

ORIGINE DE LA DIVERSITE DES REPONSES COLLECTIVES DES FOURMIS LORS DE LA RECOLTE DE PROIES.

DETRAIN C.¹ ET DENEUBOURG J.L.²

1. Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique-
Laboratoire de biologie animale et cellulaire C.P. 160/12, Université libre de Bruxelles
50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles (Belgique)

2. Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique-
Service de Chimie-physique CP231, Université Libre de Bruxelles
Boulevard du triomphe, 1050 Bruxelles (Belgique)

Résumé: Placés dans une perspective évolutive d'optimisation, les comportements collectifs des fourmis ont suscité de nombreuses recherches sur leur valeur adaptative et leur fonctionnalité. Par contre, les mécanismes d'émergence de structures sociales restent souvent méconnus. Des stratégies collectives complexes peuvent résulter de règles simples de décision au niveau individuel. Ceci est illustré par les multiples stratégies de la fourmi *Pheidole pallidula* allant d'une récolte individuelle de petites proies mortes à un recrutement massif de minors et de majors vers des proies de grande taille. L'analyse détaillée des comportements individuels de dépôt de piste est effectuée pour des proies de taille et/ou de transportabilité variable. Le recrutement et le tracé individuel de piste sont faibles lorsque de petites proies (drosophiles) sont offertes. Par contre, un recrutement intense et un dépôt individuel important de la piste sont observés lorsque la société exploite soit une proie de grande taille (blatte) soit une proie de petite taille rendue expérimentalement intransportable (drosophile sous filet). Sur base de ces expériences, un algorithme est proposé où des règles de décision élémentaires au niveau de l'individu rendent compte des multiples stratégies de récolte au niveau de la société.

Mots-clés: Récolte de proies, décision individuelle, tracé de piste, taille de proies, *Pheidole pallidula*.

Abstract: Origin of multiple collective strategies in ants during prey scavenging.

Many researches have been carried out on optimality and adaptive value of foraging strategies. But, little is known about mechanisms and decision-making systems leading to adaptive patterns of food exploitation. The latter approach is used to account for the scavenging behaviour of the dimorphic ant *Pheidole pallidula* whose strategies range from individual retrieval to collective trail recruitment according to prey size. Individual trail-laying behaviour is quantified for prey of different sizes (fruit flies versus cockroaches) or of the same size but with different retrievability (fruit flies free versus covered by a net). The slow recruitment to free flies is linked to the weak intensity of the individual trail-laying behaviour. On the contrary, a strong recruitment and an intense trail-laying behaviour are observed to both cockroaches and small prey made experimentally unretrievable (covered by a net). Resistance of the prey to traction controls the decision of scouts to exploit it individually or collectively through chemical recruitment. These data allow us to generate a

model where simple rules at the individual level account for the high diversity of scavenging strategies.

Key words: Prey foraging, decision rules, trail-laying behaviour, prey size, *Pheidole pallidula*.

INTRODUCTION

Ces dernières années, la "Behavioural Ecology" a tenté d'estimer la valeur adaptative de stratégies lors de récolte de la nourriture. Les modèles d'optimisation et les expériences qui en découlent sont légion en ce domaine. Dans cette optique interprétant chaque stratégie en termes de bilan coût-bénéfice, tout comportement augmentant l'apport d'énergie est sélectionné, comme l'exploitation préférentielle de la source la plus riche, la plus proche ou la moins exposée à la compétition. Confondant l'évidence fonctionnaliste avec la complexité de ces stratégies, de nombreux auteurs ont quelque peu délaissé l'étude des mécanismes sous-jacents. En d'autres termes, si l'on s'est interrogé sur le POURQUOI évolutif de ces stratégies, on possède peu d'informations sur le COMMENT, à savoir sur les comportements manifestés par les ouvrières à la base des réponses collectives de la société. En outre, l'étude de ces mécanismes peut nous apporter une vision enrichie de leur valeur adaptative.

Cette problématique sera abordée et illustrée par les comportements multiples de récolte de proies observés dans les sociétés de la fourmi dimorphique *Pheidole pallidula*. En fonction des contraintes et des stimuli qu'une ouvrière perçoit, elle modulera son comportement individuel. On peut ainsi imaginer que la fourmi mesure plusieurs paramètres pertinents au niveau de la source de nourriture selon un programme d'évaluation plus ou moins sophistiqué avant de moduler sa piste. Ceci pose la question du nombre de règles de décision individuelles nécessaires et suffisantes pour rendre compte de la diversité des réponses collectives (Detrain *et al.*, 1990).

