



Les fourmis et la division du travail

Jean-Paul Lachaud

► To cite this version:

Jean-Paul Lachaud. Les fourmis et la division du travail. Le Courrier de la Nature, 2010, 250, pp.13-20. hal-02132007

HAL Id: hal-02132007

<https://hal.science/hal-02132007>

Submitted on 9 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Les fourmis

Photo Jean-Paul Lachaud

et la division du travail

Le succès adaptatif des sociétés de fourmis dépend, pour une large part, des conséquences dérivées du système d'organisation qui caractérise leurs sociétés. Ce système repose sur la différenciation des membres de la société en castes distinctes, sur la division du travail entre ces castes et sur la coordination et l'intégration des activités permettant de générer un comportement global qui dépasse la simple résultante de la juxtaposition des comportements individuels.

La grande force des sociétés d'insectes, comme celles des fourmis, réside dans leur capacité à réaliser des opérations en séquences parallèles au lieu de les réaliser simplement en série, séquence par séquence, seule possibilité dont disposent les insectes solitaires. Une jeune reine démarrant la fondation de sa colonie ne peut faire face qu'à une seule situation à la fois (besoin alimentaire, menace d'un prédateur, altération subite des conditions environnementales, nécessité d'agrandir le nid, etc.), passant d'une tâche à la suivante de manière séquentielle. En cela, elle ne diffère pas fondamentalement de n'importe quel insecte solitaire. Dans le cas d'une colonie développée, la société peut au contraire répondre à toutes ces situations en même temps. La multiplication des intervenants débouche sur une vaste gam-

me de réponses et se traduit par un répertoire comportemental de la colonie, considérée dans sa totalité, beaucoup plus large que le répertoire comportemental de n'importe quel individu de cette colonie pris isolément. De plus, plusieurs individus peuvent répondre en même temps à une même situation, ce qui entraîne une réponse massive beaucoup plus efficace et offre un supplément de sécurité au processus global. En effet, dans l'hypothèse où un (ou plusieurs) membre(s) de la colonie ne réussirai(en)t pas à effectuer un acte comportemental particulier entrant dans la réalisation d'une tâche, en pratique il y aura statistiquement toujours au moins un autre individu qui pourra le faire et ainsi permettre de terminer la séquence comportementale qui a été initiée.



Reine de *Camponotus* sp. (*Formicinae*) à thorax très développé du fait de la présence d'importants muscles alaires.

En dehors de cette particularité ergonomique de sociétés d'insectes, il est significatif de noter que sur les trois critères servant à définir les sociétés vraies (cf p. xx), deux portent directement sur des aspects de division des rôles entre membres de la colonie et un troisième sur des aspects de coopération, mettant ainsi l'accent sur l'importance de la variabilité comportementale interindividuelle et de l'intégration de ce phénomène à l'échelle de la société pour aboutir à une structure cohérente et adaptée à son environnement.

La division du travail sur le plan de la reproduction

La division peut-être la plus fondamentale concerne le fait qu'il existe habituellement, à l'intérieur du sexe femelle, deux castes (parfois trois) bien différenciées. On distingue, d'une part, une caste spécialisée dans les fonctions de reproduction (les femelles sexuées également appelées gynes, généralement ailées mais pas toujours, qui constitueront les futures reines) et, d'autre part, une ou deux castes neutres plus ou moins stériles ou, du moins, non fécondables (les ouvrières, toujours présentes et, chez quelques rares espèces, les soldats, cf encadré). Cette division résulte de voies de développement larvaire divergentes, sous contrôle génétique ou alimentaire.

Les cas les plus rares (quelques dizaines d'espèces seulement) sont ceux où le statut de reproductrice est assuré et maintenu par le biais d'une dominance hiérarchique reposant sur des aspects agressifs entre individus possédant tous, initialement, la même morphologie et les mêmes capacités reproductrices. L'instauration d'une telle relation hiérarchique se traduit pour les ouvrières de haut rang par une alimentation plus importante (surtout en gluci-

des), un meilleur développement ovarien, un taux de ponte plus élevé, et leur assure la possibilité d'être fécondées par un mâle. Parallèlement, elle induit une régression des ovaires et de la fécondité chez les individus subordonnés. Généralement dans ce cas, ce statut de reproductrice reste susceptible de réversibilité.

