

**DU RECRUTEMENT ALIMENTAIRE AUX DECISIONS COLLECTIVES :
L'EXEMPLE DE *MYRMICA SABULETI* .****J.C. de Biseau, J.L. Deneubourg, J.M. Pasteels**

*Unit of Behavioural Ecology
Université Libre de Bruxelles
Faculté des Sciences, C.P. 160
50, avenue F. Roosevelt
1050 Bruxelles*

Résumé : Lors de l'exploitation de sources sucrées de grande taille, *M. sabuleti* pratique une récolte collective basée sur l'utilisation d'un recrutement de masse. Au niveau global, l'exploitation de deux sources de saccharose est, en général, de type asymétrique : l'activité de la colonie se concentre sur une des deux sources, l'autre étant sous-exploitée. Le comportement collectif de *M. sabuleti* présente néanmoins une certaine flexibilité : si une source 0,5M est découverte avant une source 1M, les colonies restent prisonnières de leur premier choix; par contre, si une source 0,1M est découverte avant une source 1M, les sociétés déplacent rapidement leur activité vers la source riche. L'interprétation de nos résultats fait appel à un modèle mathématique simple capable de simuler les situations de choix testées. Par ailleurs, nos résultats sont comparés à ceux obtenus sur deux autres espèces étudiées dans des conditions expérimentales comparables.

Mots-clés : *Formicidae, Myrmica sabuleti, recrutement alimentaire, décisions collectives, modélisation mathématique.*

Summary : From food recruitment to collective decisions : the case of *Myrmica sabuleti*.

When exploiting large sugar sources, the colonies of *M. sabuleti* use mass recruitment. At the society level, the exploitation of 2 sources of sucrose is generally asymmetrical : the activity of the colony concentrates on one source, the other being underexploited. Nevertheless, the collective behaviour of *M. sabuleti* shows a certain degree of flexibility : if a 0,5M source is discovered before a 1M source, the colonies stay with their first choice. By contrast, if a 0,1M source is discovered before a 1M source, the societies rapidly shift their activity towards the richer source. The interpretation of our results is based upon a simple mathematical model which simulates the tested choice situations. In addition, our results are compared to others obtained using two other species studied under comparable experimental conditions.

Key words : *Formicidae, Myrmica sabuleti, food recruitment, collectives decisions, mathematical model.*

INTRODUCTION

Parmi les différentes stratégies de récolte de la nourriture développées par les fourmis, le recrutement de masse a été le plus couramment observé (Beckers et al., 1989). Dans ce type de recrutement, le seul outil dont disposent les ouvrières nouvellement recrutées pour trouver la nourriture préalablement découverte est la piste chimique (Wilson, 1962; Möglich et Hölldobler, 1975). La recruteuse ne joue jamais le rôle de guide, comme c'est le cas par exemple dans le recrutement de groupe (Hölldobler, 1971; Verhaeghe, 1982).

Myrmica sabuleti pratique une récolte collective basée sur l'utilisation d'un tel recrutement de masse. Au niveau global, la découverte d'une source d'eau sucrée est suivie d'une sortie massive et brutale d'ouvrières recrutées qui se dirigent vers la nourriture ne laissant aucun doute sur l'existence d'une piste chimique. Par ailleurs, le nombre moyen d'ouvrières présentes à la nourriture diminue pour des concentrations en saccharose décroissantes (de Biseau, en prép.).

Dans ce travail, nous avons tenté d'étudier le problème des décisions collectives prises par les colonies de cette espèce lorsque celles-ci sont confrontées à l'exploitation de plusieurs sources de même nature.

MATERIEL ET METHODES

Les sociétés de *M. sabuleti* sont élevées dans des nids de Janet. En dehors des périodes d'expérimentation, les colonies disposent en permanence d'une solution de saccharose 0,5M et d'un distributeur d'eau.

Chaque semaine, elles reçoivent des blattes en guise de source protéique.

Le dispositif expérimental que nous avons utilisé est représenté à la figure 1. Quatre jours avant l'expérience, la colonie est placée sur une aire de récolte dépourvue de toute nourriture. Au moment de l'expérience, deux sources de saccharose sont introduites à 40 cm de l'entrée du nid, symétriquement par rapport à celle-ci. Dès cet instant, le nombre d'ouvrières s'alimentant aux deux sources est relevé chaque minute pendant toute la durée du recrutement.

