

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 31-37, Ed. SF UIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

TECHNIQUES D'ETUDE DES SEQUENCES COMPORTEMENTALES
APPLIQUEES A L'ANALYSE DU RECRUTEMENT ALIMENTAIRE
CHEZ LES FOURMIS

par

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

Departement de Biologie Animale

et

Service de Chimie Physique II -

Faculté des Sciences

Université Libre de Bruxelles. B-1050 Bruxelles

(^o Boursier I.R.S.I.A)

Résumé: Le comportement de la recruteuse de *Tapinoma erraticum* est décrit quantitativement à l'aide d'un système d'équations stochastiques. Cette méthode s'avère prometteuse notamment dans la mesure du composant stochastique du comportement et de ses variations en fonction des conditions écologiques ou d'espèce à espèce. En particulier, il résulte de ce travail que la définition d'une séquence comportementale typique pour la présente espèce s'avère être une notion illusoire.

Mots-clés: *Tapinoma erraticum*, recrutement, diagramme séquentiel, séquences comportementales, modèles mathématiques, *Formicidae*.

Summary: Techniques for the study of behavioural sequences, applied to the recruitment in ants.

Classical stochastic equations are used to describe the sequential behaviour of *Tapinoma erraticum*'s recruiter. Three conditions have been analyzed: food source 1 M sugar, known substratum; food source 1 M sugar, unknown substratum;*. From the observation of 25 ants, the matrix of transition probabilities has been computed. The transition processes are taken as first order Markov. The interest of this model is a measure of the noise in the recruiter behaviour, the determination of the relation between noise and ecological situation and interspecific comparisons

It appears that *T. erraticum* shows small variations in its observable behaviour from one condition to another. It results also from these first calculations that the concept of a typical behavioural sequence found in the literature for other species is for *T. erraticum* an illusion.

key-words: *Tapinoma erraticum*, recruitment, flow diagram, behavioural sequences, mathematical models, *Formicidae*.

INTRODUCTION

Les fourmis ont développé de multiples stratégies en vue d'une exploration optimale de leur milieu. Celle-ci implique différents comportements en relation avec l'écologie des espèces considérées. Des paramètres tels que population du nid, polycalie, agressivité, vitesse des fourmis, permanence des sources, régime alimentaire, ... doivent être pris en considération. La composante aléatoire du comportement joue elle aussi un rôle important (PASTEELS and al., 1982; DENEUBOURG and al., 1983).

* food source 0.1 M sugar, unknown substratum.

Dans une large mesure, la récolte de la nourriture fait appel à des stratégies de recrutement classiquement répertoriées selon trois modes: tandem, groupe et masse. Cependant il a été démontré que deux de ces modes peuvent chez certaines espèces se succéder de manière progressive au cours du recrutement (VERHAEGHE, 1982; DE GEYTER, 1982). Nous considérons cette classification comme idéalisée, les trois modes se distribuant selon un continuum.

Deux approches complémentaires sont utilisées pour analyser le recrutement. D'une part, l'étude au niveau individuel essaie de fractionner et de déterminer les mécanismes mis en jeu. D'autre part, celle au niveau de la société. Dans le présent travail, nous analysons le comportement individuel d'une ouvrière de *Tapinoma erraticum* découvrant une source de nourriture.

METHODES

Les fourmis sont disposées dans un nid d'observation de façon à pouvoir suivre en permanence un individu quelconque (VERHAEGHE, 1982). Nous avons considéré les aires topographiques et temporelles suivantes:

- Aire de récolte avant entrée au nid;
- Périphérie du nid avant entrée au nid;
- Intérieur du nid;
- Périphérie du nid après sortie du nid;
- Aire de récolte après sortie du nid.

La périphérie du nid et le nid occupent approximativement la moitié du bac d'élevage. L'autre moitié forme l'aire de récolte, qui selon qu'elle est recouverte* ou non, constitue de ce fait un substrat connu ou inconnu. Au cours de l'observation la recruteuse peut revenir à la nourriture à plusieurs reprises. Un cycle est défini comme la succession des comportements manifestés par la recruteuse à partir du moment où elle découvre la source jusqu'au moment où elle y revient en ayant transité par le nid.

Trois conditions expérimentales sont étudiées: Source saccharose 1 M sur substrat neuf; source saccharose 1 M sur substrat connu; source saccharose 0.1 M sur substrat neuf.