Chez la grande majorité des espèces, néanmoins, il existe des différences à la fois anatomiques et morphologiques entre femelles reproductrices et ouvrières. Ces différences, faibles chez un certain nombre de sous-familles relativement primitives comme les ponérines^(1a) ou les myrméciines, peuvent devenir très importantes dans des sous-familles plus évoluées comme les formicines^(1b) ou les myrmicines^(1c). Cette différenciation entre espèces primitives et évoluées est en relation avec un développement de plus en plus important des tissus de la musculature alaire des femelles reproductrices, qui serviront de réserve alimentaire interne lors de la fondation d'une nouvelle colonie. L'augmentation de ces réserves permet de passer du mode de fondation non claustral au mode claustral où la reine ne quitte plus le nid et s'expose donc moins à l'influence des conditions environnementales externes et de ses dangers (cf p. xxx).

La division du travail en groupes de spécialistes

Dans les colonies adultes, alors que la (ou les) reine(s) ne se consacre(nt) pratiquement qu'à la ponte, les individus stériles assurent, eux, l'essentiel des fonctions de construction, de défense, d'approvisionnement et de nettoyage de la colonie, ainsi que les soins au couvain qui constituent le pôle d'activité fondamental dans l'organisation tant fonctionnelle que spatiale de la société. Ces différentes tâches sont réalisées de façon différentielle selon les membres de la société, aboutissant à une division du travail en groupes fonctionnels (ou castes comportementales) constitués d'individus spécialisés dans la réalisation d'une ou plusieurs tâches précises pendant au moins plusieurs jours, ce qui correspond à la définition du polyéthisme au sens large. En réalité, cette division du travail recouvre plusieurs phénomènes pouvant agir simultanément et en corrélation les uns avec les autres : le polyéthisme morphologique, le polyéthisme d'âge et la variabilité individuelle dans l'expression comportementale ou

idiosyncrasie.

Le polyéthisme morphologique

Divers genres de fourmis (44 sur les 297 que comptent actuellement les fourmis) présentent une grande variabilité au sein de la caste ouvrière, aboutissant à la formation de sous-castes de tailles différentes : les ouvrières *minor*, *media* et *major*. Cette variabilité ne porte généralement que sur un ou quelques caractères (taille des mandibules, longueur et/ou largeur de la tête) et résulte de la croissance allométrique (c'est-à-dire non-proportionnelle au reste du corps) de certaines parties du corps. On parle de polymorphisme continu lorsque toutes les gammes de taille sont présentes, et de polymorphisme discontinu lorsque les différentes sous-castes morphologiques sont clairement séparées, le cas le plus extrême étant le dimorphisme où la sous-caste des *media* a complètement disparu, comme par exemple chez les fourmis du genre *Pheidole*.

Photo Alex Wild



Une ouvrière major de la fourmi moissonneuse *Messor pergandei* transportant une graine au nid. Devant elle, une minor.

Quel que soit le type de polymorphisme, il est généralement à l'origine d'une différenciation des aptitudes comportementales et donc des spécialisations. Chez diverses espèces, les ouvrières *major* présentent des mandibules et une musculature associée extrêmement développées qui sont à l'origine de la spécialisation de cette sous-caste dans certaines tâches faisant intervenir le découpage de structures dures. C'est ainsi que les ouvrières *major*, chez les *Pheidole* et certaines espèces de *Solenopsis*⁽²⁾, apparaissent comme des spécialistes du décorticage des graines et participent également à la défense du nid, essentiellement contre les intrus de grande taille qui ne peuvent être aisément maîtrisés par les seules ouvrières *minor*.

Photo Alex Wild



Soldat de fourmi légionnaire *Eciton burchelli* et ouvrières minor.

Cette spécialisation des *major* dans la défense de la société se retrouve chez de nombreuses autres espèces comme les fourmis légionnaires du genre *Eciton* dont les *major* présentent des mandibules longues et pointues leur permettant de transpercer la cuticule de leurs adversaires. Elle existe également, de façon encore plus originale, chez diverses espèces du genre *Cephalotes*⁽³⁾ dont les *major* possèdent une tête en forme de bouclier avec laquelle ils peuvent repousser des ennemis ou obturer le trou d'entrée du nid qui est creusé dans une branchette.

