

# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL. 4 – COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,

PAIMPONT 17-19 Sept. 1987



*Charles Fernal*  
1899

PATRON D'EXPLORATION CHEZ IRODOMYRMEX HUMILIS

par

J.L.DENEUBOUG, S.ARON<sup>(1)</sup> & J.M.PAST EELS<sup>(1)</sup>*Chimie Physique II, CP 231**Laboratoire de Biologie Animale (1)*

ULB

1050 Bruxelles (Belgique)

**RESUME**

Chez Iridomyrmex humilis une nouvelle aire de fourragement située à proximité du nid est explorée collectivement. Une piste issue de la progression des exploratrices se forme entre le nid et la zone explorée. La modélisation du phénomène montre que les comportements individuels de marquage expliquent relativement bien la genèse de ces pistes collectives. Nous présentons ici les premiers résultats expérimentaux et théoriques.

**Mots-clefs** : Exploration, Piste, Iridomyrmex humilis, Modélisation

**SUMMARY**

Iridomyrmex humilis workers are recruited to explore new-unmarked foraging areas near their nest, progressively forming a trail into the new area as the exploration advances. Using a model it is possible to show how the individual explorers' marking and trail following behaviour may generate their collective trail.

**Keywords** : Exploration, Trail, Iridomyrmex humilis, Mathematical Models.

**INTRODUCTION**

Classiquement, les espèces qui recrutent à l'aide d'une piste chimique ne tracent celle-ci qu'après la découverte d'une source de nourriture, d'un ennemi... Cependant plusieurs espèces sont connues pour pister de manière permanente. Les scouts de Leptogenys chinensis déposent une piste qui est utilisée pour rentrer au nid (Maschwitz and Schönege, 1983). Chez Iridomyrmex humilis les scouts déposent une phéromone de piste sur une nouvelle aire de fourragement. Cependant pour cette espèce à la différence des autres, ce comportement va dépasser le niveau individuel pour conduire à la genèse de pistes collectives. Nous présentons ici les premiers résultats d'une étude

expérimentale et théorique portant sur les mécanismes et les conditions de formation de ces pistes.

## MATERIEL ET METHODE

Une aire de fourragement de 0,8 m x 0,8 m dont le fond est recouvert de sable est connectée au nid. Les fourmis n'ont accès à l'aire que pendant l'expérience. Pour éliminer tout marquage chimique, le sable est renouvelé avant chaque test. Excepté ce changement de substrat, le dispositif expérimental et son environnement sont maintenus constants d'une expérience à l'autre.

Un second dispositif simplifié a été utilisé. Il s'agit d'un pont en carton à deux branches. Chaque branche a une longueur de 16 cm (FIG 1). Ce pont, placé entre le nid et l'aire de fourragement, offre deux chemins possibles aux fourmis. L'étude et la mesure des flux sur chaque branche nous permettra de montrer l'apparition d'un comportement collectif, c'est-à-dire une dissymétrie dans l'utilisation des deux branches du pont. Un nouveau pont est utilisé pour chaque expérience. Nous supposons que le comportement des fourmis sur le pont est analogue à celui sur l'aire de fourragement. Les résultats présentés ont été obtenus sans affamement mais nos tests montrent que celui-ci n'affecte pas le phénomène.

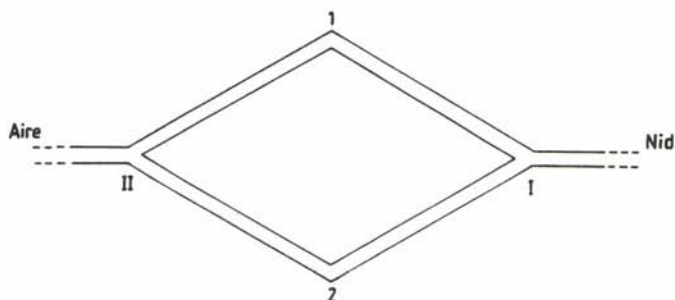


Fig 1. Pont à choix binaire.

## EXPLORATION DE L'AIRES

Dès que l'on permet aux fourmis d'accéder à l'aire de fourragement, quelques individus commencent à explorer la zone proche de la sortie du nid. Peu à peu cette zone d'exploration progresse sur l'aire, faisant place à une piste la reliant au nid et empruntées par les fourmis (FIG 2). Simultanément la population sur l'aire croît exponentiellement. Cette première indication d'un recrutement sera confirmée par l'observation d'invitations manifestées par les exploratrices qui rentrent au nid.