Nous avançons l'hypothèse que toute transition comportementale ne dépend que du comportement de départ (chaîne de Markov d'ordre 1). Il s'en suit que les résultats sont agencés en une matrice de probabilité de transition carrée, dont le diagramme séquentiel donne une représentation graphique.

Diagramme séquentiel

Le bruit semble relativement important mais il est impossible à ce niveau d'en avoir une mesure ou une interprétation (fig.1).

Le diagramme séquentiel forme un réseau d'enchaînement des comportements duquel il est impossible de déduire une séquence aboutissant à la description d'une chaîne comportementale typique.

Analyse du réseau comportemental à l'aide d'un modèle

Afin d'essayer d'obtenir une mesure de la composante probabiliste du comportement de la recruteuse, de dégager des paramètres permettant de décrire de manière synthétique les séquences comportementales et de procéder à des comparaisons

* d'une feuille de papier calque avant l'expérience

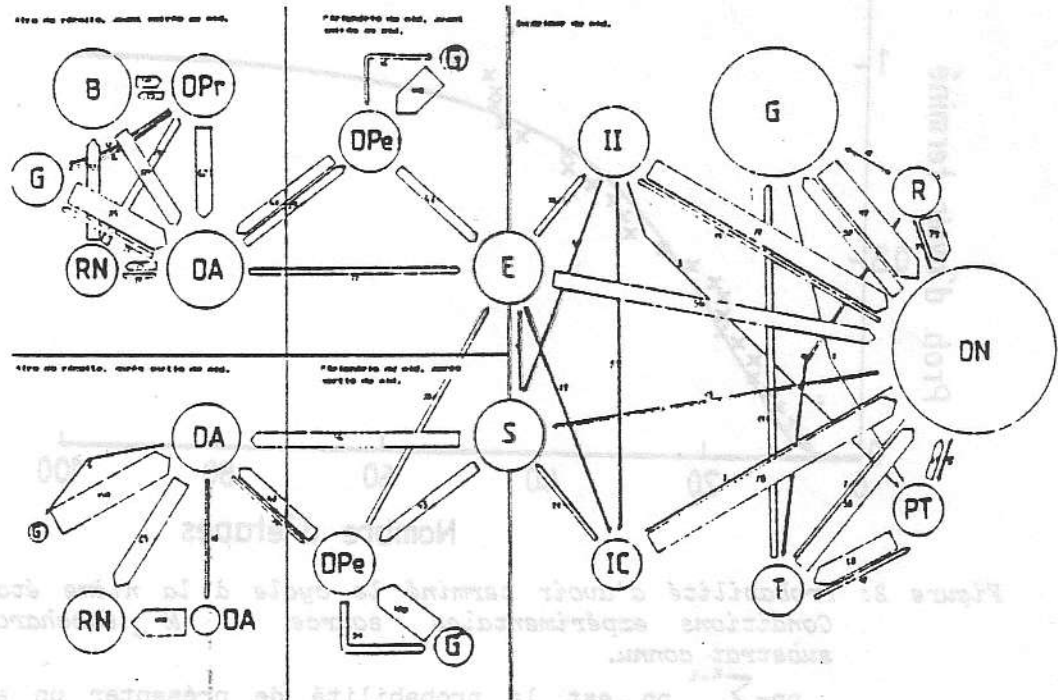


Figure 1: diagramme séquentiel de *T. erraticum*:

Conditions expérimentales: source 1 M saccharose, substrat connu. Légende des actes: B:boire; Dpr, DA, Dpe et DN: déplacement respectivement à proximité de la source, sur l'aire de récolte, à la périphérie du nid et dans le nid; II et IC: invitation individuelle et collective; PT et T position de trophallaxie et trophallaxie; G: autonettoyage; RN: retour à la nourriture; E et S: entrée du nid et sortie du nid; R: reconnaissance; A: arrêts. L'épaisseur des flèches est proportionnelle aux probabilités de transition. Celles-ci sont données (multipliées $\times 100$) par les chiffres au-dessus des flèches.

interspécifiques, nous avons établi un système d'équations stochastiques. Ce modèle décrit de manière séquentielle, étape par étape, le comportement de la recruteuse en considérant les actes comme instantanés. Une description temporelle, prenant en compte la durée de vie des actes a été également développée, mais nous ne traitons ici que du mode séquentiel.

