

**INFLUENCE DU NOMBRE D'INDIVIDUS SUR LES
CARACTERISTIQUES DES DEPLACEMENTS LORS DE
L'EXPLORATION DE L'ESPACE CHEZ LA FOURMI *MESSOR SANCTA***

**Carole BREDARD, Roussan LUCAS, Mikaël Le CALVEZ,
Vincent FOURCASSIE, Sylvain GUERIN & Guy THERAULAZ**

*Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, UMR CNRSN⁵⁵⁵⁰,
Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cedex 4, FRANCE.*

Résumé. Le but de notre travail est d'étudier si les fourmis qui explorent collectivement une aire sont capables de coordonner leur mouvement dans le sens d'une meilleure efficacité de l'exploration, en ajustant leurs déplacements en fonction du nombre d'individus présents sur l'aire. Nous avons utilisé pour cette expérience la fourmi granivore *Messor sancta* dont les ouvrières peuvent fourrager en solitaire mais chez laquelle on observe également la formation de pistes d'exploration. Outre le nombre de participants, l'effet de l'état nutritionnel de la colonie et de l'état de l'aire sur laquelle se déplacent les ouvrières ont aussi été étudiés. Les résultats préliminaires montrent que les individus tendent à diffuser de façon plus importante lorsqu'ils explorent en groupe que lorsqu'ils explorent de façon isolée. De plus, la diffusion est plus importante sur une aire préalablement marquée que sur une aire vierge et plus importante également chez des ouvrières issues d'une colonie affamée que chez des ouvrières issues d'une colonie nourrie, le comportement de ces dernières étant en outre moins affecté par l'état de l'aire explorée.

Mots-clés. *Messor sancta*, fourragement, exploration, diffusion, régulation sociale

Abstract. Influence of the number of individuals on the characteristics of displacement during exploration in the ant *Messor sancta*.

The aim of our study is to investigate whether ants that explore collectively an area are able to coordinate their movements by adjusting the characteristics of their displacements according to the number of workers present on the area in order to increase their exploration efficiency. We used the seed-harvesting ant *Messor sancta*. In this species workers can forage solitarily but can also form exploratory trails. In addition to group size we also studied the effect of the nutritional state of the colony and of the state of the area which was being explored. Preliminary results show that workers tended to diffuse further when exploring in group than when exploring solitarily. Moreover, the diffusion was more important on a marked than on an unmarked area and for workers from a starved than from a fed colony. In addition, foragers from a fed colony were less affected by the state of the area.

Key words. *Messor sancta*, foraging, exploration, diffusion, social regulation

INTRODUCTION

Chez les fourmis, il existe un continuum dans les modalités d'exploration, allant de l'exploration purement solitaire, observée par exemple chez beaucoup de Ponérines, jusqu'à l'exploration collective pratiquée sur une grande échelle par les fourmis légionnaires (Hölldobler & Wilson, 1990). La plupart des espèces présentent cependant