Pheidole pallidula est une fourmi du bassin méditerranéen au régime alimentaire généraliste (insectes, graines,...). Les insectes récoltés sont très diversifiés par la taille et les poids. Les petites proies (poids moyen: 0.9 mg) sont transportées individuellement. Les grandes proies de poids plus important (poids moyen: 3.5mg) sont ramenées coopérativement par 2 à 5 ouvrières, parfois suite à un recrutement massif de minors et de majors (Detrain 1990). Le large éventail de comportements exprimés fait de cette espèce un modèle idéal pour la compréhension des mécanismes de prises de décision individuelle et d'émergence de stratégies de récolte appropriées au niveau collectif.

MATERIEL ET METHODES

Conditions d'élevage

Des sociétés (1 reine, 2000- 3000 minors, 70-100 majors) de l'espèce *Ph. pallidula* récoltées dans la région des Pyrénées-Orientales sont placées dans des nids en plâtre de type

Janet, maintenues à $22^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$, avec une hygrométrie suffisante. Avant chaque expérience de recrutement alimentaire, la société est privée de nourriture pendant 3 jours.

Dispositif expérimental - type de proies testées

Afin de décrypter les lois qui régissent les stratégies de récolte, nous avons comparé les réponses individuelles et collectives vers des proies de taille et/ou de transportabilité variable. Ces proies sont tuées par congélation à -8°C . 300 drosophiles (*Drosophila melanogaster*) d'un poids (environ 1mg) comparable à celui des proies individuellement transportées en nature sont disposées sur une cupule de 3 cm de diamètre. Une blatte (*Periplaneta americana*) de poids nettement plus important (environ 1g) rendant impossible tout transport individuel est également offerte à la société. Enfin, pour éviter d'éventuels biais dus à des préférences alimentaires, nous avons conservé le même type de proies (drosophiles) mais en altérant artificiellement leur transportabilité. Ainsi, outre les drosophiles libres, nous avons présenté le même tas mais cette fois couvert d'un filet. La taille (1mm) des mailles de ce filet est choisie de manière telle qu'elle autorise l'accès d'ouvrières mais empêche l'extraction de drosophiles. Sans aucune modification de leur taille absolue, les proies sont donc rendues intransportables.

Dynamique du recrutement et tracé de piste

Pour chaque type de proie, la dynamique globale de recrutement sur l'aire est suivie pendant les deux heures suivant l'introduction de nourriture. Les flux d'aller et de retour sont quantifiés toutes les minutes. Toutes les 3 minutes, on compte également le nombre de fourmis présentes autour des proies déposées à 60 cm du pont reliant l'aire de récolte au nid. Cinq répétitions sont effectuées pour les blattes et les drosophiles sous filet. Huit répétitions sont réalisées pour les drosophiles libres d'accès. Parallèlement, pour chaque expérience, nous avons quantifié le comportement individuel de dépôt de piste par des ouvrières prises au hasard. Leur comportement est filmé de profil lorsqu'elles passent sur le pont très étroit (7 mm) reliant l'aire au nid. On évalue ensuite l'intensité du dépôt individuel de la phéromone de piste en estimant le pourcentage d'images où l'abdomen et l'aiguillon sont observés en contact avec le substrat.