Probabilité comportementale

Soit p_{ni} la probabilité qu'à la même étape la recruteuse manifeste le comportement i :

$$p_{ni} = \sum_{j=1}^k p_{n-1,j} \Psi_{ji} \quad (I)$$

ou Ψ_{ji} est la probabilité de transition de j vers i . L'acte

1 est le comportement de départ (boire) et k l'acte retour à la nourriture en fin de cycle.

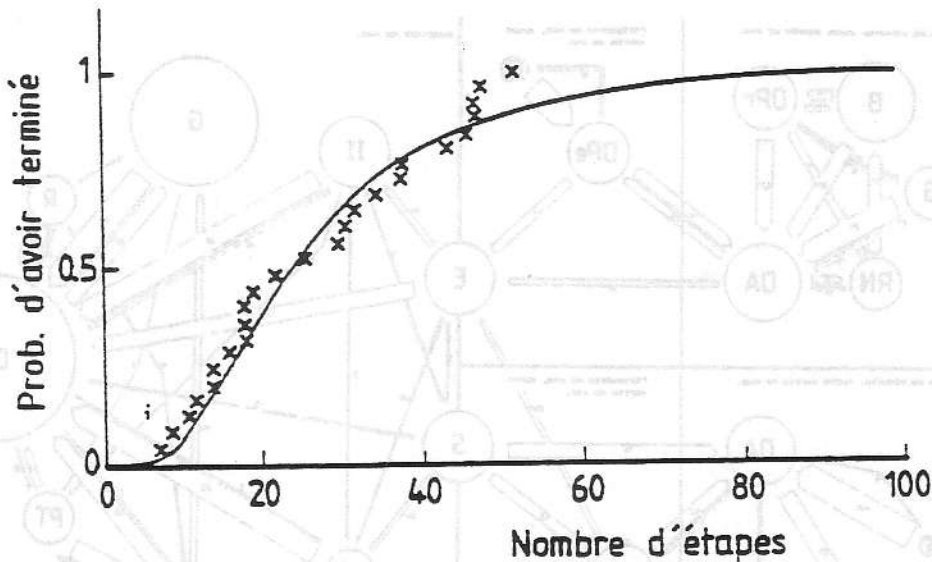


Figure 2: Probabilité d'avoir terminé le cycle à la nième étape. Conditions expérimentales source 1 M saccharose, substrat connu.

$p_n = \sum_{i=1}^{k-1} p_{ni}$ est la probabilité de présenter un acte quelconque à la nième étape et $1 - p_n$ celle d'avoir terminé le cycle à cette étape. (fig.2).

L'accord entre les résultats expérimentaux et théoriques montre que le modèle reproduit l'expérience et que l'hypothèse markovienne est une bonne approximation.

Séquences comportementales et leur probabilité

La probabilité de réalisation d'une séquence quelconque peut être calculée à partir de la matrice des probabilités de transitions comportementales. La probabilité d'une séquence particulière allant de 1 à k en m étapes en passant par les actes a, b ... est donnée par:

$$Q = \Psi_{1a} \Psi_{ab} \Psi_{bc} \dots \Psi_{xk}$$

La figure 3 donne le classement des probabilités des séquences (limité arbitrairement aux séquences de probabilité supérieure à 10^{-4}) et la probabilité cumulée de celles-ci. Chaque séquence a une probabilité de réalisation maximale très faible (10^{-3}) et la probabilité cumulée des quelques 300 séquences les plus probables n'atteint pas 0.1. Ce calcul prédit que 90% des observations possibles seront donc constituées d'une multitude de séquences de probabilité excessivement faible.