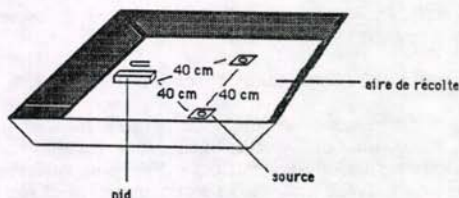


Figure 1.

Dispositif expérimental utilisé pour les expériences de choix collectifs.
Experimental apparatus used for the collective choices experiments.

Les situations de choix que nous avons testées sont reprises dans le tableau 1. Les sources peuvent être introduites en même temps ou en différé, elles peuvent être de même concentration ou de concentration différente. Pour les expériences en différé, la seconde source est introduite lorsque le recrutement vers la première est déjà bien initié (lorsqu'il y a entre 20 et 40 ouvrières à la première source).

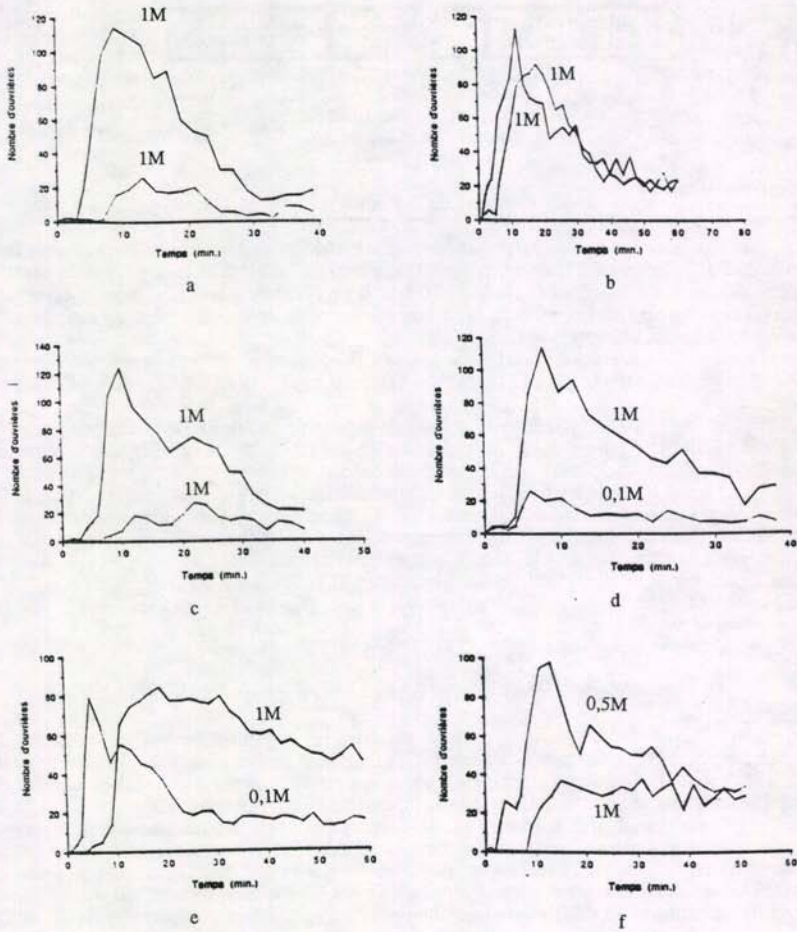


Figure 2.

Expériences de choix collectif : évolution temporelle de la population d'ouvrières aux 2 sources de saccharose. a et b : 2 sources 1M introduites simultanément; c : 2 sources 1M introduites en différé; d : une source 0,1M et une source 1M introduites simultanément; e : une source 0,1M introduite avant une source 1M; f : une source 0,5M introduite avant une source 1M.

Collective choice experiments : changes over time of the worker population at 2 sucrose sources. a and b : two 1M sources simultaneously introduced; c : two 1M sources successively introduced; d : one 0,1M source and one 1M source simultaneously introduced; e : one 0,1M source introduced before one 1M source; f : one 0,5M source introduced before one 1M source.

