université de Floride du Sud, observa que chez les fourmis de feu seules les plus âgées (de plusieurs mois) s'engagent dans des combats, tandis que les ouvrières de quelques semaines s'enfuient et que les individus âgés de quelques jours feignent d'être morts

en restant immobiles en cas d'attaque. En adoptant le point de vue de la fourmi, appeler sous les drapeaux des jeunes en pleine santé est parfaitement illogique. Toutefois, des anthropologues ont observé que, au moins dans certaines cultures, les hommes qui ont remporté des victoires ont tendance à avoir plus d'enfants. Cet avantage reproductif justifie-t-il le risque de mourir dans la fleur de l'âge ? La question ne se pose pas chez les fourmis ouvrières, puisqu'elles ne se reproduisent pas.

Le contrôle territorial

On retrouve d'autres stratégies similaires à celles des hommes chez les fourmis tisserandes. Ces insectes occupent une grande partie de la canopée des forêts tropicales

CARTOGRAPHIER LES RÉSEAUX D'INTERACTIONS DANS UNE COLONIE

Une société d'insectes repose sur une multitude d'interactions de ses constituants, les individus. Les insectes échangent des informations de natures très diverses (tactiles, chimiques, comportementales). En réaction, chaque insecte adopte un comportement parmi un répertoire assez limité. Mais comment ce réseau de communication s'adapte-t-il quand un grand nombre d'ouvrières meurent au combat ou que la fourmilière est attaquée ? Des travaux réalisés chez les guêpes indiquent que la structure du réseau n'est pas notablement altérée par

le retrait d'une fraction des ouvrières, en raison notamment de la redondance des liens connectant les membres de la colonie.

Bien que l'influence de perturbations majeures sur la structure du réseau d'interactions n'ait pas encore été étudiée expérimentalement chez les fourmis, nous avons commencé à analyser la structure et la dynamique des réseaux d'interactions au sein de telles sociétés.

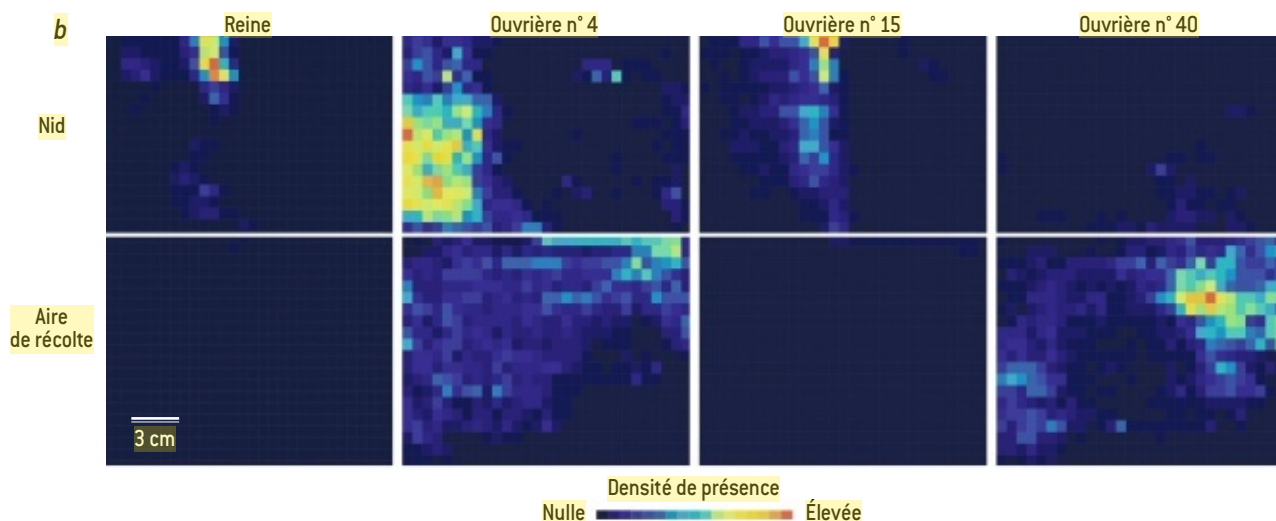
Pendant très longtemps, l'étude de l'organisation de ces insectes sociaux est restée « artisanale », car il fallait marquer tous les individus