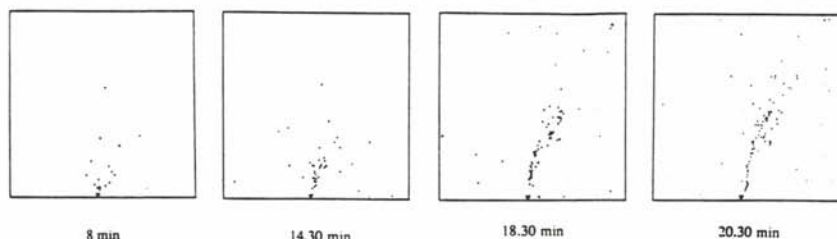


Fig. 2 Déplacement de la zone d'exploration et formation de la piste sur l'aire de 0,8 m x 0,8 m.

La population d'exploratrices sur l'aire croît d'autant plus vite que la colonie est grande, la piste se forme plus rapidement et est mieux marquée.

Les fourmis dans la zone d'exploration décrivent tous azimuts des trajectoires circonvoquées, variables dans leur longueur. La piste est empruntée pour aller vers la zone d'exploration ou en revenir.

#### ETUDE SUR LE PONT A DEUX BRANCHES

Afin de simplifier le mouvement des fourrageuses essentiellement au niveau de l'exploration, les fourmis ont été suivies sur un pont à deux branches. Dans ce cas :

- La fourmi qui se déplace sur le pont vers l'aire de fourrageage n'a qu'un choix gauche ou droite à exprimer au point I (FIG. 1). Au point II, elle n'a pas de choix à formuler, l'inertie de son mouvement et son orientation la conduit à progresser vers l'avant en ignorant la branche latérale à son mouvement. Pour les individus rentrant au nid, le site II est le site de choix.

- A tout moment de sa progression sur le pont une fourmi peut faire demi-tour et retourner sur ses pas pour à nouveau faire demi-tour quelques instants plus tard, ... Ces demi-tours diminuent au cours du temps : fréquents au début de l'expérience, ils deviennent rares sur les branches fortement empruntées.

#### MESURE DES FLUX SUR CHAQUE BRANCHE

Dans les premières minutes d'accès au pont, les fourmis choisissent également chaque branche (FIG 3). Cette égalité se maintient jusqu'au moment où l'une des branches est empruntée de manière dominante par rapport à l'autre. La période pendant laquelle les deux branches sont empruntées également correspond à la situation où la zone d'exploration couvre le pont. Avec le temps, une des deux

branches devient le chemin privilégié, situation qui correspond pour nous à la formation d'un segment de piste sur l'aire de fourragement.

La même expérience mais avec une petite colonie montre une évolution différente : les deux branches sont empruntées également et faiblement pendant des temps beaucoup plus longs. Finalement, un chemin privilégié se forme mais la dissymétrie d'utilisation est moins marquée que dans le cas de colonies importantes.

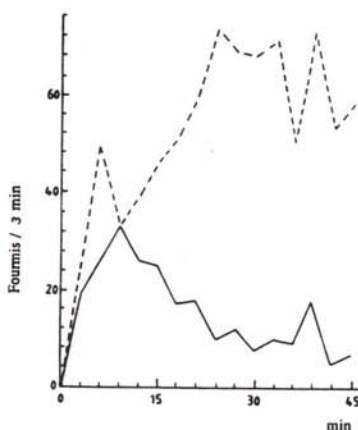


Fig. 3 Evolution temporelle du nombre de fourmis (par 3 min) passant sur chacune des branches du pont.

### MISE EN EVIDENCE D'UN MARQUAGE CHIMIQUE

Ces observations laissent supposer l'existence d'une piste chimique, laquelle a d'ailleurs été clairement mise en évidence (Aron, en préparation). Il apparaît que les fourmis qui quittent le nid vers l'aire de récolte déposent sur le substrat de courtes traces chimiques avec la face ventrale de l'abdomen. Au retour les fourrageuses marquent plus intensément. Ce comportement reste constant au cours de l'expérience. Ces observations font supposer que le même signal chimique décrit par Van Vorhis Key and Baker (1986) est utilisé dans le recrutement alimentaire.

### SCENARIO DU MODELE

Disposant d'observations aux niveaux global et individuel, la modélisation va nous permettre de montrer que les comportements individuels observés sont suffisants pour expliquer la genèse des pistes. Pour des raisons de place et de simplicité nous présentons ici une version sim-

plifiée du modèle qui "capture" l'essentiel du phénomène. Ce modèle comprend quatre variables : les concentrations de phéromone et le flux total de fourmis (allant et venant) sur chacune des branches. Nous négligerons la dynamique des demi-tours.

La logique du modèle est la suivante : les fourmis passent sur chaque branche et marquent celle-ci. Le choix d'une branche par les fourmis au point I ou II dépend des concentrations relatives de ces branches. Plus une branche est marquée plus elle attire les fourmis et augmente ses chances de devenir, si les conditions sont favorables, le chemin privilégié.