2 sources	simultanées	en différé
Concentrations identiques	1M - 1M	1M Δ t 1M
Concentrations différentes	0,1M - 1M 0,5M - 1M	0,1M Δ t 1M 0,5M Δ t 1M

Tableau 1 :
Situations de choix testées.
Choice situations tested.

RESULTATS

L'exploitation de deux sources de saccharose 1M introduites simultanément peut être asymétrique ou symétrique. Dans le premier cas (figure 2a), l'activité de la colonie se concentre sur l'une des deux sources qui bénéficie de 70 à 80% de l'activité totale (3 expériences). Dans le second cas (figure 2b), l'activité de la société est partagée de manière plus ou moins égale entre les deux sources (3 exp.).

Lorsque deux sources de saccharose 1M sont introduites en différé, c'est la première qui sera la plus exploitée (figure 2c) (3 exp.). L'avantage temporel dont elle a bénéficié est donc déterminant.

Si l'on introduit simultanément sur l'aire de récolte une source 0,1M et une source 1M, la colonie sélectionne la source la plus riche (figure 2d) (3 exp.). Un résultat comparable est obtenu lorsque la source "pauvre" est du saccharose 0,5M.

Dans le cas de deux sources de concentration différente présentées en différé (la source "pauvre" étant toujours introduite la première), la différence des concentrations déterminera le comportement des colonies de *M. sabuleti* : pour des différences faibles (0,5M Δ t 1M), les colonies exploitant initialement la source "pauvre" seront incapables de déplacer leur activité (figure 2e) (3 exp.); pour des différences plus fortes (0,1M Δ t 1M), au contraire, les sociétés redirigeront rapidement leur activité vers la source "riche" (figure 2f) (3 exp.).

DISCUSSION

Modélisation mathématique des choix collectifs.

Seul l'outil mathématique permet d'expliquer rigoureusement le passage du comportement individuel au comportement collectif. Le modèle que nous avons utilisé (Pasteels et al., 1987) fonctionne à partir de règles très simples : le flux de sortie dépend du nombre de recruteuses qui rentrent au nid ainsi que du nombre d'ouvrières potentiellement recrutables qui attendent à l'intérieure du nid. Parmi les ouvrières recrutées, seule une fraction atteint la source. Les autres perdent la piste et deviennent des exploratrices. Ces exploratrices peuvent rentrer au nid après un certain temps de recherche ou découvrir par hasard la seconde source. Dans ce dernier cas, un deuxième recrutement sera initié vers la nouvelle source. Ce modèle nous fournit des solutions (ou simulations) que l'on peut comparer aux comportements collectifs observés.

Exploitation de deux sources de même concentration.

Si les sources sont introduites simultanément, le modèle prévoit une exploitation asymétrique des deux sources (figure 3a). En effet, le recrutement de masse est un phénomène auto-catalytique basé sur un processus d'amplification de l'information chimique. Dès lors, si deux sources identiques sont découvertes en même temps, une piste sera tracée vers chacune d'elles. Tant que ces deux pistes ont la même concentration, la probabilité pour que les fourmis qui sortent du nid empruntent l'une ou l'autre piste est la même. Mais si l'une des deux pistes

devient, par hasard, légèrement plus concentrée, la probabilité pour cette piste d'être choisie augmente, le nombre d'ouvrières empruntant cette piste est donc plus grand, cette piste sera finalement plus renforcée et attirera de plus en plus de fourmis.

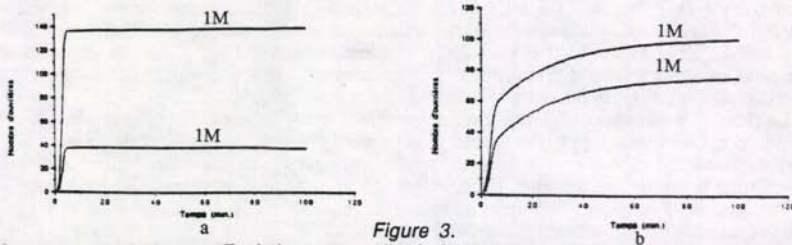


Figure 3.