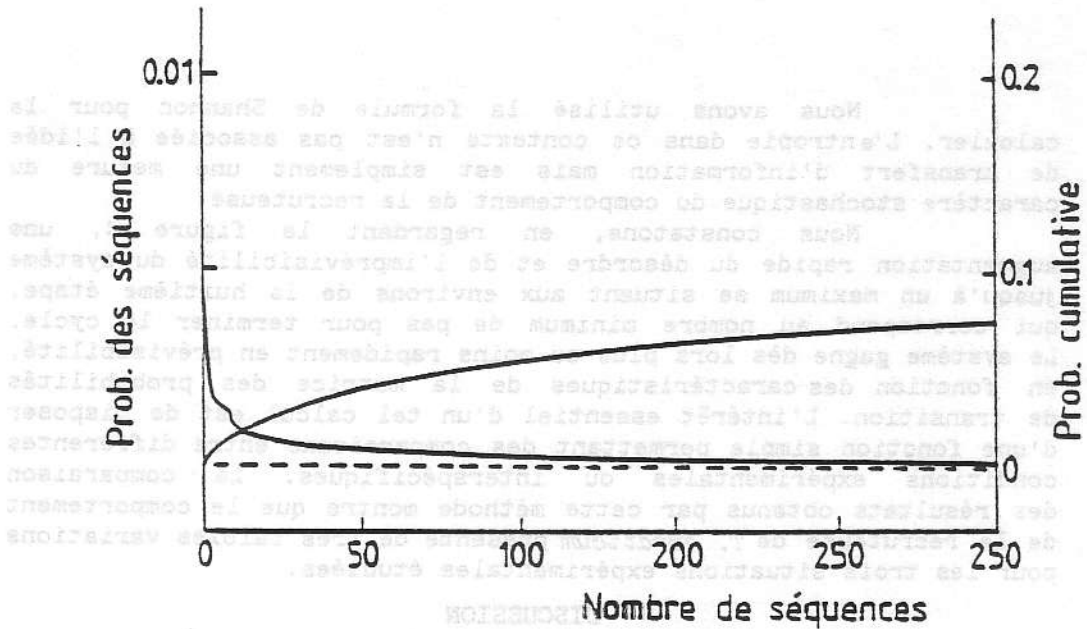


Figure 3: Probabilité des séquences et probabilité cumulative.
 Conditions expérimentales: source 1 M saccharose, substrat connu.

Signalons que pour *T.erraticum* une séquence très probable est généralement constituée d'un nombre minimum d'actes (pratiquement ceux nécessaires pour terminer le cycle, et que certains comportements importants dans le déroulement du recrutement (par exemple l'invitation) peuvent ne pas y être présents. Une séquence très probable n'est donc pas nécessairement une séquence plus efficace que les autres.

Entropie de la séquence comportementale de la recruteuse

Une mesure de l'aspect stochastique du comportement de la recruteuse peut être obtenue à partir du calcul de l'entropie en fonction du déroulement du cycle (fig.4).

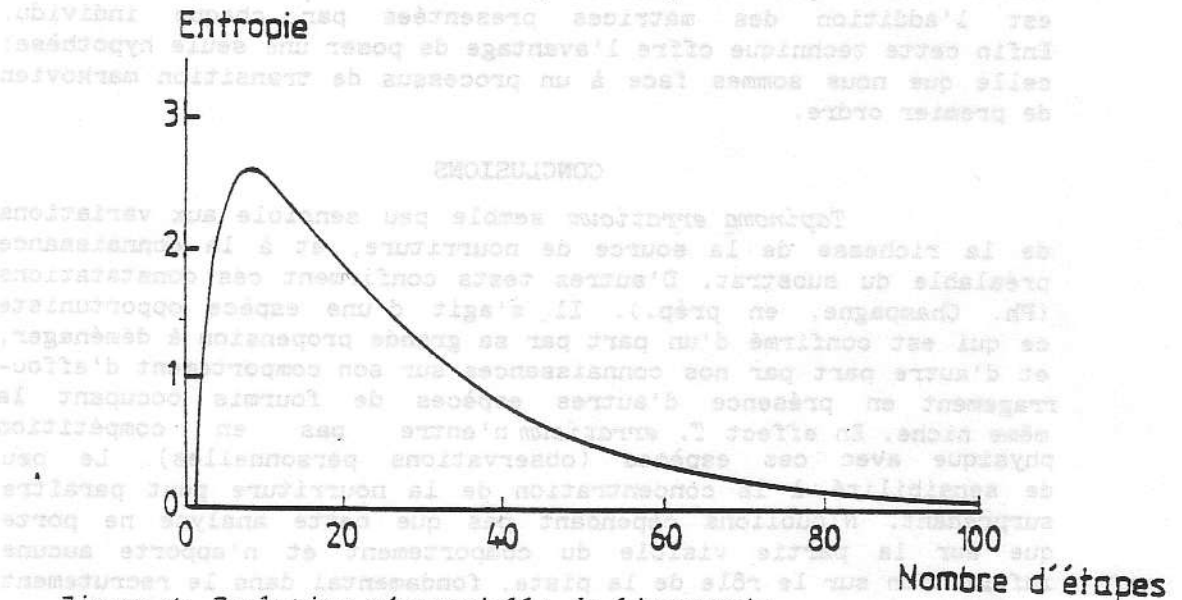


Figure 4: Evolution séquentielle de l'entropie.
 Conditions expérimentales: source 1 M de saccharose, substrat connu.