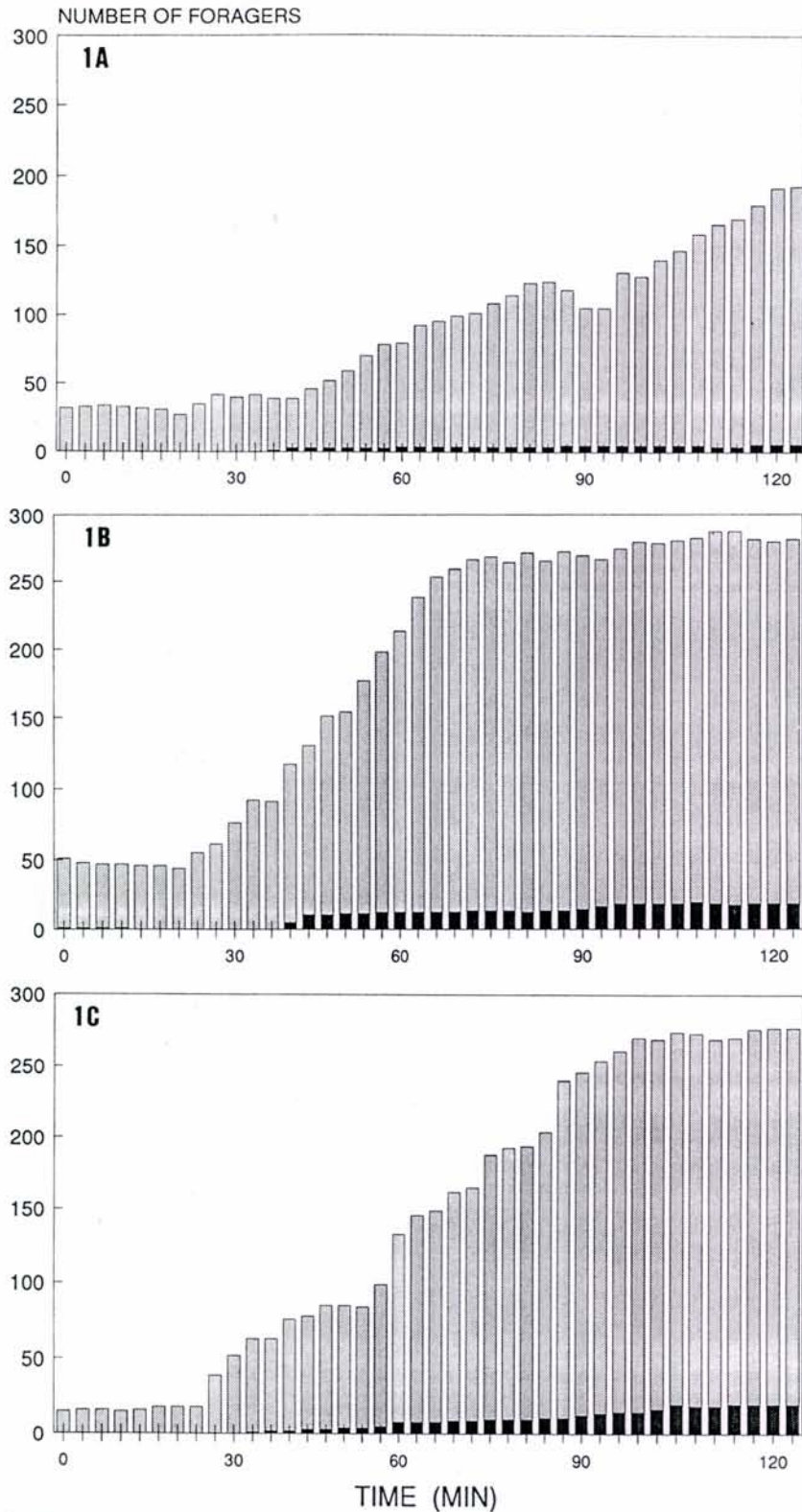
Corrélation entre le dépôt de piste et l'effort individuel de la recruteuse

Dans cette dernière expérience, les ouvrières exploitent des drosophiles mortes épinglées au substrat par les ailes. Ces proies restent transportables mais l'arrachage de leurs ailes nécessite un effort plus ou moins soutenu des ouvrières. Ce modèle permet de savoir si une relation précise linéaire ou autre lie l'intensité du pistage individuel à l'effort individuel nécessaire à l'extraction d'une proie.