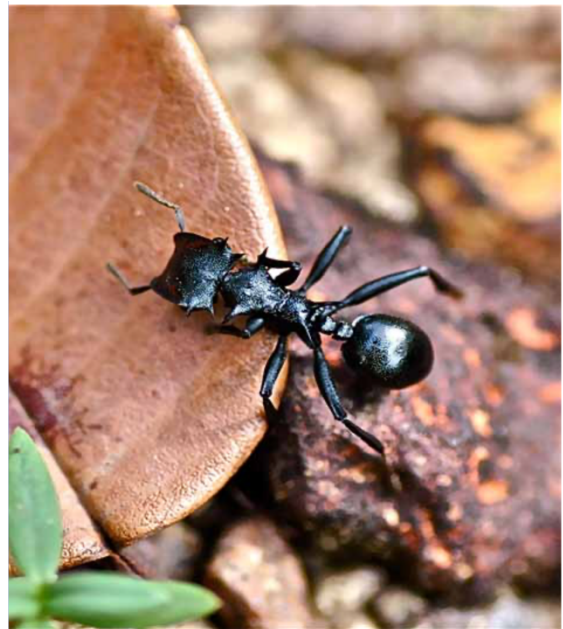


Photo Jean-Paul Lachaud

Ouvrière major de *Cephalotes atratus*. Lorsque leur nid est attaqué par des ennemis (souvent d'autres fourmis), plusieurs ouvrières major peuvent bloquer l'entrée de la galerie d'accès en juxtaposant leurs têtes en forme de bouclier.

Le polymorphisme joue également sur les capacités de stockage des aliments liquides. Cette tâche est effectuée, chez certaines espè-

ces à polymorphisme continu comme la fourmi pot de miel *Myrmecocystus mexicanus*, par les individus les plus grands de la colonie et, chez certaines espèces strictement dimorphiques comme les *Pheidole*, seulement par une partie des ouvrières *major* qui constituent alors une sous-caste à part. Chez la fourmi méditerranéenne *P. pallidula*, par exemple, les *major* « stockeurs » présentent un abdomen dilaté et un poids sec double de celui des *major* normaux ; de plus ils restent à l'intérieur du nid, ne manifestant plus aucun comportement défensif.

Chez les fourmis coupeuses de feuilles des genres *Acromyrmex*⁽⁴⁾ et *Atta*, c'est la taille des ouvrières qui est mise en cause, en grande partie, pour expliquer la répartition des tâches dans la société.



Photo Alex Wild
Cette ouvrière *major* d'*Atta sexdens* est en train de dé-couper, grâce à ses puissantes mandibules, une feuille qui, après broyage, servira de compost pour la meule à champignon.

Chez *Atta sexdens*, par exemple, le polymorphisme est continu et les plus grandes ouvrières (dont la largeur de tête dépasse 3 mm) sont des défenseuses ou soldats tandis que les grandes ouvrières *media* (dont la largeur de tête avoisine 2,2 mm) sont généralement des excavatrices ou bien des fourrageuses qui explorent, recrutent d'autres ouvrières vers de nouvelles zones de prospection, coupent les feuilles grâce à la puissance de leurs muscles mandibulaires et les transportent. Les petites ouvrières *media* (dont la largeur de tête est d'environ 1,4 mm) s'occupent essentiellement du broyage des feuilles avant leur incorporation dans la meule à champignon, de l'aménagement du nid, du nettoyage, du transport des ouvrières, de l'aide à l'éclosion des jeunes et des soins à la reine. Enfin les *minor* (largeur de tête voisine de 1,0 mm) se chargent de l'entretien de la meule et sont les seules, du fait de leur taille, à pouvoir pénétrer dans les alvéoles du champignon pour y récolter les hyphes

(fructification) qui servent à l'alimentation des larves. À l'extérieur, elles jouent de plus le rôle de gardes du corps en patrouillant sur les fragments de feuilles transportés par les ouvrières *media* afin de protéger ces dernières de l'attaque de mouches parasites. Ce rôle de la taille dans la division du travail se retrouve, sous une forme différente, chez certaines espèces lestobiotiques ou brigandes, qui nidifient à proximité (ou parfois même à l'intérieur des parois) des nids d'autres espèces dont elles pillent le couvain. Chez *Solenopsis fugax*, par exemple, ce sont les ouvrières *minor* qui se spécialisent dans le pillage, tandis que les *major* ont plutôt tendance à s'occuper des soins au couvain et du stockage des aliments. En effet, seules les *minor* (qui mesurent 1,5 à 2 mm) peuvent passer par les galeries d'accès au couvain de l'espèce étrangère, le diamètre de ces galeries étant suffisamment faible pour que des fourmis plus grosses ne puissent y pénétrer et venir envahir, à leur tour, le nid de *S. fugax*.