des stratégies mixtes et l'utilisation de l'une ou l'autre stratégie dépend de la nature et de la distribution des sources de nourriture qui sont recherchées dans le milieu. L'exploration collective peut être régulée par les interactions directes entre individus (Adler & Gordon, 1992; Gordon *et al.*, 1993; Pacala *et al.*, 1996; Lopez *et al.*, 1997) ou par l'intermédiaire des substances chimiques déposées par les ouvrières sur le substrat (Deneubourg *et al.*, 1990; Detrain *et al.*, 1991; Fourcassié & Deneubourg, 1994). Le but de notre travail est d'étudier si des fourmis qui explorent collectivement une aire sont capables de coordonner leur mouvement dans le sens d'une meilleure efficacité de l'exploration, en ajustant leurs déplacements en fonction du nombre d'individus présents sur l'aire. Dans cette étude préliminaire, nous avons volontairement choisi une situation expérimentale très simple, de façon à mieux isoler les différents facteurs qui peuvent intervenir dans l'organisation de l'activité exploratoire. Nous travaillerons ultérieurement dans des situations plus complexes et plus proches des conditions naturelles. D'autre part, bien que l'utilisation du terme "exploration" soit en général réservé dans la littérature éthologique aux déplacements qui ont lieu sur un terrain inconnu, jamais visité au préalable, nous l'étendons en ce qui nous concerne à tous les déplacements de nature non orientés, qu'ils aient lieu sur terrain connu ou inconnu.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons utilisé pour cette étude de laboratoire la fourmi granivore *Messor sancta* chez laquelle on observe des pistes d'exploration mais dont les ouvrières, comme chez la plupart des autres espèces de *Messor* (Hölldobler & Wilson, 1990), peuvent également se déplacer en solitaire. La même colonie a été utilisée dans toutes les expériences. Les ouvrières capturées à l'extérieur du nid (essentiellement ouvrières majors et médias) sont déposées isolément ou par groupe de 5, 10 ou 15 individus dans une boîte circulaire qui est immédiatement retournée au centre d'une arène de 80 cm de diamètre dont le sol est constitué d'aggloméré stratifié de couleur blanche. La boîte est soulevée après un temps de latence de 2 minutes et les trajectoires des ouvrières filmées pendant une minute. L'aire sur laquelle se déplacent les fourmis est soit nettoyée à l'alcool à 90° juste avant l'expérience (Aire Vierge), soit préalablement marquée par la colonie qui y a eu accès pendant un à deux jours (Aire Marquée). La colonie à laquelle appartiennent les fourmis a été régulièrement nourrie (Colonie Nourrie) ou soumise à un jeûne d'une semaine (Colonie Affamée). Pour chaque condition expérimentale, 25 individus isolés ont été testés et chaque expérience a été répliquée à 5 reprises pour des groupes de 5, 10 et 15 individus. Un digitaliseur acoustique a été utilisé pour numériser les trajectoires afin de permettre leur analyse. Deux types de caractéristiques ont été retenus pour l'analyse statistique des trajectoires : (1) caractéristiques cinétiques : vitesse linéaire (mm/s) et vitesse angulaire ($^{\circ}$ /s) des ouvrières, (2) caractéristiques spatiales : distance moyenne (mm) des ouvrières par rapport au centre de l'arène, tendance centrifuge du déplacement, surface moyenne prospectée par les ouvrières (surface totale prospectée par le groupe, divisée par le nombre d'ouvrières dans le groupe). Après avoir vérifié l'absence de différences entre les répliques de chaque expérience, les trajectoires correspondant à chaque condition expérimentale ont été réunies dans un seul groupe et on a procédé pour chaque taille de groupe à un tirage aléatoire de 25 trajets. Les caractéristiques de ces trajets ont ensuite été utilisées comme données de base dans une analyse de variance à trois facteurs principaux (taille du groupe, état de l'aire, état de la colonie).

RESULTATS

Quelles que soient les conditions expérimentales, les fourmis isolées ont une vitesse linéaire plus importante que les fourmis en groupe (Fig. 1b; ANOVA, effet taille du groupe: $F= 10,265$ (3, 384), $P= 0,001$). Globalement, les ouvrières qui appartiennent à une colonie nourrie se déplacent plus rapidement (Fig. 1b; ANOVA, effet état de la colonie: $F= 8,221$ (1, 384), $P= 0,004$) et ont une trajectoire plus sinueuse (Fig. 1a;

ANOVA, effet état de la colonie: $F=47,692(1, 384)$, $P<0,001$) que celles appartenant à une colonie affamée. La tendance centrifuge est minimale pour les individus isolés et maximale pour les individus explorant en groupe de 10 (Fig. 1c; ANOVA, effet taille du groupe: $F=10,67(3, 384)$, $P<0,001$). Elle est plus importante pour une colonie affamée que pour une colonie nourrie (ANOVA, effet état de la colonie: $F=6,891(1, 384)$, $P=0,009$) et plus importante sur aire marquée que sur aire vierge (ANOVA, effet état de l'aire: $F=5,859(1, 384)$, $P=0,016$); ce dernier effet étant plus prononcé pour la colonie nourrie que pour la colonie affamée (ANOVA, interaction état de l'aire x état de la colonie, $F=4,520(1, 384)$, $P=0,034$). La distance moyenne à l'origine augmente avec la taille du groupe uniquement au cours de l'exploration d'une aire vierge (Fig. 1d; ANOVA, interaction taille du groupe x état de l'aire, $F=7,016(3, 384)$, $P<0,001$). Comme pour la tendance centrifuge on retrouve les valeurs maximales pour une aire marquée (ANOVA, effet état de l'aire: $F=4,014(1, 384)$, $P=0,046$) et pour une colonie affamée (ANOVA, effet état de la colonie: $F=4,810(1, 384)$, $P=0,029$) ainsi qu'une plus grande sensibilité à l'état de l'aire pour une colonie nourrie ANOVA, interaction état de l'aire x état de la colonie, $F=4,810(1, 384)$, $P=0,029$).