RESULTATS

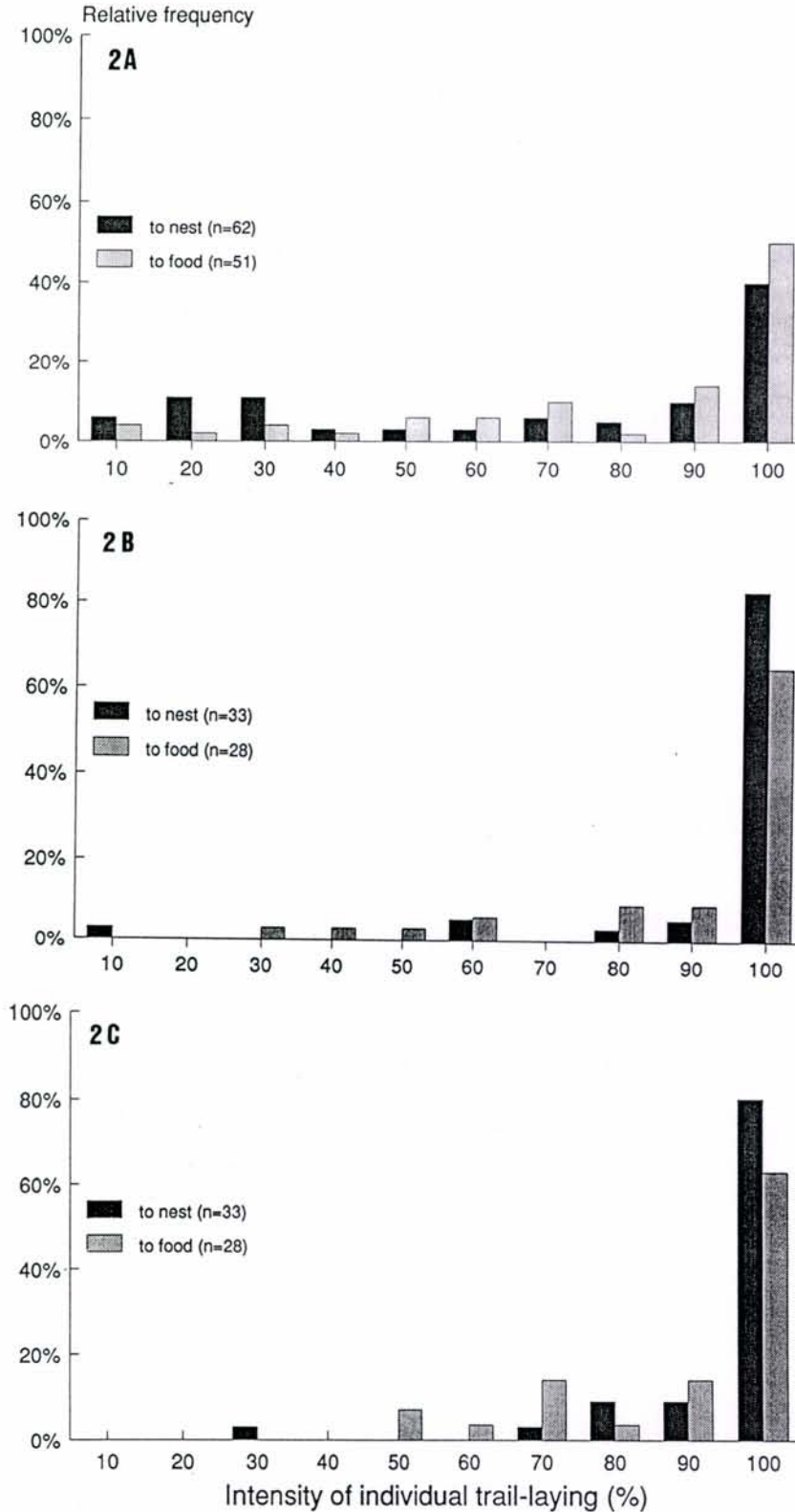
Dynamiques de recrutement (figures 1a à 1c)

Pour un même nombre d'exploratrices, la dynamique globale de recrutement diffère fortement selon la taille de la proie (drosophile (fig. 1a) versus blatte (fig 1b)). Chaque fourmi ayant découvert une drosophile est apte à la ramener seule au nid. La croissance sur l'aire est



Figures 1a à 1c: Dynamiques de croissance sur l'aire des minors (grisé) et des majors (noir) de *Ph. pallidula*, lors de l'exploitation de drosophiles libres (fig.1a), d'une blatte (fig.1b) ou de drosophiles sous filet (fig.1c).

Figures 1a to 1c: Recruitment dynamics of *Ph. pallidula*. minors (grey bars) and majors (black bars) to free fruit flies (fig.1a), to a cockroach (fig. 1b) and to flies covered with a net (fig. 1c).



Figures 2a à 2c: Distributions de fréquence des intensités de dépôt individuel de piste lors de l'exploitation de drosophiles libres (fig.2a), d'une blatte (fig.2b) ou de drosophiles maintenues par un filet (fig.2c).