Le polyéthisme d'âge

Quelle que soit l'espèce, depuis les plus primitives jusqu'aux plus évoluées, et indépendamment de tout polymorphisme, tous les individus passent, au cours de leur vieillissement, par différentes spécialisations initialement localisées à l'intérieur du nid puis, progressivement, de plus en plus centrées sur l'extérieur.

Photo Jean-Paul Lachaud



Ouvrières de *Lasius niger* en train de récolter le miellat de pucerons.



Photo Alex Wild

Ouvrières major et minor de *Pheidole spadonia*.

Ainsi, chez la fourmi noire des jardins *Lasius niger*⁽⁵⁾, les jeunes ouvrières fraîchement écloses commencent par assumer la fonction de « receveuse » et stockent les régurgitations de liquides récoltés par des ouvrières plus âgées ce qui leur permet de devenir rapidement soigneuses de couvain, nourrissant les larves et les transportant. Au bout de quelques jours, elles deviennent fourrageuses et se chargent d'approvisionner la colonie, récoltant notamment le miellat des pucerons, et leur spécialisation en tant que pourvoyeuse ne fera que s'affirmer au fur et à mesure qu'elles vieilliront.

En général, cette chronologie dans l'apparition des différentes spécialisations fonctionnelles est corrélée à une maturation physiologique progressive de l'individu. Les jeunes ouvrières, qui travaillent à l'intérieur du nid et assurent les fonctions de nourrices ou de domestiques, présentent des ovaires et un corps gras bien développés ainsi que des glandes post-pharyngiennes et labiales (utilisées pour le nourrissage des larves) très actives. Au contraire, les ouvrières plus âgées, spécialisées dans le fourrageage, présentent, elles, une régression très importante des ovaires et du corps gras. Chez une espèce monomorphe comme la fourmi rouge *Myrmica rubra*, par exemple, on a pu

montrer que le volume des sécrétions des glandes mandibulaires et de la glande de Dufour (impliquées dans les mécanismes d'alarme et de recrutement) augmente avec l'âge des ouvrières, de même que leur pouvoir attractif. Cette évolution est à mettre en parallèle avec l'aptitude progressive des ouvrières à répondre à ces substances puisque les ouvrières fourrageuses, qui interviennent le plus dans le recrutement lors de la défense du nid ou de la récolte de nourriture, sont justement les individus qui peuvent non seulement émettre le plus de phéromone de piste mais également y répondre le mieux. Âgées de 0 à 3 jours, les ouvrières ne participent pas à la défense ; de 3 à 16 jours, elles sont capables de déposer une piste pour recruter des congénères ; de 16 jours à 6 mois, elles participent très activement au recrutement ; au-delà de 6 mois, elles assurent la défense proprement dite en attaquant les intrus.

Chez les espèces polymorphes, la mise en place de la plupart des spécialisations comportementales se fait également de façon progressive en fonction de l'âge. Ainsi, chez les soldats de *Pheidole pallidula*, le comportement de garde de la chambre à couvain apparaît dès le 3^{ème} jour après la naissance tandis que les premières tentatives de décapitation d'un intrus, à

l'intérieur du nid, par des soldats immatures n'apparaissent pas avant le 6^{ème} jour. Leur réalisation complète, aboutissant à une réelle décapitation, doit toutefois attendre le 10^{ème} jour alors que le comportement de garde à l'entrée du nid, qui commence à se manifester à partir du 11^{ème} jour, n'est correctement réalisé qu'au 15^{ème} jour. Enfin, les premiers déplacements à la limite du monde extérieur n'apparaissent qu'à partir du 17^{ème} jour, suivis de près, un jour plus tard, par les premiers comportements de recherche de nourriture.

Photo Jean-Paul Lachaud



Capture d'un charançon par une ouvrière spécialisée d'*Ectatomma tuberculatum* après une phase de chasse en « embuscade », typique chez cette espèce.