au moyen de dossards numérotés ou de taches de peinture permettant de les identifier. Grâce à l'observation minutieuse d'une colonie et à l'analyse de longues heures d'enregistrements vidéo, on obtenait une image plus ou moins précise du rôle joué par les différents individus, de leur position dans la hiérarchie et de la répartition des tâches. Ces méthodes ne permettaient toutefois pas de suivre sur le long terme l'ensemble d'une colonie ni d'analyser avec une précision suffisante la dynamique des interactions, qui constitue une clé pour comprendre



les processus de répartition des tâches et le transfert des informations dans la colonie.

C'est aujourd'hui possible grâce à l'utilisation de radio-étiquettes miniaturisées, des RFID (de l'anglais *Radio Frequency Identification*). Ces radio-étiquettes sont des disposi-



CES CARTES INDIQUENT L'OCCUPATION DE L'ESPACE par différentes fourmis, au sein du nid et sur l'aire de récolte de nourriture. La reine ne bouge quasiment pas et reste dans le nid. Les ouvrières ont des compor-

tements variés : certaines sont présentes dans le nid et à l'extérieur (ouvrière n° 4), d'autres restent près de la reine (ouvrière n° 15), d'autres encore sont en permanence sur l'aire de récolte (ouvrière n° 40).

en Afrique, Asie et Australie, où les colonies peuvent s'étendre sur plusieurs arbres et compter jusqu'à 500 000 individus, ce qui est comparable aux populations des fourmis légionnaires, dont elles diffèrent néanmoins par le mode de vie.

Les fourmis légionnaires ne défendent pas de territoire, parce qu'elles errent en rangs serrés à la recherche d'autres espèces de fourmis pour s'en nourrir. Au contraire, les colonies de tisserandes sont installées sur un site et déploient leurs ouvrières sur une vaste étendue pour tenir les concurrents éloignés. Elles contrôlent d'immenses espaces dans les arbres en défendant quelques passages obligés, tel le pied des arbres. Des « nids-casernes » de feuilles, bien placés dans les cimes, permettent de déployer les troupes efficacement.

Les fourmis ouvrières tisserandes sont aussi plus indépendantes que les ouvrières des espèces guerrières. Les légionnaires n'ont aucun esprit d'initiative ou d'autonomie. Les troupes s'éloignent peu de la horde en marche et ont peu besoin de communiquer. Face aux ennemis et aux proies, leur réaction suit le mouvement de l'ensemble. Les fourmis tisserandes se déplacent, au contraire, librement et répondent avec plus de souplesse aux différentes situations en présence d'une proie ou d'une menace. Les différences de style rappellent les contrastes entre la rigidité des armées de Frédéric le Grand et les troupes flexibles et mobiles de Napoléon Bonaparte.

Pour détruire un ennemi, les fourmis tisserandes utilisent les mêmes méthodes que les fourmis guerrières : une fourmi

