

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 113-119, Ed. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

DE L'ANALYSE DES MECANISMES INDIVIDUELS AUX MODELES
DE COMPORTEMENT GLOBAL CHEZ LES FOURMIS

par

Jean-Claude VERHAEGHE, Jean-louis DENEUBOURG+,
Philippe CHAMPAGNE^o et Jacques M. PASTEELS

Departement de Biologie Animale

at

Service de Chimie Physique II -

Faculté des Sciences

Université Libre de Bruxelles

8-1050 Bruxelles

^o boursier I.R.S.I.A.

Résumé: L'étude du fonctionnement de la société de fourmis peut se faire à deux niveaux complémentaires qui sont d'une part l'analyse du comportement individuel et d'autre part l'étude du comportement global. La modélisation permet de relier ces deux niveaux. Lorsque deux sources de nourriture identiques en tous points (qualité, volume, distance au nid...) sont présentées à une colonie de *Tetramorium caespitum* celle-ci sélectionne l'une des deux sources et l'exploite beaucoup plus intensément que l'autre. La source surexploitée est choisie au hasard. Nous montrons ici comment l'utilisation d'un modèle permet de mettre en évidence les comportements individuels qui génèrent ce phénomène collectif.

Mots-clés: *recrutement, comportement, modèles mathématiques, Formicidae.*

Summary: From the analysis of individual mechanisms to the models of global behaviour in the ants.

Two complementary levels are necessary to study the dynamic and the organization of the ants societies: the individual level and the collective level. Mathematical models are the tools which link these two levels. When two identical food sources (same dimension, same quality, same distance to the nest,...) are presented to a colony of *Tetramorium caespitum* the colony selects one food source which is much more exploited. The selection of this source is a random process. We show here how a mathematical model is able to explain this collective phenomenon from experimental observations of individual behaviour.

Key-words: *recruitment, behaviour, mathematical models Formicidae.*

"... it follows that the reconstruction of mass behavior from a knowledge of the behavior of single colony members is the central problem of insect sociology..."

E.O. WILSON "The insect societies", 1971.

INTRODUCTION

Nous avons, depuis quelques années, développé deux voies d'approche du fonctionnement de la société qui, pour être complémentaires, se basent néanmoins sur des techniques très différentes tant sur le plan expérimental que théorique (VERHAEGHE et DENEUBOURG, 1983; DENEUBOURG et al., 1982; PASTEELS et al., 1982; DENEUBOURG et al., 1983). La première est l'étude du comportement individuel. Les techniques utilisées, dont le détail est donné dans ce même compte-rendu (CHAMPAGNE et al.), aboutissent à formuler soit des matrices de transitions comportementales, soit des lois régissant telle ou telle partie du comportement. La seconde est l'étude du comportement global de la société. Ici les paramètres mesurés sont d'ordre macroscopique: ils concernent des flux ou des populations d'ouvrières. L'outil permettant de relier ces deux niveaux d'observation est bien entendu, le modèle mathématique qui doit être basé autant que possible sur des mécanismes au niveau individuel et simuler raisonnablement les observations faites au niveau global et ce, dans un spectre de conditions expérimentales aussi larges que possible.

Les deux exemples que nous allons évoquer concernent le recrutement alimentaire chez les fourmis et il est nécessaire avant de les aborder de rappeler la forme du modèle déjà utilisé (VERHAEGHE and DENEUBOURG, 1983)

$$\dot{X} = aX \quad (N-X) \quad -bX \text{ (terme de départ)} \quad (I)$$

terme terme de saturation
d'arrivée

Le recrutement alimentaire: terme de départ.

La forme du terme de départ est l'expression de deux hypothèses minimales: -d'une part qu'il n'y a pas interaction entre ouvrières à la source en ce qui concerne leur départ, car dans le cas contraire, b deviendrait une fonction de X , -d'autre part que la probabilité de quitter la source reste constante au cours du temps car dans le cas contraire il eut fallu écrire $b = f(t, \beta)$, β étant ici la durée de l'acte. Précisons d'emblée qu'en ce qui concerne la cohésion du modèle avec les observations au niveau global, cette forme donne entière satisfaction, dans toutes les conditions expérimentales testées jusqu'à présent.