Figures 2a to 2c: Frequency distributions of individual trail-laying intensities during scavenging of free fruit flies (fig.2a), cockroach (fig.2b) or flies covered with a net (fig. 2c).

alors lente et monotone avec une moyenne de 5.8 fourmis / 3 minutes. (fig. 1a). Par contre, lorsqu'une blatte est exploitée (fig. 1b), dès les premières minutes, la croissance est intense (en moyenne 12.4 fourmis/ 3 min) et atteint une valeur de plateau de 250 fourmis sur l'aire. Vers cette proie de grande taille, un nombre non négligeable (20) de majors sont également mobilisées. Leur rôle est important dans la mesure où elles assurent le découpage des sclérites de la blatte et permettent ainsi aux ouvrières d'en sucer l'hémolymphe. Les drosophiles libres qui ne mobilisaient que faiblement les ouvrières, une fois maintenues sous un filet (fig. 1c), suscitent au sein de la société un recrutement massif de minors. En quelques minutes, la population sur l'aire croît exponentiellement selon une dynamique comparable à celle observée pour les blattes. De façon similaire, une vingtaine de majors sont également présentes sur l'aire en fin d'expérience.

Tracé de piste individuel (figs. 2a à 2c)

Au niveau collectif, les dynamiques de recrutement sont donc fort différentes selon la taille de la proie et/ou sa transportabilité. Ces différences se retrouvent au niveau des comportements individuels de dépôt de piste. La présence de drosophiles libres (fig 2a) suscite toute une gamme d'intensité de pistage, depuis des ouvrières ne déposant jamais de phéromone jusqu'à des fourmis pistant sur la totalité de leur trajet. Par contre, en présence de blattes, la distribution de fréquence de ces intensités est asymétrique, la majorité des ouvrières déposant une piste continue (fig. 2b). Enfin, malgré qu'il s'agisse de proies de même taille et de même qualité que les drosophiles libres, le simple fait d'empêcher par un filet leur transport vers le nid suscite parmi les recruteuses potentielles un pistage plus continu (fig 2c) proche de celui observé vers des blattes. On peut en déduire que les comportements de dépôt de piste et les décisions individuelles ne résultent pas d'une mesure

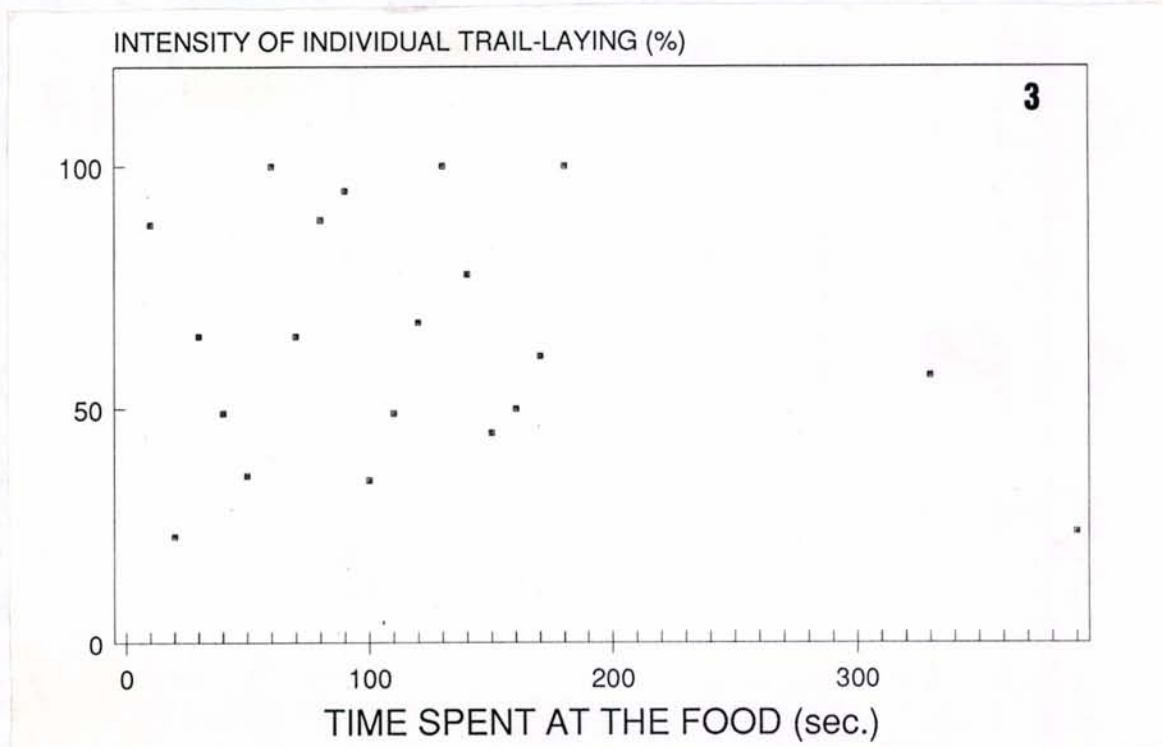


Figure 3: Relation entre le temps d'extraction de drosophiles épinglées et l'intensité de dépôt individuel de piste par chaque recruteuse.

