

L'EXPLOITATION DES RESSOURCES CHEZ LES
FOURMIS: UN JEU DE HASARD ET D'AMPLIFICATION

J.L.DENEUBOURG⁺, M.PARRO*, J.M.PASTEELS[°]; J.C.VERHAEGHE[°]
et P.H. CHAMPAGNE*

SERVICE DE CHIMIE PHYSIQUE II (+)
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE ET CELLULAIRE (*, °)
UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES
1050 BRUXELLES (Belgique)

Mots-clés: communications, recrutement alimentaire, comporte-
ment probaliste, modèle mathématique

Résumé.

Deux améliorations sont apportées au modèle logistique décrivant le recrutement alimentaire chez les fourmis (équation 1). La première décrit le flux d'arrivée des ouvrières en fonction de leur probabilité de suivre une piste de concentration donnée (équation 4). La seconde précise la distribution des fourmis égarées (équation 5). Ces équations sont soit déduites de données expérimentales (4) soit confrontées à celles-ci (5).

Summary.

Two improvements are brought to the logistic model describing food recruitment in ants (equation 1). The first describes the flow of ants to the food source as a function of the concentration in trail pheromone (equation 4). The second specifies the distribution of the ants which have lost the trail (equation 5). Relations 4 and 5 were either deduced from experimental data (4), or compared to observed distribution (5).

(*) bénéficient d'un mandat I.R.S.I.A.

1. INTRODUCTION.

Il est bien établi actuellement qu'au niveau individuel, les fourmis présentent un comportement largement probabiliste. Malgré cela, des structures caractéristiques de l'espèce, se développent à l'échelle de la société. Le comportement constructeur des insectes sociaux est un exemple typique de cette dualité : (BRUINSMA (1979); CHAUVIN (1982); DENEUBOURG (1977); GRASSE (1967). Il est probable que le bruit dont l'intensité varie d'une espèce à l'autre, joue un rôle fondamental dans l'organisation de la société et possède une valeur adaptative: PASTEELS (1980) ; PASTEELS et al. (1982). Les labyrinthes présentés à la fig. 1 vont nous permettre de montrer, que la question de la valeur adaptative du comportement probabiliste se pose déjà au niveau individuel. Soit une fourmi au comportement déterministe qui applique les règles suivantes : tourner une fois à gauche, deux fois à droite et ainsi de suite ; faire demi-tour si un cul de sac est rencontré et recommencer la séquence précédente. Cette fourmi sortira rapidement du labyrinthe A mais restera prisonnière à tout jamais du labyrinthe B. Au contraire, une fourmi au comportement "stochastique" qui choisit son chemin au hasard finira toujours par sortir de n'importe quel labyrinthe.

Cet exemple montre que le comportement déterministe est capable du meilleur ou du pire selon le milieu, tandis que le comportement aléatoire peut être vu comme une réponse à l'imprévisibilité.

Un concept fondamental est cependant absent de cet exemple : l'amplification, PRIGOGINE et NICOLIS (1977). Celle-ci permet l'exploitation rapide d'une découverte mais se heurte aux erreurs dans la communication qui, elles, assurent à la société un flux d'innovations susceptibles d'être à leur tour amplifiées. Nous discutons ici la génèse et le rôle des erreurs dans le recrutement alimentaire. BARONI URBANI (1979); DE BRUYN (1977); MABELIS (1979); VERHAEGHE et DENEUBOURG (soumis à la publication) ont proposé pour sa description (ou pour celle du recrutement de déménagement) l'équation logistique qui donne de bons ajustements notamment dans le cas d'une source isolée :

$$\dot{X} = a X(N - X) - b X \quad (1)$$

où X est la population participant au recrutement, N le nombre potentiel pouvant y participer, a et b sont respectivement le taux de recrutement et le taux de retour au nid.

Nous présentons ici les éléments d'un modèle reposant sur les mêmes bases que l'équation logistique mais qui rend mieux compte des différentes étapes du recrutement et possède des propriétés que ne présente pas la logistique. Celle-ci en particulier ne tient pas compte des fourmis "égarées" explorant l'aire de récolte, ni du renforcement progressif de la piste. Dans ce nouveau modèle, le flux de fourmis atteignant la source Φ_a est proportionnel à Φ_s , le flux de fourmis quittant le nid, et à la probabilité de ne pas perdre la piste entre le nid et la source. Nous allons déterminer cette

probabilité qui varie énormément d'une espèce à l'autre : VERHAEGHE et al. (1980); VERHAEGHE (1982).