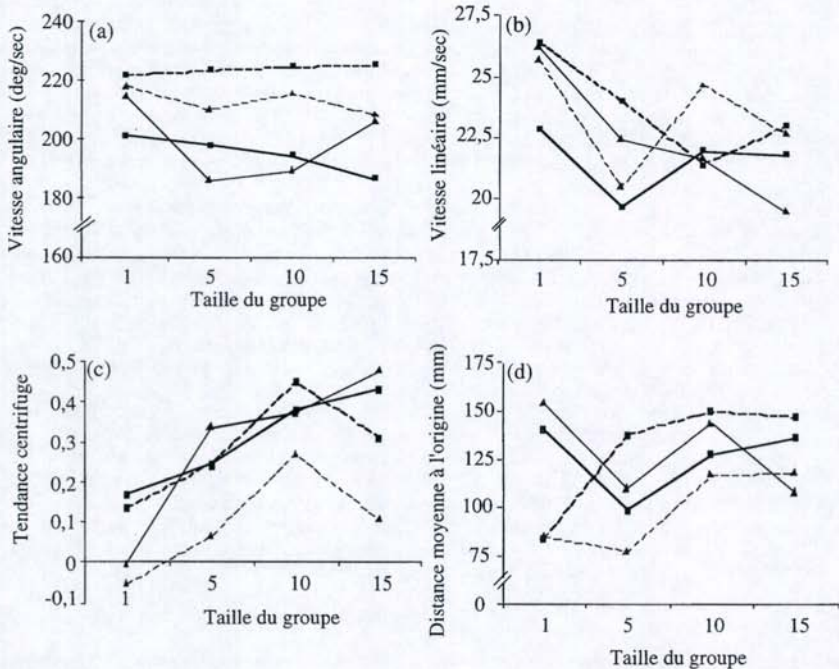


Figure 1 : Caractéristiques des trajectoires. Triangles : colonie nourrie. Carrés : colonie affamée. Traits continus : aire marquée. Traits pointillés : aire vierge. Chaque point représente la valeur moyenne calculée pour l'ensemble des fourmis du groupe.

Figure 1 : Trajectory characteristics. Triangles : colony fed. Squares : colony starved. Continuous lines : marked area. Dashed lines : unmarked area. Each point is the mean value computed for all ants of the group.

La surface moyenne prospectée par individu diminue lorsque la taille du groupe augmente (ANOVA, effet taille du groupe : $F=20,407$ (3, 64), $P<0,001$) mais cet effet n'est vraiment clair que pour les ouvrières issues d'une colonie affamée. Pour une colonie nourrie, elle est plus importante sur aire marquée que sur aire vierge ce qui n'est pas le cas cependant pour une colonie affamée (ANOVA, interaction état de la colonie x état de l'aire: $F=6,826$, $P=0,011$). Afin d'étudier s'il existe une coordination entre ouvrières au cours de l'exploration, allant dans le sens d'un partage de l'espace à prospecter, 200 groupes fictifs ont été créés en tirant aléatoirement un nombre de trajets identiques dans chacune des 5 répliques de chaque expérience (soit 3 trajets pour les groupes de 15 fourmis, 2 pour les groupes de 10 et 1 pour les groupes de 5). Pour chacun de ces groupes a été calculée la surface moyenne prospectée par individu. Nous avons pu ainsi vérifier que la distribution des valeurs observées pour chaque taille de groupe n'était pas statistiquement différente de celle des valeurs théoriques obtenues par un processus aléatoire (Test de Kolmogorov-Smirnov, unilatéral: Groupe 15 individus: $\chi^2=0,615$, NS; Groupe 10 individus: $\chi^2=2,093$, NS; Groupe 5 individus: $\chi^2=3,362$, NS).