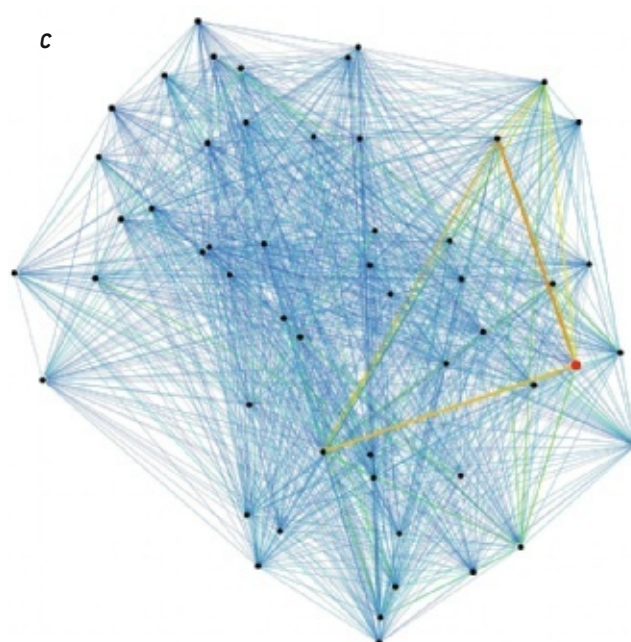
tifs constitués d'une antenne associée à une puce électronique suivie par un émetteur-récepteur. L'émetteur active les radio-étiquettes situées à proximité, qui renvoient leur identification numérique recueillie par le récepteur. Ces radio-étiquettes ont tout d'abord été utilisées pour détecter la présence de fourmis au voisinage de sources de nourriture ainsi que leurs entrées dans le nid et leurs sorties. Au Centre de recherches sur la cognition animale à Toulouse, nous avons développé un dispositif constitué d'un lecteur mobile permettant de balayer à intervalles réguliers la surface d'un nid artificiel et l'aire de récolte utilisée par une colonie pendant plusieurs jours consécutifs. Ce système permet de relever la position et l'identité de chaque fourmi et de reconstruire le réseau d'interactions.

Des fourmis de l'espèce *Odonotomachus hastatus*, équipées d'une radio-étiquette (voir la figure a, flèche), ont été suivies pendant trois semaines. L'analyse de ces données a permis d'établir le réseau d'associations entre individus (voir la figure c) et a mis en évidence une importante disparité dans la connectivité de ce réseau. Certaines fourmis interagissent de la même façon avec l'ensemble des congénères ; d'autres, au contraire, comme la reine, ont des contacts privilégiés avec certaines

ouvrières. L'analyse a aussi révélé une importante variabilité interindividuelle dans l'occupation de l'espace : certaines fourmis sont présentes surtout dans le nid ou l'aire de récolte alors que d'autres, beaucoup plus mobiles, visitent toutes les zones (voir la figure b). Ces différences de mobilité conditionnent les occasions de rencontre entre fourmis et la connectivité du réseau d'interactions.

Examinons la position occupée par la reine dans le réseau : elle se caractérise par une très faible mobilité et un degré de connectivité très élevé. En revanche, son retrait de la colonie ne modifie pas la structure du réseau d'associations entre ouvrières, ce qui confirme qu'elle n'exerce aucun rôle direct dans la coordination des activités réalisées au sein de la colonie. Nous ignorons cependant si les ouvrières très connectées dans le réseau jouent un rôle particulier dans le fonctionnement de la colonie, en favorisant notamment la propagation de l'information.

L'analyse des réseaux d'interaction chez les insectes sociaux et plus généralement les sociétés animales connaît actuellement un développement considérable, en raison des avancées techniques récentes permettant l'automatisation du recueil de données, mais aussi grâce aux outils développés par la physi-



UN RÉSEAU D'INTERACTION a été reconstitué après avoir suivi les mouvements d'une quarantaine de fourmis (les points). Cette analyse a en particulier révélé que la reine (en rouge) est très connectée aux autres membres de la colonie. Les traits jaunes et orange indiquent les contacts privilégiés. Par ailleurs, on peut montrer que son retrait ne perturbe pas de réseau de communications entre les ouvrières.

que des réseaux complexes. La théorie des graphes, à travers l'analyse de la topologie des réseaux, a permis de mieux comprendre leurs propriétés. Le principal défi auquel sont confrontés actuellement les chercheurs concerne l'analyse temporelle de la dynamique des réseaux. Le développement de ces approches

ouvre de nouvelles perspectives pour mieux comprendre le fonctionnement des sociétés où les interactions individuelles jouent un rôle déterminant.

**Raphaël Jeanson
et Guy Theraulaz**

CNRS – Centre de recherche sur la cognition animale, Toulouse

R. Jeanson et G. Theraulaz/CNRS