2. LA PROBABILITE DE QUITTER LA PISTE.

La distribution des distances parcourues par les fourmis sur une piste artificielle a été mesurée pour trois espèces : PASTEELS et VERHAEGHE (1974) pour Myrmica rubra ; VERHAEGHE (1982) pour Tetramorium impurum ; CHAMPAGNE (résultats non publiés) pour Tapinoma erraticum. Le nombre de fourmis quittant la piste après avoir parcouru une distance r est donné par :

$$\frac{dZ}{dr} = - K(r) Z(r) \quad (2)$$

où $Z(r)$ est le nombre de fourmis toujours sur la piste après avoir parcouru une distance r et $K(r)$ mesure la probabilité de quitter la piste à cette distance. La distribution des distances parcourues obtenues à partir des données expérimentales sont des exponentielles. K est l'inverse de la distance moyenne parcourue et est indépendant de la distance parcourue. (voir Tableau pour les valeurs de K)

La dépendance de K vis-à-vis de la concentration C n'a pu encore être déterminé avec certitude mais une dépendance de type puissance semble la plus satisfaisante.

$$K \propto C^{-\epsilon} \quad (3)$$

Nous écrivons pour $\dot{\Phi}_a$

$$\dot{\Phi}_a = X(N - E - X) e^{-K(C)L} \quad (4)$$

où L est la distance nid-source, E le nombre de fourmis perdues et $X(N - E - X)$ est égal à $\dot{\Phi}_s$.

Certaines fourmis égarées peuvent aussi atteindre la source ou en découvrir de nouvelles. Nous allons discuter maintenant la distribution des égarées autour de la piste.

3. DISTRIBUTION DES FOURMIS AUTOUR DE LA PISTE.

Un ensemble d'événement déterminent la distribution spatiale des fourmis (fig. 2). Nous avons retenu les hypothèses suivantes pour calculer celle-ci : (a) Ayant quitté la piste (parallèle à l'axe y) les fourmis en gardent la direction générale. Ceci n'est valable que peu de temps après le départ de la piste ; (b) perpendiculairement à celle-ci (axe x) elles exécutent une promenade aléatoire. D le coefficient de diffusion qui la caractérise est égale à $\frac{p^2v}{2}$ où p est une mesure de la distance parcourue sans changer de direction et v la vitesse des fourmis. Compte-tenu de ces hypothèses, la distribution des égarées en régime de stationnarité ou quasi-stationnarité (recrutement variant lentement) s'écrit :

$$E(x,y) = ke^{-kx} \int_0^x \frac{e^{ku}}{\left(\frac{4\pi Du}{v}\right)^{1/2}} e^{-\frac{vy^2}{4Du}} du \quad (5)$$

En comparant les moments de la distribution théorique et ceux de la distribution expérimentale donnée à la figure 2, on trouve que $K = 0.134$, $p = 1.6$ cm pour une distance nid-source de 7,5 cm donne une concordance satisfaisante. De plus l'équation (5) apporte déjà une information intéressante pour une situation multisource. Il existe une valeur de K qui va maximiser les rencontres entre fourmis égarées et sources

adjacentes. Ce K optimal est fonction de L, D et des distances entre sources.

4. DISCUSSION

Par rapport au modèle logistique (équation 1), les équation (4) et (5) décrivent respectivement le flux d'arrivée des ouvrières à la source en fonction de la concentration en phéromone le long de la piste et la distribution des ouvrières perdues. Ces améliorations du modèle sont particulièrement perceptibles dans une système à plusieurs sources de nourriture. L'exploitation de celles-ci pose des problèmes contradictoires : un recrutement précis permet l'exploitation rapide d'une source connue, par contre une dispersion des ouvrières augmente les chances de nouvelles découvertes. Il existe en théorie lors d'un recrutement vers des sources agrégées un niveau de bruit optimal qui minimise les temps d'exploitation: PASTEELS et al. (1982); DENEUBOURG, PASTEELS et VERHAEGHE (soumis pour publication).

Dans ce travail nous précisons la distribution et la proportion des fourmis perdues et nous montrons que celles-ci ne sont pas de simples constantes caractéristiques de l'espèce mais dépendent de la concentration en phéromone de piste. Ceci implique une plus grande dispersion des fourmis au début du recrutement et augmente ainsi les chances de découvertes à ce moment, ce qui paraît être un avantage évident pour la société. De plus étant capable de moduler le dépôt de phéromone de piste en fonction des circonstances : HANGARTNER (1970),

les fourmis doivent être capables d'ajuster leur recrutement et leur dispersion en fonction des caractéristiques des sources découvertes. La variation du seuil de détection de la phéromone doit conduire au même résultat. M. PARRO (1981) a montré qu'une société de Tetramorium impurum exploite préférentiellement une source plus concentrée de sucre même si celle-ci est découverte au cours de l'exploitation d'une autre moins concentrée. Il sera décrit ailleurs le comportement de sociétés en présence de plusieurs sources tant expérimentalement que théoriquement, ceci à l'aide d'un modèle basé sur les équations (4) et (5).

Lorsque l'exploitation porte sur des sources agrégées, intuitivement la dispersion optimale des insectes recrutés doit être plus grande si l'agrégat est proche du nid. Ceci semble réalisé chez Tetramorium impurum : la découverte des graines dispersées proches du nid semble déclencher une simple excitation (recrutement sans information directionnelle) : G. Joosens (communication personnelle), par contre des graines tombées de touffes de graminées situées à plus de 3 m du nid déclenche un recrutement directionnel : ROISIN (1982). Ceci n'est pas sans rappeler le passage chez l'abeille d'une danse en rond (non directionnelle) pour des sources proches à une danse en 8 (directionnelle) pour des sources lointaines : VON FRISCH (1967). Ceci peut être une adaptation à l'exploitation de sources temporaires souvent agrégées (fleurs de plantes herbacées).