### Concentration de la phéromone de piste

Chaque branche du pont est caractérisée par une concentration de phéromone ( $C_i$ ,  $i = 1, 2$ ) qui évolue au cours du temps en fonction de la vitesse de dépôt et de disparition (évaporation, diffusion,...).

VITESSE DE DEPOT : Proportionnelle au total des fourmis se déplaçant sur la branche considérée ( $F_i$ ) et une quantité  $q$  de phéromone déposée par fourmi. Si cette quantité  $q$  est l'unité de mesure alors  $q = 1$ .

VITESSE DE DISPARITION : Proportionnelle à sa concentration et à  $e$  qui est l'inverse du temps de vie de la phéromone (fonction des caractéristiques physico-chimiques de la phéromone et du substrat).

$$dC_i = \text{DEPOT} - \text{DISPARITION}$$

$$dt$$

$$= F_i - e C_i \quad i = 1, 2 \quad (I,1)$$

### Flux de fourmis se présentant à l'entrée du pont ( $Q(t)$ )

Le nombre moyen de fourmis empruntant le pont par min,  $Q(t)$ , suit une courbe logistique qui atteint une valeur de plateau  $Q_m$  d'autant plus grande que la colonie est grande.

### Flux de fourmis sur chaque branche.

La fraction empruntant une branche est déterminée par l'attractivité de celle-ci, fonction des concentrations relatives. La forme suivante a été choisie :

$$\text{ATTRACTIVITE BRANCHE } i = \frac{(c + C_i)^n}{(c + C_1)^n + (c + C_2)^n}$$

$$F_i = Q(t) \text{ ATTRACTIVITE BRANCHE } i \quad (I,2)$$

Les insectes se dirigent en majorité vers la branche la plus marquée. La puissance  $n$  modulant l'aspect tout ou rien de la réponse.

Deux résolutions numériques du modèle sont présentées à la Figure 4 pour une grande et une petite colonie. Le modèle évolue en bon accord avec nos observations et en particulier la différence de dynamique entre les deux colonies. La constante de disparition de la phéromone ( $e$ ) est un autre paramètre intéressant. Cette constante qui est fonction de la nature du substrat, de sa température ou de la nature de la phéromone si nous comparons des espèces différentes contrôle la formation de la piste cohérente : plus  $e$  croît, plus la différence d'utilisation des deux branches est faible pour  $e$  à la limite disparaît.  $e$  et  $Q_m$  (=la taille de la colonie) jouent un rôle complémentaire : à l'état de régime une grande colonie ( $Q_m$  grand) avec un  $e$  important peut donner le même résultat qu'une petite colonie avec une petite valeur de  $e$ .

Ces résultats nous conduisent à avancer l'hypothèse que nombre d'espèces auraient la potentialité de développer un patron structuré d'exploration mais que les conditions empêchent celui-ci de se manifester.

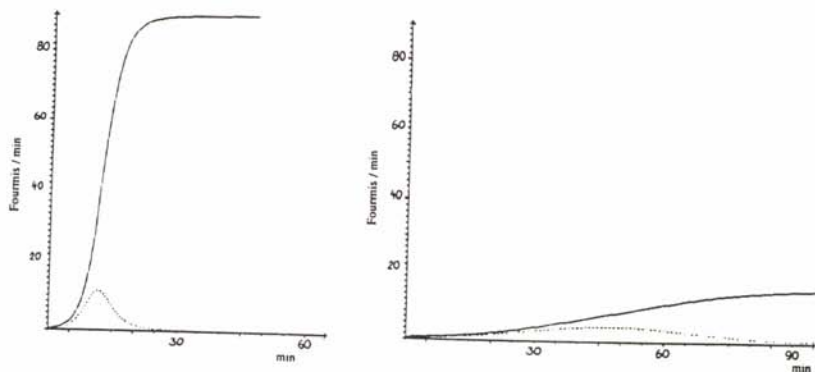


Fig. 4 Evolution temporelle des populations empruntant chaque branche du pont pour une grande colonie ( $Q_m = 90$ , à gauche) et pour une petite ( $Q_m = 16$ , à droite).

## DISCUSSION

Les observations présentées ici ont été obtenues au laboratoire. L'étude sur le terrain montrera certainement que ce comportement collectif n'est pas un artefact lié aux conditions d'expérimentation.

Au cours de l'exploration nous passons d'une phase incoordonnée (la zone d'exploration) à une phase coordonnée (la piste). Dans le cas du pont en losange, la phase incoordonnée correspond à l'utilisation égale des deux branches. Nous reprenons ici délibérément les termes que Grassé (1959) a utilisés - phases incoordonnée et coordonnée- dans ses études sur le comportement constructeur des termites et dans sa théorie de la stigmergie. Il est clair que la

formation de la piste d'exploration chez L. humilis est analogue à la construction non pas bien sûr dans la spécificité des mécanismes utilisés mais dans la logique du phénomène.