Simulations théoriques : Evolution temporelle de la population d'ouvrières à deux sources de saccharose 1M. a : une exploratrice; b : 100 exploratrices.

Theoretical simulations : changes over time of the worker population at two 1M sucrose sources. a : one explorer; b : 100 explorers.

- $N=200$; $b=0,33$; $c=0,02$; $p=0,001$; $h1=h2=15$; $a1=a2=0,015$; $g1=g2=20$.
(signification des paramètres voir Beckers et al., 1990)
(parameter meaning see Beckers et al., 1990)

Dans une telle situation, il va de soi que si l'une des deux sources est temporellement avantagée ($1M \Delta t 1M$), elle sera sélectionnée par la colonie.

Néanmoins, chez *M. sabuleti*, l'exploitation de deux sources 1M introduites simultanément peut être symétrique (figure 2b). Dans la simulation présentée à la figure 3b, les valeurs des paramètres utilisés sont les mêmes que pour la simulation de la figure 3a. Seul le nombre d'exploratrices présentes sur l'aire de récolte avant l'introduction des deux sources varie (1 exploratrice dans la simulation 3a contre 100 exploratrices dans la simulation 3b). Ces deux simulations suggèrent que la dissymétrie d'exploitation des deux sources diminue lorsque le nombre d'exploratrices augmente. En effet, ces exploratrices peuvent découvrir les deux sources par hasard. Dans le dispositif expérimental que nous avons utilisé, la probabilité de découvrir l'une ou l'autre source est de 0,5. En d'autres termes, ces fourrageuses représentent un apport constant et symétrique d'ouvrières qui freine la dissymétrie d'exploitation engendrée par les mécanismes du recrutement. Dans nos expériences, le nombre initial d'exploratrices est effectivement toujours plus élevé dans le cas des exploitations symétriques (40 à 130 ouvrières) que dans le cas des exploitations asymétriques (10 à 30 ouvrières).

Exploitation de deux sources de concentration différente introduites simultanément.

Dans ce cas, l'interprétation des résultats fait appel à un autre mécanisme fondamental du recrutement, démontré pour la première fois par Hangartner (1969) et que l'on pourrait appeler "la modulation individuelle de l'information transmise". Cet auteur a montré que chez *Solenopsis geminata* par exemple, et ceci a été démontré depuis chez d'autres espèces (Cammaerts, 1977; Verhaeghe, 1982), la quantité de phéromone de piste déposée par les recruteuses pouvait être ajustée en fonction de la concentration de la source sucrée. Avec une telle règle de modulation, il est aisé de comprendre que si deux sources de concentration différente sont découvertes en même temps, c'est la plus riche qui sera sélectionnée. L'introduction de cette règle de modulation dans les équations du modèle aboutit effectivement à ce résultat.

Exploitation de deux sources de concentration différente introduites en différé.

Il apparaît que *M. sabuleti* présente au niveau de ses choix collectifs une flexibilité intermédiaire entre celle de *Tetramorium impurum* qui pratique un recrutement combiné groupe-masse (Verhaeghe, 1982) et celle de *Lasius niger* qui utilise un recrutement de masse pur. En effet, *T. impurum* déplace toujours son activité vers la source 1M, que la source "pauvre" soit du 0,1M ou du 0,5M (Parro, 1981; Pasteels et al., 1987). *L. niger*, au contraire, reste toujours prisonnière de son premier choix (Beckers et al., 1990). Nos résultats montrent que *M. sabuleti* se situe entre ces deux extrêmes (figures 2e et 2f).

La flexibilité des choix collectifs de *T. impurum* est aisément explicable par son mode de recrutement. La présence des groupes, et plus particulièrement des leaders de groupe, au début du recrutement vers une source donne au système une plus grande indépendance vis-à-vis de l'information chimique préexistante. En effet, grâce à sa mémoire individuelle, le leader peut amener un groupe d'ouvrières recrutées vers la nouvelle source tout en ignorant la piste chimique déjà tracée vers la source "pauvre".