Enfin, il n'est pas exclus que les recrutements en tandem,

groupe et masse des fourmis soient également un moyen de varier la précision de la communication et une adaptation écologique. La distribution, la taille et le degré de permanence des sources de nourriture ne sont pas les seuls paramètres influençant l'efficacité du recrutement. La population, la biomasse et le polymorphisme d'une colonie en sont d'autres qui seront analysés ultérieurement.

REFERENCES

- BARONI-URBANI C., 1979, - L'Ecologie des fourmis : problèmes et perspectives. C.R. U.I.E.I.S., Lausanne: 1-15.
- BRUINSMA O.H., - An analysis of the building behaviour of the termite Macrotermes subhyalinus. Ph. D. Landbouwhogeschool, Wageningen.
- CHAUVIN R., 1982 - Les Sociétés Animales - P.U.F. Paris.
- DE BRUYN G.J., 1977 - A Comparative study of recruitment in ants, 8th Intern. Congress U.I.S.S.I., Wageningen : 292-293.
- DENEUBOURG J-L., 1977 - Application de l'ordre par fluctuations à la description de certaines étapes de la construction du nid chez les termites. Insectes sociaux 24(2) : 117-130.
- FRISCH (VON) K., 1967 - The dance language and orientation of bees (tr. Chadwick) - Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- GRASSE P.P., 1967 - Nouvelles expériences sur le termite de Müller (Macrotermes Müller) et considérations sur la

- théorie de la stigmergie. Insectes Soc. 6 : 41-83.
- HANGARTNER W., 1970 - Structure and variability of the individual odor trail in Solenopsis geminata Fabr , Experientia 26 : 111-120.
- MABELIS A.A., 1979, Nest splitting by the red wood ant (Formica polyctena), Neth. J. of Zool. 29(1) : 109-125.
- NICOLIS G. and PRIGOGINE I, 1977 - Self-organization in Non-equilibrium Systems, Wiley, New York.
- PARRO M., 1981 - Valeur adaptative du comportement probabiliste lors du recrutement alimentaire chez Tetramorium impurum (Hym. Formicidae) Mem. de Lic. U.L.B.
- PASTEELS J.M., 1980 - Données récentes et perspectives dans l'étude des communications chimiques chez les insectes sociaux - Biol. ecol. mediter. 7 : 137-142.
- PASTEELS J.M. et VERHAEGHE J.C., 1974 - Dosage biologique de la phéromone de piste chez les fourrageuses et les reines de Myrmica rubra, Insectes Soc. 21 : 167-180.
- PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C. and DENEUBOURG J.L., 1982 - The adaptative value of probabilistic behavior during food recruitment in ants : experimental and theoretical approaches - The Biology of Social Insects. Proc. of the 9th Congress of I.U.S.S.I., Boulder Col.
- ROISIN Y., 1982 - Eco-ethologie de l'approvisionnement du nid chez les Tetramorium belges (Hym. Formicidae) Mem. de Lic. U.L.B.
- VERHAEGHE J.C., 1982 - Food Recruitment in Tetramorium impurum

(Hym. Formicidae), Insectes Soc. 29(1) : 67-85.

VERHAEGHE J.C, CHAMPAGNE P. et PASTEELS J.M., 1980 - Le recrutement alimentaire chez Tapinoma erraticum, Biol. Ecol. Mediter. 7 : 167-168.

Tableau.

concentration	M. Rubra	T. erraticum	T. impurum
1.	0.0321		
0.2		0.0883	
0.1	0.0469	0.0704	0.0169
0.05		0.2228	
0.033			0.0744
0.02		0.3092	
0.01	0.0904	0.3891	
0.005		0.5854	
0.0033			0.1567
0.001	0.2834	0.6172	0.3981
0	0.4863	0.4523	0.7821

Concentration : glande/piste. Pour *Myrmica* et *Tetramorium* : gl.à poison, pour *Tapinoma* : gl.sternale. K en cm⁻¹.

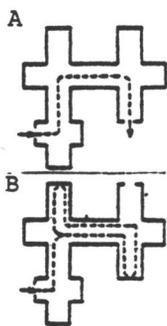


Figure 1

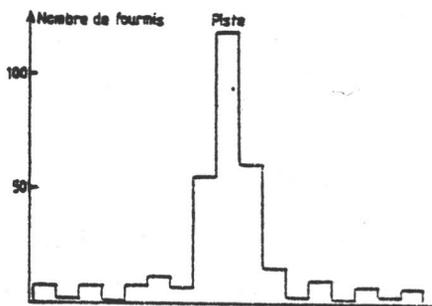


Figure 2

(D'après les données de M. Parro)