Figure 3: Relation between the time spent by ants to extract a fly pinned down to the substrate and the individual trail-laying intensity.

absolue de la taille des proies mais d'une mesure fonctionnelle relative à savoir leur transportabilité individuelle. La décision de recruter est ainsi liée à un paramètre simple et universel, intrinsèque à la proie.

Corrélation entre le dépôt de piste et l'effort individuel de la recruteuse (fig. 3)

L'intensité du dépôt individuel de la piste augmente avec l'impossibilité d'un transport de la proie. La nature et le degré de précision de la relation existant entre ce dépôt et l'effort d'extraction fourni par la recruteuse nous sont cependant inconnus. Si l'on considère que le temps d'extraction de drosophiles épinglées reflète cet effort, on constate qu'aucune relation clairement définie n'existe entre l'effort, la difficulté d'extraction éprouvée par la recruteuse et son dépôt individuel de piste (fig. 3).

DISCUSSION

Au vu de nos expériences sur l'espèce *Ph. pallidula*, nous pouvons proposer

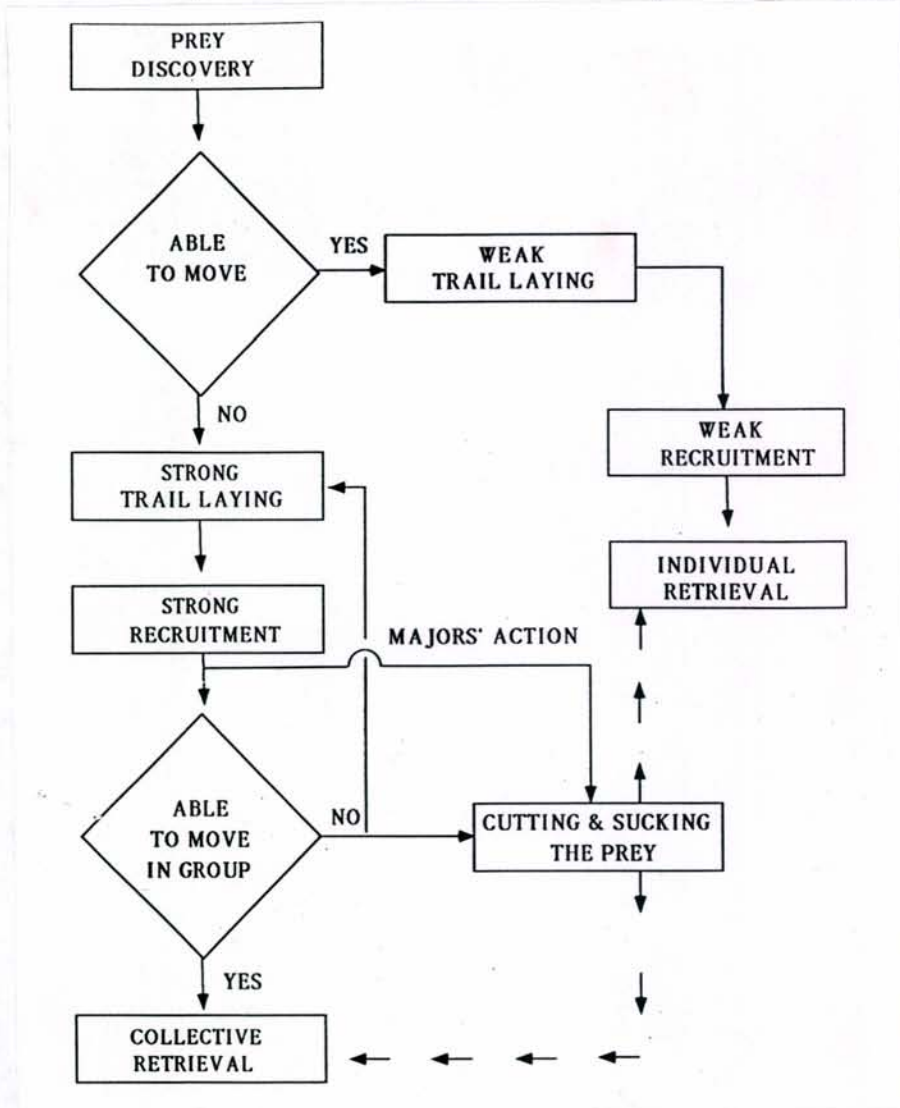


Figure 4: Algorithme des multiples stratégies de récolte de proies chez *Ph. pallidula*.