Pour *M. sabuleti*, l'absence de guide ne permet pas de faire appel à une telle interprétation. Trois hypothèses peuvent être proposées pour expliquer la différence de comportement collectif entre *M. sabuleti* et *L. niger* :

- l'existence d'une forme déguisée de recrutement de groupe, p.e. l'émission, au début du recrutement, d'un second signal chimique qui se superposerait à la piste;
- l'utilisation d'un mélange de phéromones dont les composés auraient des vitesses d'évaporation différentes permettant de donner un âge à la piste;
- la présence d'une modulation individuelle de l'information transmise qui serait beaucoup plus importante chez *M. sabuleti* que chez *L. niger*.

Cette dernière hypothèse, qui par ailleurs est la plus simple, est théoriquement suffisante pour expliquer nos résultats, en particulier l'absence de déplacement d'activité chez *M. sabuleti* lorsque la source "pauvre" est du saccharose 0,5M.

La modulation individuelle de l'information a été démontrée chez *M. rubra* (Cammaerts, 1977) : la relation entre la quantité de phéromone de piste déposée et le logarithme de la concentration de la source est de type sigmoïdale. Notre hypothèse concernant la différence de comportement collectif entre *L. niger* et *M. sabuleti* est représentée à la figure 4. Si l'on considère que la courbe a représente le cas de *L. niger*, nous voyons que la différence de quantité de phéromone émise lors de l'exploitation d'une source 0,1M et 1M est faible.

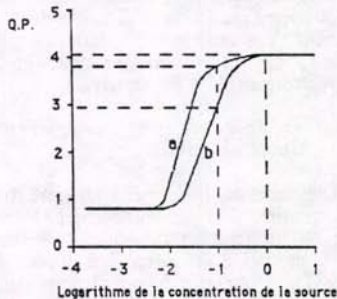


Figure 4.

Modulation de la quantité de phéromone de piste émise (Q.P.) en fonction de la concentration de la source de saccharose (courbes hypothétiques). a : *Lasius niger*; b : *Myrmica sabuleti*.
Modulation of the trail pheromone quantity emitted (Q.P.) as a function of the sucrose source concentration (hypotheticals curves). a : *Lasius niger*; b : *Myrmica sabuleti*.

Si ces deux sources sont introduites en même temps, cette différence suffit pour donner l'avantage à la source riche. Par contre, si la piste menant à la source 0,1M a déjà été renforcée, même légèrement, cette différence ne sera pas suffisante pour permettre le déplacement d'activité : le système restera prisonnier de son premier choix.

Si la courbe *b* représente le cas de *M. sabuleti*, la différence de quantité de phéromone émise pour des sources 0,1M et 1M serait suffisante pour permettre à la colonie de rediriger son activité vers la source riche, tandis que cette différence serait trop faible entre des sources 0,5M et 1M.

Les simulations de la figure 5 montrent que le comportement collectif de *M. sabuleti* peut être reproduit à partir de cette seule hypothèse. Lorsque la différence de quantité de phéromone émise est très importante, ce qui représente dans notre hypothèse le cas 0,1M Δ 1M, l'activité de la colonie se déplace rapidement vers la source riche (figure 5a). Si cette différence est faible (cas 0,5M Δ 1M), la colonie reste prisonnière de son premier choix (figure 5b)¹.

Cette hypothèse reste bien sûr à démontrer par une étude comparative du comportement de pistage des fourrageuses en fonction de la concentration de la source sucrée.

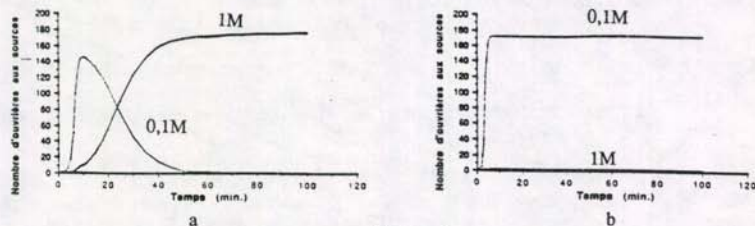


Figure 5.