DISCUSSION

Effet état de l'aire : les ouvrières diffusent plus sur une aire marquée que sur une aire vierge. En milieu naturel, ce comportement pourrait correspondre à un ajustement de la pression d'exploration en fonction de la densité des sources de nourriture : sur une aire préalablement visitée, la probabilité de trouver un item alimentaire augmente lorsqu'on s'éloigne du nid. Les fourmis qui se déplacent sur une aire marquée par leur propre colonie possédant un avantage en cas de conflit intraspécifique pourraient également être plus enclins à s'exposer à un risque et donc à s'éloigner à une plus grande distance de leur nid.

Effet état de la colonie : les ouvrières appartenant à une colonie nourrie se déplacent plus rapidement mais diffusent moins que celles appartenant à une colonie affamée. La diminution de la vitesse observée chez les ouvrières affamées pourrait être due à une diminution de la vigueur des individus consécutive au jeûne. Le jeûne aurait aussi pour effet d'augmenter la prise de risque et donc l'éloignement par rapport au nid.

Effet taille du groupe : les ouvrières se déplacent plus rapidement lorsqu'elles sont isolées que lorsque elles sont en groupe. Sur une aire vierge, la distance moyenne de diffusion augmente avec la taille du groupe. Ce dernier résultat pourrait être du soit à un marquage progressif de l'aire prospectée, soit aux effets des interactions entre individus. Ces deux mécanismes seront testés par la modélisation dans une étude ultérieure. L'efficacité du comportement d'exploration, mesurée en termes de surface prospectée par individu, diminue avec la taille du groupe. L'absence de différences significatives entre les distributions des valeurs observées et celles obtenues en combinant aléatoirement des fourmis appartenant à différents groupes expérimentaux suggère qu'il n'y a pas de coordination entre ouvrières pendant l'exploration, allant par exemple dans le sens d'un partage de l'espace à prospecter. Ces résultats vont donc à l'encontre de ceux trouvés par Gordon (1995) chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé en partie par le GIS - Sciences de la Cognition.

REFERENCES

- Adler, F.R. and D.M. Gordon, 1992. Information collection and spread by networks of patrolling ants. *Am. Nat.*, 140: 373-400.
 Deneubourg, J.L., Aron S., Goss, S. and J.M. Pasteels., 1990. The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant. *J. Insect Behav.*, 3: 159-168.

- Detrain, C., Deneubourg, J.L., Goss, S. and Y. Quinet, 1991. Dynamics of collective exploration in the ant *Pheidole pallidula*. *Psyche*, 98: 21-31.
- Fourcassié, V. and J.L. Deneubourg, 1994. The dynamics of collective exploration and trail-formation in *Monomorium pharaonis*: experiments and model. *Physiol. Entomol.*, 19: 291-300.
- Gordon, D.M., 1995. The expandable network of ant exploration. *Anim. Behav.*, 50: 995-1007.
- Gordon, D.M., Paul, R.E. and K. Thorpe, 1993. What is the function of encounter patterns in ant colonies? *Anim. Behav.*, 45: 1083-1100.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University press, Cambridge, MA.
- Lopez, F., Fungairiño, S.G., Serrano, J.M., Acosta, F.J. and P. Reunanen, 1997. Allothetic efficiency in the patrolling networks of a polymorphic ant, *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, 10: 115-127.
- MacNamara, J.M. and Houston, A.I., 1992. Risk-sensitive foraging: a review of the theory. *Bull. math. Biol.*, 54: 355-378.
- Pacala, S.W., Gordon, D.M. and C. Godfray, 1996. Effects of social group size on information transfer and task allocation. *Evol. Ecol.*, 10: 127-165.