Figure 4: Algorithm accounting for multiple scavenging strategies in the ant *Ph. pallidula*.

l'algorithme suivant qui rend compte de l'ensemble des stratégies de récolte de proies chez les fourmis (fig 4). La fourmi découvre la proie et tente de la transporter seule au nid. Si elle y réussit, elle ne dépose que faiblement sa phéromone de piste et ne suscite qu'une faible mobilisation de congénères. Pour de petites proies, la société présente une stratégie de récolte individuelle qui, lorsque les proies sont offertes en grand nombre, peut déboucher par renforcements successifs de la piste sur une concentration progressive d'ouvrières à la nourriture. Si la proie de grande taille s'avère impossible à déplacer, la décision individuelle de l'ouvrière consiste dans le dépôt d'une piste de forte intensité. Cette piste assure dès lors le recrutement d'ouvrières supplémentaires. Grâce à l'action conjuguée des ouvrières recrutées, le transport coopératif de la proie peut être assuré. Si cette coopération n'est pas suffisante pour la mobilisation de la proie, les recruteuses s'engagent dans un nouveau cycle de retour au nid avec dépôt marqué d'une piste chimique. Ces renforcements successifs rendent la piste très concentrée et, dès lors, attractive même pour la caste major au seuil de réponse plus élevé (Detrain et Pasteels, 1990). Cette stratégie de recrutement de masse des minors et majors débouche sur l'exploitation sur place de proies de grande taille. Les majors recrutées vers la source assurent le découpage des sclérites et permettent ainsi de ramener, soit individuellement, soit collectivement, des morceaux d'insectes au nid. Ainsi, avec une simple règle de décision basée sur une mesure sommaire mais fonctionnelle de la taille des proies à savoir leur transportabilité, cet algorithme rend compte de l'ensemble des stratégies adaptatives de récolte de proies par les fourmis.

L'étude des mécanismes qui permettent de passer du comportement individuel à un comportement collectif efficace, est loin d'être épuisée. Dans le cas d'une solution sucrée, des expériences sur *Paraponera clavata* (Breed *et al*, 1987) et *Myrmica rubra* (de Biseau & Pasteels, 1994) suggèrent qu'il existe une mesure de la taille de la source par la recruteuse. La probabilité qu'une ouvrière retourne au nid et recrute, augmente nettement pour un volume critique de la source semblant correspondre à la charge maximale d'une ouvrière. La capacité de remplir ou non son jabot pourrait être ici le critère utilisé par l'ouvrière "décidant" de recruter ou non.

De nombreuses décisions seraient ainsi inhérentes au système et ne nécessiteraient aucun codage particulier. Des stratégies complexes au niveau collectif peuvent ainsi émerger de l'interaction entre des règles de décision élémentaires, des processus d'amplification et de rétrocontrôle. Ces principes ne se limitent pas aux sociétés d'insectes mais peuvent sans nul doute être appliqués à toute autre structure ou organisation biologique.

REFERENCES

Breed, M.D., J.H. Fewell, A.J. Moore & K.R. Williams, 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20: 407-411.

de Biseau, J.C. & J.M. Pasteels, 1994. Regulated food recruitment through individual behavior of scouts in the ant, *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Ins. Behav.*, 7: 767-777.

Detrain, C., 1990. Field study on foraging by the polymorphic ant *Pheidole pallidula*. *Insectes Sociaux*, 37: 315-332.

Detrain, C. & J.M. Pasteels, 1990. Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant *Pheidole pallidula*. *J. Insect Behaviour*, 4: 157-177.

Detrain, C., J.M. Pasteels, J.L. Deneubourg & S. Goss, 1990. Prey foraging by the ant *Pheidole pallidula*: decision-making systems in food recruitment. In: *Social Insects and the Environment* (Veeresh, Mallik and Viraktamah, eds), Oxford & IBH Publishing, New Delhi. pp. 500-501.