

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

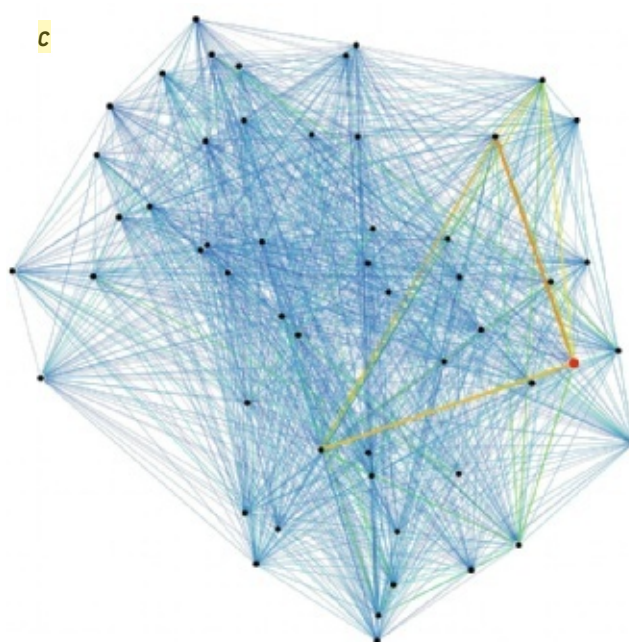
tifs constitués d'une antenne associée à une puce électronique suivie par un émetteur-récepteur. L'émetteur active les radio-étiquettes situées à proximité, qui renvoient leur identification numérique recueillie par le récepteur. Ces radio-étiquettes ont tout d'abord été utilisées pour détecter la présence 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



4. LES FOURMIS TISSERANDES utilisent des feuilles pour construire leur nid. Elles les assemblent avec des fils de soie produits par les larves.

tisserande émet une phéromone de recrutement de courte portée (produite par une glande dite sternale), ce qui attire les renforts à proximité, lesquels l'aident à la mise à mort. Par ailleurs, quand une ouvrière revient d'un combat avec une autre colonie, elle effectue des mouvements saccadés en passant près d'autres fourmis pour les alerter du combat en cours. En même temps, elle dépose une odeur différente le long de son trajet, une phéromone produite par une glande rectale qui indique aux membres de sa colonie le chemin à suivre jusqu'au champ de bataille. Enfin, pour revendiquer un espace préalablement inoccupé, les ouvrières utilisent un autre signal, en déféquant à l'endroit concerné, un peu comme les chiens marquent leur territoire en urinant.

Une question de taille

Pour les fourmis comme pour les hommes, la propension à s'engager dans une guerre est liée, au moins en partie, à la taille de la colonie. De petits groupes mènent rarement de grandes batailles. Comme les hommes chasseurs-cueilleurs, qui sont souvent nomades et ont tendance à vivre au jour le jour, les plus petites colonies de fourmis de quelques dizaines d'individus ne construisent pas d'infrastructures fixes, de sentiers ni de lieux d'habitation, et n'ont pas de réserves de nourriture, qui vaudraient de mourir pour les défendre. Lors de conflits entre groupes, ces fourmis, comme leurs homologues humains, préfèrent souvent la fuite au combat.

Les sociétés de taille intermédiaire disposent probablement de plus de ressources à défendre, mais sont encore assez petites pour éviter de mettre en danger leurs troupes. Les fourmis pot-de-miel du Sud-Ouest des États-Unis, qui vivent en groupes de taille moyenne de quelques milliers d'individus, illustrent cette minimisation des risques. Pour s'approprier une proie sans avoir à affronter un groupe entier, une colonie de fourmis pot-de-miel peut organiser un « tournoi »

près d'un nid voisin. Elles occupent ainsi l'ennemi, évitant une bataille meurtrière. Pendant le tournoi, les fourmis rivales tournent les unes autour des autres dressées sur leurs six pattes. Ce comportement de « marche sur échasses » ressemble aux démonstrations cérémonielles de force, le plus souvent sans effusion de sang, courantes chez les hommes vivant en petits clans, comme l'ont fait remarquer les biologistes Bert Hölldobler, de l'Université d'État de l'Arizona, et Edward Wilson, de l'Université Harvard.

Avec un peu de chance, la colonie dont les fourmis ainsi dressées sont les plus petites et les plus faibles, bat en retraite sans pertes. Le camp gagnant en profite pour dévorer la couvée des perdantes et enlever les fourmis-réservoirs. Ces ouvrières ont l'abdomen rempli de miellat, qu'elles régurgitent à la demande pour les autres. Les vainqueurs rapportent les fourmis-réservoirs jusqu'à leur nid et conservent ces garde-manger vivants comme esclaves. Pour échapper aux conséquences d'une défaite, des ouvrières de reconnaissance surveillent le tournoi pour organiser la retraite si nécessaire.

En revanche, dans les colonies matures composées de centaines de milliers d'individus, les affrontements sont fréquents. Les entomologistes ont eu tendance à considérer que ces grandes sociétés d'insectes étaient inefficaces, car elles produisent, en moyenne, moins de reines et de mâles que ne le font les petits groupes. Je les considère, au contraire, comme étant si productives qu'elles ont la possibilité d'investir non seulement dans la reproduction, mais également dans une main-d'œuvre plus abondante que ne l'exige l'entretien de la colonie, un peu comme nos organismes fabriquent des réserves de tissu adipeux où nous puisons en cas de besoin. Il est probable que chaque fourmi a moins de travail à fournir dans les grandes colonies. Les fourmis inactives, de plus en plus nombreuses, grossissent les rangs d'une armée de réserve lors d'affrontements avec des ennemis. De même, la plupart des anthropologues estiment que la guerre entre les hommes ne serait apparue qu'après l'explosion démographique favorisée par le début de l'agriculture.

Superorganismes et supercolonies

En fait, la capacité de conduire diverses formes de guerre résulterait de ce qu'une société de fourmis est une entité se comportant comme un organisme vivant. Les cellules se reconnaissent grâce à des molécules présentes à leur surface ; un système immunitaire efficace attaque toute cellule présentant des signaux de reconnaissance différents. Dans la plupart des colonies, les fourmis se reconnaissent aussi grâce à des molécules spécifiques de la colonie, des phéromones présentes à la surface de leur corps. Elles évitent ou attaquent les individus émettant une odeur différente. Changer de camp est impossible pour les fourmis