Dans certains cas, la spécialisation sur une tâche particulière peut se révéler cruciale pour le développement ultérieur d'une autre spécialité. Ainsi, chez *Ectatomma tuberculatum*⁽⁶⁾, l'apparition de chasseuses performantes utilisant la technique d'embuscade ne peut se faire que si les ouvrières sont passées préalablement par une spécialisation en tant que gardienne. C'est en effet au cours de cette période que leur « timidité » vis-à-vis de proies potentielles diminue pour faire place à de l'agressivité et qu'elles apprennent à capturer et manipuler ces proies. Ce rôle de l'expérience individuelle et de l'apprentissage dans le développement comportemental (ou éthogénèse) des individus est d'ailleurs fondamental dans la dynamique du polyéthisme d'âge. Si les individus chargés des tâches les plus compliquées (repérage d'une source de nourriture ou du nid dans un environnement complexe) ou les plus dangereuses (fourrageage, chasse, défense), sont les plus vieux (ce qui, accessoirement, a tendance à augmenter l'espérance de vie moyenne des

individus), ce sont également ceux qui ont eu le temps d'accumuler le plus d'expérience pour réaliser ces tâches. Ainsi, chez l'espèce néotropicale *Pachycondyla apicalis*⁽⁷⁾, ce sont les fourrageuses les plus âgées qui prospectent le plus loin du nid et qui sont aussi les plus efficaces dans la capture des proies. Chez *Ectatomma ruidum*⁽⁸⁾, ce sont également des fourrageuses déjà expérimentées qui réalisent la prouesse d'apprendre non seulement la localisation de plusieurs sources de nourriture sucrée mais également l'heure à laquelle ces sources sont disponibles.

L'idiosyncrasie

La physiologie interne liée à l'âge des individus ou l'expérience ne sont cependant pas les seuls facteurs responsables de la variabilité dans l'expression comportementale enregistrée au sein des sociétés. En effet, des ouvrières de même âge, possédant donc *a priori* le même état physiologique, et soumises aux mêmes conditions, ne vont pas forcément réagir de la même façon face à une situation pourtant apparemment identique. C'est ce que montre une expérience d'isolement (en présence seulement de cocons et de nourriture) réalisée 2 heures après leur naissance sur 50 ouvrières de la fourmi des bois *Formica polyctena*, toutes de même taille, nées le même jour et provenant de la même société. Dans de telles conditions, les réponses comportementales à un test de stress induisant le transport des cocons font apparaître une forte variabilité d'un individu à l'autre quant à la date d'apparition des premières réponses qui varie de 1 à 11 jours, ce qui démontre l'existence de seuils de réponse différents entre les individus.

L'étude de cette variabilité interindividuelle à l'intérieur de la société, c'est-à-dire dans une situation naturelle où les individus sont soumis à la pression sociale de leurs congénères, montre que ce phénomène n'est pas un simple artefact lié à l'isolement. De telles études reposent, bien sûr, sur l'emploi d'une méthode de marquage permettant de reconnaître chaque ouvrière individuellement de façon à suivre l'évolution de son comportement. Pour cela diverses méthodes ont été utilisées comme le dépôt de gouttelettes de peinture sur le thorax, la tête ou l'abdomen, ou bien le collage d'une pastille numérotée sur le thorax⁽⁹⁾.

Photo Jean-Paul Lachaud



Marquage d'un nid d'*Ectatomma ruidum* avec des pastilles numérotées (seules quelques ouvrières sont marquées ici). Au centre et en bas à gauche on remarque deux reines à proximité de deux larves et d'un paquet d'œufs qui, chez cette espèce, sont naturellement colorés en brun.

Grâce à ces méthodes de marquage individuel, on a pu montrer chez de nombreuses espèces que des individus de même âge peuvent, en réalité, se spécialiser dans des fonctions différentes et prendre le statut de nourrices, de nettoyeuses, d'inactives, ou même de fourrageuses. La répartition des tâches en fonction de l'âge n'est donc pas une règle absolue, mais simplement une tendance moyenne. De même chez les espèces polymorphes, comme *Atta sexdens* que nous avons vu précédemment, la division du travail n'est pas toujours rigoureusement associée à une taille particulière et l'on observe fréquemment un chevauchement des fonctions entre ouvrières de tailles voisines. L'expression du polyéthisme de caste peut donc aussi être très variable d'un individu à l'autre.