Simulations théoriques : évolution temporelle de la population d'ouvrières à deux sources de saccharose (0,1M introduit avant 1M). a : forte différence de quantité de phéromone déposée pour les deux sources ($a_1=0,009$; $a_2=0,014$; $g_1=35$; $g_2=20$); b : faible différence de quantité de phéromone déposée pour les deux sources ($a_1=0,014$; $a_2=0,015$; $g_1=25$; $g_2=20$). Autres valeurs des paramètres : voir figure 3.

Theoretical simulations : changes ver time of the worker population at two sucrose sources (0,1M introduced before 1M). a : large difference of the pheromone quantity layed for the two sources ($a_1=0,009$; $a_2=0,014$; $g_1=35$; $g_2=20$); b : small difference of the pheromone quantity layed for the two sources ($a_1=0,014$; $a_2=0,015$; $g_1=25$; $g_2=20$). Other parameter values : see figure 3.

CONCLUSIONS

A ce jour, l'essentiel des études réalisées sur le recrutement alimentaire portent sur la description qualitative de ce comportement collectif (Wilson, 1962; Holldobler 1971; Traniello, 1977; Verhaeghe, 1982), sur la division du travail qui l'accompagne (Wallis, 1962; Lenoir, 1979; Detrain, 1990) ainsi que sur le schéma évolutif qui pourrait en découler (Jaffe, 1984; Passera, 1984). L'ensemble de nos résultats et de ceux obtenus pour les autres espèces montrent que si le recrutement alimentaire est bien un processus permettant aux fourmis une exploitation rapide et efficace des sources de grande taille, il constitue également l'élément de base des décisions collectives prises par les colonies. Par ailleurs, les résultats discutés ici suggèrent que les capacités individuelles de modulation de l'information transmise contrôlent ces décisions collectives.

¹ Tous les autres paramètres utilisés pour cette simulation sont identiques à ceux de la simulation 5a.

Remerciements : Ce travail a été subsidié par une bourse de spécialisation de l'IRSIA accordée à J.C. de Biseau ainsi que par une aide de la fondation Hasselblads. Nous tenons également à remercier L. Deffernez et H. Kurk pour l'aide apportée à la réalisation de ce manuscrit.

REFERENCES

- BECKERS R., GOSS S., DENEUBOURG J.L., PASTEELS J.M., 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, 96(3-4), 239-256.
- BECKERS R., DENEUBOURG J.L., GOSS S., PASTEELS J.M., 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37(3), sous presse.
- CAMMAERTS M.C., 1977. Recruitment to food in *Myrmica rubra* L. *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 294.
- DETRAIN C., 1989. Polyéthisme de la caste neutre chez *Pheidole pallidula* (Hym. Form.) en relation avec la récolte de la nourriture et la défense de la société. *Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles*.
- HANGARTNER W., 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche, Cambridge*, 76(1), 58-67.
- HÖLDOBLER B., 1971. Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym. Form.). *Z. Vergl. Physiol.*, 75, 123-142.
- JAFFE K., 1984. Negentropy and the evolution of chemical recruitment in ants (Hym. Form.). *J. Theor. Biol.*, 106, 587-604.
- LENOIR A., 1979. Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. *Bull. Biol. France Belgique*, 113, 2-3.
- MÖGLICH M. AND HÖLDOBLER B., 1975. Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.*, 101, 275-288.
- PARRO M., 1981. Valeur adaptative du comportement probabiliste lors du recrutement alimentaire chez *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). *Mémoire de licence, Université Libre de Bruxelles*.
- PASSERA L., 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat (Eds), Toulouse.
- PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., GOSS S., 1987. Self-organization mechanisms in ant societies : trail recruitment to newly discovered food sources. In : *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*, J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg Eds, Birkhäuser, 155-175.
- TRANIELLO J.F.A., 1977. Recruitment behaviour, orientation and the organization of the foraging in the Carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 61-79.
- VERHAEGHE J.C., 1982. Food recruitment in *Tetramorium impurum*. *Insectes Sociaux*, 29, 67-85.
- WALLIS D.I., 1962. The relation between hunger, activity and worker function in an ant colony. *Proc. Zool. Soc. London*, 139, 589-695.
- WILSON E.O., 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass foraging. *Anim. Behav.*, 10, 134-147.