Ces structures et le scénario proposé pour L. humilis, ne sont pas sans rappeler, à une autre échelle, les fourmis légionnaires qui forment des patrons de chasse collective ( voir par ex. Burton and Franks, 1985). Elles quittent le bivouac dans différentes directions, marquent le territoire en se déplaçant et en ramenant des proies. Un modèle de ce type est à l'étude actuellement avec Simon Goss et Nigel Franks (Bath University).

On en vient à se poser, la question du jeu entre les pistes d'exploration et les pistes alimentaires, L. humilis recrutant remarquablement bien vers une source de nourriture (Beckers, ce volume). Comment les pistes alimentaires s'articulent-elles sur les pistes d'exploration et comment un réseau se développe-t-il? De plus la sélection d'un chemin sur le pont présente beaucoup d'analogies avec la sélection d'exploitation d'une source parmi plusieurs. Les mécanismes décrits peuvent-ils ou non conduire à la sélection du chemin le plus court à l'instar de la sélection de la meilleur source? Nous espérons répondre à ces questions dans un proche avenir.

L'organisation de l'espace à partir de pistes déposées de manière permanente durant le fourragement est connu chez d'autres invertébrés. Un bon exemple est donné par les Merita, des mollusques intertidaux, où elles conduisent à la formation de clusters de repos (Focardi et al., 1985).

En conclusion, si nous voyons le conflit individualité - communication comme un élément de l'organisation du fourragement, nous sommes tentés de proposer un gradient débutant aux espèces pratiquant le fourragement individuel avec fidélité spatiale. Cataglyphis et Neoponera en sont des exemples (Wehner, 1987; Schmid-Hempel, 1987; Fresneau, 1985). Le stade suivant est illustré par Messor aciculatus (Onoyama and Abe, 1982) ou Ectatomma ruidum (Lachaud, com. pers.) qui présentent une fidélité spatiale et un recrutement non-directionnel (M. a.) ou faiblement directionnel (E. r.). Un pas plus loin, nous trouvons Leptothorax unifasciatus (Aron et al, ce volume) qui présente un comportement toujours très individualisé (mémoire et piste personnelle) mais possède un recrutement par tandem directionnel et fiable. Les espèces telles que Tetramorium, Lasius (Beckers, ce volume), Pheidole (Detrain, ce volume) possèdent des recrutements, groupe et/ou masse, intenses et directionnels, mais où les scouts n'interagissent que peu entre eux. Enfin vient Iridomyrmex où même les scouts communiquent. Le stade ultime est atteint par les légionnaires. En d'autres termes tout se passe comme si la taille de la colonie grandissant, les moyens mis en oeuvre pour intégrer l'individu dans un fourragement "social" ne faisaient que croître.



## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier L. Passera pour nous avoir fourni des colonies d'Iridomyrmex humilis aussi douées et performantes. Nous remercions également B. Herpigny et R. Beckers pour leur aide et les Profs I. Prigogine et G. Nicolis pour leur intérêt constant.

## REFERENCES

- BURTON, J.L., and FRANKS, N.R. (1985) The foraging ecology of the army ant Eciton rapax : an ergonomic enigma? *Ecol. Ent.* 10, 131- 141.
- FOCARDI, S., DENEUBOURG, J.L., and CHELAZZI, G. (1985) How shore morphology and orientation mechanisms can affect the spatial organization of intertidal molluscs. *J. theor. Biol.* 112, 771-782.
- FRESNEAU, D. (1985) Individual foraging and path fidelity in a Ponerine ant. *Ins. Soc.* 32, 109-116
- GRASSE, P.P. (1959) La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez Bellicositermes natalensis et Cubitermes sp. La théorie de la stigmergie : Essai d'interprétation des termites constructeurs. *Ins. Soc.* 6 41-83
- MASCHWITZ, U., and SCHONEGGE, P. (1983) Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine Leptogenys chinensis. *Oecologia* 57, 175-182.
- ONOYAMA, K., and ABE, T. (1982) Foraging behavior of the harvester ant Messor aciculatus in relation to the amount and distribution of food. *Jap. J. Ecol.* 32, 383-393.
- SCHMID-HEMPEL, P. (1987) Foraging characteristics of the desert ant Cataglyphis. Dans *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. Eds Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. *Experientia Supplementum* 54, 15-42.
- VAN VORHIS KEY, S.E., and BAKER, T.C. (1986) Observations on the trail deposition and recruitment behaviours of the Argentine ants, Iridomyrmex humilis (Hymenoptera : formicidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 79, 283-288.
- WEHNER, R. (1987) Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, Cataglyphis (Sahara desert) and Ocymyrmex (Namib desert). Dans *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. Eds Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. *Experientia Supplementum* 54, 15-42