Voyons maintenant quels enseignements l'étude du comportement individuel peut nous apporter concernant les interactions individuelles à la source, la réponse ne peut venir que de l'étude de ces interactions elles-mêmes, et/ou, indirectement, de l'adéquation du modèle aux observations macroscopiques. Le second point peut être mis en rapport avec les études que nous avons récemment menées sur les durées des actes d'une séquence comportementale. Le taux de départ des ouvrières étant fonction de la durée du temps de boisson, voyons comment évolue une population de X_0 ouvrières qui ont commencé à boire en même temps (fig. 1).

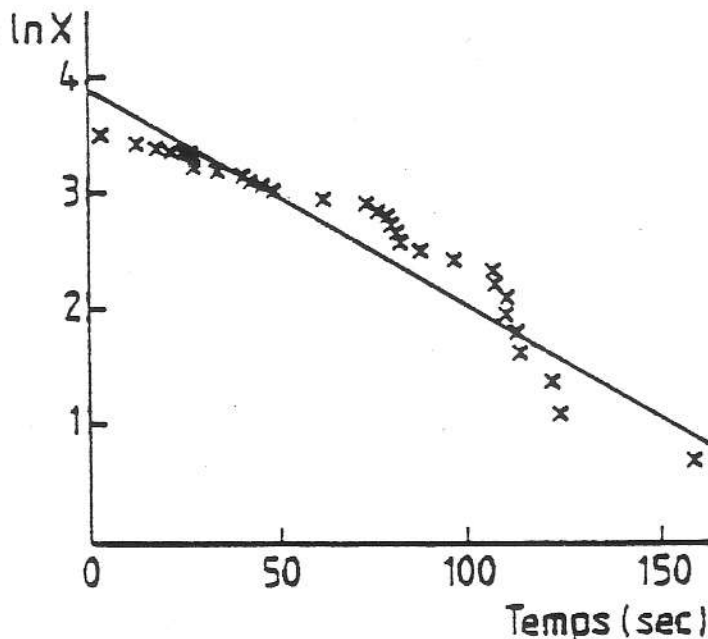


Figure 1 : Décroissance du nombre de fourmis (X) à la source en fonction de leur temps d'alimentation. Conditions expérimentales: 0.1 M saccharose, territoire inconnu.

Cette population connaît une décroissance exponentielle: $X = X_0 e^{-\frac{t}{b}}$. Incidemment, cette loi se vérifie pour tous les actes ayant une durée mesurable chez *Tetramorium*, *Tapinoma* et *Leptothorax*. La décroissance exponentielle est pour certains actes précédée d'une phase de latence. L'analyse individuelle confirme donc que la probabilité de quitter un acte est une constante et le modèle se trouve ainsi conforté. Selon que les mesures sont faites au départ de la source ou à l'entrée du nid, le terme b dépend de la durée d'un acte (boire) ou d'une succession d'actes (début de boisson jusque entrée au nid), et représente l'inverse du temps moyen correspondant.

On peut montrer que dans ce dernier cas aussi, la courbe de décroissance peut être approximée par une exponentielle.

Le recrutement alimentaire: terme d'arrivée.

De nouvelles observations macroscopiques ont récemment mis en cause la forme du terme d'arrivée tel qu'il est présenté dans l'équation (I). L'expérience décisive était la suivante (PARRO, 1982). Deux sources équidistantes et identiques sont présentées simultanément à un nid de *Tetramorium caespitum*. On peut aisément décrire cette situation grâce à un système d'équations du type:

$$\dot{X} = aX (N-X-Y-E) - bX + cE \quad (\text{II},a)$$

$$\dot{Y} = aY (N-X-Y-E) - bY + cE \quad (\text{II},b)$$

$$\dot{E} = (a'X + a'Y)(N-X-Y-E) - qE - 2cE \quad (\text{II},c)$$

où E sont les fourmis "égarées": elles ont été recrutées, sont sorties du nid et ont perdu la piste. qE est leur terme de retour spontané au nid et cE le terme de redécouverte par hasard des sources. Ce système répond à la forme générale de l'équation (I). Il admet comme unique solution l'exploitation égale des deux sources. Ceci est démenti par l'expérience qui montre une surexploitation d'une source par rapport à l'autre dans la plupart des conditions expérimentales.