Nous avons utilisé la formule de Shannon pour la calculer. L'entropie dans ce contexte n'est pas associée à l'idée de transfert d'information mais est simplement une mesure du caractère stochastique du comportement de la recruteuse.

Nous constatons, en regardant la figure 4, une augmentation rapide du désordre et de l'imprévisibilité du système jusqu'à un maximum se situant aux environs de la huitième étape, qui correspond au nombre minimum de pas pour terminer le cycle. Le système gagne dès lors plus ou moins rapidement en prévisibilité, en fonction des caractéristiques de la matrice des probabilités de transition. L'intérêt essentiel d'un tel calcul est de disposer d'une fonction simple permettant des comparaisons entre différentes conditions expérimentales ou interspécifiques. La comparaison des résultats obtenus par cette méthode montre que le comportement de la recruteuse de *T. erraticum* présente de très faibles variations pour les trois situations expérimentales étudiées.

DISCUSSION

Cette méthode, au même titre que les autres, est sensible à la définition de l'éthogramme (nombre d'actes différents) qui peut influencer la valeur de l'aspect probabiliste du comportement de la recruteuse. Des comparaisons interspécifiques nécessitent donc des définitions semblables. Il est à remarquer qu'une définition trop fine des comportements (=définition d'un nombre élevé) est préférable car dans l'analyse on peut toujours procéder à des regroupements. De nombreux auteurs se limitent à l'utilisation d'un petit nombre d'actes, considérés a priori comme essentiels pour le bon déroulement du recrutement, les conduisant ainsi à une description qualitative "déterministe". De plus la méthode nécessite évidemment un nombre minimum de manipulations (les tests de fiabilité sont en préparation), et une homogénéité la plus grande possible entre les individus, étant donné que la matrice des transitions comportementales est l'addition des matrices présentées par chaque individu. Enfin cette technique offre l'avantage de poser une seule hypothèse: celle que nous sommes face à un processus de transition markovien de premier ordre.

CONCLUSIONS

Tapinoma erraticum semble peu sensible aux variations de la richesse de la source de nourriture, et à la connaissance préalable du substrat. D'autres tests confirment ces constatations (Ph. Champagne, en prép.). Il s'agit d'une espèce opportuniste ce qui est confirmé d'un part par sa grande propension à déménager, et d'autre part par nos connaissances sur son comportement d'affouagement en présence d'autres espèces de fourmis occupant la même niche. En effet *T. erraticum* n'entre pas en compétition physique avec ces espèces (observations personnelles). Le peu de sensibilité à la concentration de la nourriture peut paraître surprenant. N'oublions cependant pas que cette analyse ne porte que sur la partie visible du comportement et n'apporte aucune information sur le rôle de la piste, fondamental dans le recrutement de masse.

L'aspect stochastique du comportement des recruteuses chez cette espèce semble revêtir une importance considérable. Le résultat le plus évident qui ressort de cette analyse est l'absence de toute séquence particulière qui se détacherait du réseau comportemental. Une multitude de séquences, toutes plus ou moins équiprobables et à faible probabilité sont possibles. Les études en cours portant sur d'autres espèces vont dans le même sens mais font apparaître des espèces plus déterministes et des séquences typiques alors que pour *T. erraticum* la séquence type est un mythe.

REMERCIEMENTS: Nous tenons à remercier Messieurs les Professeurs Prigogine et Nicolis pour les discussions fructueuses qui nous ont permis de mener à bien 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.
- DE GEYTER A., 1982.- *Le recrutement alimentaire chez Leptotora Uni-fasciatus (Hym. Formicidae): étude comportementale et dynamique.* Mémoire de licence, U.L.B., Bruxelles.
- 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. In "*The Biology of Social Insects*". M.D. BREED, C.D. MICHENER et 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.