D'une façon générale, cette variabilité individuelle se traduit par le fait que les différents groupes de spécialistes qui constituent la société ne sont pas homogènes, même si en moyenne les individus constituant ces groupes présentent des caractéristiques communes importantes et effectuent, pour la spécialisation considérée, un niveau de performance supérieur à la moyenne de la colonie. Pour chaque groupe de spécialistes, l'analyse du niveau des perfor-

mances de chaque individu pour la spécialisation considérée montre une distribution continue allant des individus les plus performants aux individus les moins performants. Cette distribution met en relief l'existence de spécialistes « élites » qui, à l'occasion (notamment pour les espèces à faible effectif où le nombre de ces spécialistes élites est extrêmement réduit), peuvent se révéler des individus-clés dans la réalisation de certaines tâches vitales pour la colonie comme la chasse ou la défense. Cette variabilité apparaît également comme un élément majeur pouvant servir à expliquer en partie les mécanismes de régulation qui permettent aux fourmis de maintenir en équilibre leur organisation sociale. En effet, lorsque cet équilibre est rompu (à la suite de la disparition accidentelle d'une ou plusieurs ouvrières spécialisées dans une tâche, par exemple), la régulation sociale va s'effectuer sur la base de réponses individuelles qui dépendent d'une certaine pré-orientation vers la tâche à réguler. Certains individus sont plus aptes que d'autres à réaliser cette tâche et plus rapides à répondre à la nouvelle demande. Pour chaque individu, cette pré-orientation est la résultante de l'intégration de leur état physiologique, de leur expérience antérieure, de la pression sociale et

enfin, de la compétition qui s'exerce entre les membres de la société pour l'accès à cette tâche.

Photo Jean-Paul Lachaud



Fourrageuse d'*Ectatomma ruidum* suçant le jus d'un fruit tombé au sol. Elle peut également découper un morceau de pulpe pour le ramener au nid.

Cette brève revue, bien que très incomplète, permet de se rendre compte à quel point une analyse comparative de l'organisation sociale peut s'avérer complexe. C'est en nous référant à la complémentarité des analyses de la société dans sa globalité et des analyses fondées sur le comportement individuel que l'on peut concevoir les sociétés de fourmis (et d'autres insectes sociaux) comme d'excellents modèles des systèmes d'organisations biologiques. La remarquable intégration des individus dans le groupe social a d'ailleurs conduit, depuis longtemps, divers spécialistes à considérer ces sociétés comme de véritables « superorganismes », par analogie à la place et au rôle des cellules dans les organismes vivants.

Une caste morphologique particulière : les soldats

Du fait de la puissance de leurs muscles mandibulaires et, souvent, de la structure de leurs mandibules, les plus grandes ouvrières major de nombreuses espèces à polymorphisme continu sont généralement spécialisées dans la défense de la société et le démembrement de proies de grande taille ou difficiles à maîtriser, ce qui leur a valu le nom de « soldats ». Ceci est également le cas chez les espèces à polymorphisme discontinu comme les *Pheidole* ou les *Cephalotes* où les soldats proviennent d'une lignée génétiquement différente des ouvrières minor. Dans ce cas, l'expression du polymorphisme peut dépendre de facteurs écologiques comme la pression de compétition entre colonies de fourmis de la même espèce ou d'espèces différentes ou le degré d'adaptation à des niches écologiques très spécifiques, de facteurs physiologiques comme les taux de certaines hormones (hormone juvénile notamment) au cours du développement larvaire, mais également de facteurs génétiques. En général, les soldats présentent un effectif et un répertoire comportemental réduits. D'après la théorie ergonomique d'optimisation des castes, proposée par Oster & Wilson en 1978, il existerait une relation directe entre le nombre d'individus composant une caste et la taille de son répertoire comportemental. En fait, diverses études montrent que le répertoire comportemental des soldats n'est pas aussi réduit qu'il y paraît, mais dépend de plusieurs facteurs. D'une part, si on rapporte le répertoire comportemental des soldats au nombre d'observations réalisées – moins nombreuses dans cette caste que chez les minor du fait de son effectif réduit – celui-ci s'avère finalement presque aussi riche que celui des minor. D'autre part, si on supprime les ouvrières minor, les soldats se révèlent souvent aptes à exprimer des comportements qu'ils ne manifestaient pas en leur présence, et à effectuer certaines tâches (comme les soins au couvain) dont ils étaient exclus par les minor, plus aptes ou plus rapides à les réaliser en conditions normales. Enfin, en fonction de facteurs sociaux ou environnementaux, certains gènes peuvent venir moduler l'expression de comportements particuliers. Ainsi, chez *Pheidole pallidula* par exemple, on connaît un gène qui contrôle la production d'une enzyme (la protéine kinase G) qui, en faibles quantités, stimule le comportement de fourragement de la société alors qu'elle augmente spécifiquement le niveau d'agressivité des soldats quand elle est présente en fortes quantités.