Quels éléments avons-nous ignorés dans le système II ? Rappelons que *T. caespitum* utilise une stratégie de recrutement par groupe et que le premier système décrit parfaitement cette stratégie. Nous avons cependant constaté que chez cette espèce, le recrutement de groupe évolue vers un recrutement de masse au fur et à mesure que la population d'ouvrières s'accroît autour de la source (VERHAEGHE, 1982). Or dans un recrutement de masse, c'est la piste qui est le moteur essentiel. Par quel biais la piste va-t-elle influencer sur l'arrivée des ouvrières à la source? La probabilité d'atteindre l'extrémité d'une piste (P) (= fraction d'individus recrutés arrivant à la source) est une fonction croissante de la quantité de phéromone de piste (C) (DENEUBOURG et al., 1982).

Il faut donc remplacer a, le taux de recrutement dans (I) et (II) par $a^{\circ}P$ où a° représente le taux d'ouvrières sortant du nid. La dépendance de P en C est prise de la forme:

$$P = \frac{C}{g + C}$$

où g est un facteur qui contrôle la probabilité de suivre la piste en fonction de sa concentration. En supposant que celle-ci est proportionnelle à X ($C = RX$) nous obtenons:

$$P = \frac{X}{g + X} \quad \text{et } 1-P = \text{probabilité de se perdre} = \frac{g}{g + X}$$

En fait, la dépendance de la probabilité en fonction de la concentration est plus complexe que celle proposée ici. Nous l'avons simplifiée dans un souci de clarté mais le lecteur désirant connaître le détail de cette équation peut se référer à DENEUBOURG et al. (1982). En remplaçant a par $a^{\circ}P$ dans le système (II), celui-ci devient:

$$\dot{X} = \frac{X^2}{g + X} (N-X-Y-E) - bX - cE \quad (\text{III},a)$$

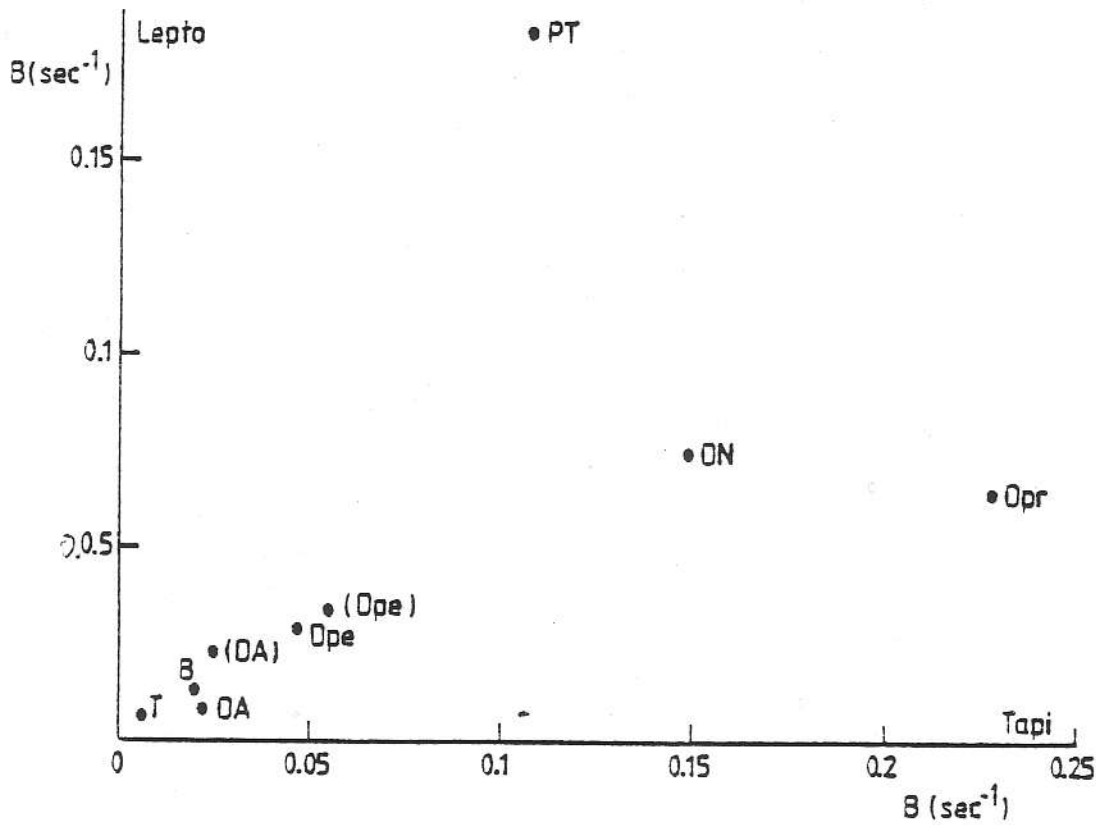


figure 2 : relations entre durée de vie des actes chez Tapinoma erraticum et Leptothorax unifasciatus dans les mêmes conditions expérimentales (1 M saccharose, substrat inconnu). Chaque acte est caractérisé par deux valeurs -l'inverse de son temps moyen chez Leptothorax (axe vertical) et chez Tapinoma (axe horizontal). Légendes des actes: B: boire; DPr et DN: déplacements à proximité de la source et dans le nid; DA et (DA): déplacements sur l'aire de récolte avant entrée au nid et après sortie du nid; DPe et (DPe): déplacements à la périphérie du nid avant entrée au nid et après sortie; PT et T: position de trophallaxie et trophallaxie.

$$\dot{Y} = \frac{\alpha Y^2}{g + Y} (N-X-Y-E) - bY - cE \quad (\text{III,b})$$

$$E = \left(\frac{\alpha gX}{g + X} + \frac{\alpha gY}{g + Y} \right) (N-X-Y-E) - pE - 2cE \quad (\text{III,c})$$

Ce type d'équation permet alors de rendre compte du phénomène de bifurcation et de sélection d'une des deux sources car pour certaines conditions les fluctuations qui se produisent spontanément dans le système pourront être amplifiées (NICOLIS et PRIGOGINE, 1977). La différence majeure par rapport au système (II) réside dans le fait que le terme de recrutement a est devenu une fonction non linéaire, ce qui d'un point de vue biologique implique une communication plus complexe entre les individus.

En conclusion, le modèle mathématique, qui prétend jeter un pont entre les observations faites au niveau macroscopique et au niveau microscopique tire sa substance des lois observées à ces niveaux sans pouvoir négliger jamais ni l'un, ni l'autre. Par son essence, il est prédictif en ce qui concerne les phénomènes macroscopiques mais il permet également de soupçonner des mécanismes au niveau individuel en suggérant certaines de leurs caractéristiques sur le plan mathématique.

Le niveau communautaire.

Les modèles mathématiques peuvent également permettre de comprendre des situations plus complexes telles que l'exploitation simultanée d'un même champ trophique par des sociétés appartenant à plusieurs espèces. Là aussi, l'étude du comportement individuel fournit de précieuses indications pour l'élaboration de modèles plurispécifiques.

La figure 2 compare, acte par acte, les performances de deux espèces sympatriques. Comme on le voit, une espèce est plus rapide que l'autre et ce pour presque tous les actes.

La compréhension de telles différences systématiques entre espèces sympatriques s'avère indispensable pour interpréter les cinétiques de recrutement dans le cas de compétition pour un même champ trophique.

REMERCIEMENTS: Nous tenons à remercier Messieurs les Professeurs Prigogine et Nicolis pour leurs suggestions fructueuses et l'enthousiasme qu'ils ont manifesté pour ce travail.

Références

- DENEUBOURG J.L., PASTEELS J., VERHAEGHE J.C., 1983.- Probabilistic behaviour of ants: A strategy of errors? *J. Theor. Biol.* à paraître.
- DENEUBOURG J.L., PARRO M., PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C., CHAMPAGNE P., 1982.- L'exploitation des ressources chez les fourmis: un jeu de hasard et d'amplification. In *La communication chez les insectes sociaux*. A. de HARO et X. ESPADALER eds, Presses Univ. Autonoma Barce lone, 97-106.
- NICOLIS G., 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*. Mémoire Licence, Université libre de Bruxelles, Bruxelles.
- PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C., DENEUBOURG J.L., 1982.-The adaptative value of probabilistic behavior during food recruitment in ants: experimental and theoretical approach. In "*The Biology of social insects*." M.D. BREED, C.D. MICHENER, H.E. EVANS eds. Westview Press, Boulder Colorado, 297-301.
- VERHAEGHE J.C., 1982.- Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hym. Formicidae), *Insectes Soc.*, 29, 67-85.
- VERHAEGHE J.C., DENEUBOURG J.L., 1983.- Experimental study and modelling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). *Insectes Soc.*, 30, 347-360.
- WILSON E.O., 1972.- *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard, University Press, Cambridge, Massachusetts.