

**AUTO-ORGANISATION ET RECONNAISSANCE COLONIALE :
LE MODELE DE L'AGREGATION DE LA BLATTE**

Rivault C. (1), Theraulaz G. (2), Cloarec A. (1), Deneubourg J.-L. (3).

(1) UMR CNRS 6552, Laboratoire d'Ethologie, Campus de Beaulieu,
Université de Rennes I, 35042 RENNES Cédex, France.

(2) UMR CNRS 5550, LEPA, Université Paul Sabatier, 118 Route de
Narbonne, 31062 TOULOUSE Cédex, France.

(3) CENOLI, CP 231, ULB, Bd du Triomphe, B-1060 BRUXELLES, Belgique.

Résumé. La blatte *Blattella germanica* présente des comportements grégaires durant la phase de repos. Des tests de choix réalisés avec des larves ont montré qu'elles ont tendance à se regrouper sur un même site, que celui-ci soit propre ou préalablement imprégné par l'odeur des larves. L'imprégnation des sites par l'odeur de souches différentes a montré que les larves ont tendance à choisir leur odeur. Lorsque les tests sont réalisés avec des larves provenant de deux souches, elles se regroupent préférentiellement sur le site imprégné par l'odeur de la souche présente en majorité. Ces résultats peuvent être reproduits par un modèle mathématique dont l'élément essentiel est la modulation du temps de séjour en fonction de la population sur un site de repos. Ce modèle, lorsque l'encombrement sur le site de repos est pris en compte, prédit qu'une ségrégation doit apparaître entre les souches, bien qu'aucun mécanisme répulsif ne soit introduit dans le modèle. Une fermeture du groupe émerge, sans modification des comportements individuels lorsque la place disponible sur les sites devient limitante.

Mots-clés. Grégarisme, modélisation, auto-organisation, *Blattella germanica*

Abstract. Auto-organization and strain odour recognition: cockroach aggregation example. *Blattella germanica* cockroaches exhibit gregarious behaviour during their resting period. Choice tests made with groups of larvae indicated a strong tendency to aggregate on a unique resting site. This could be observed either on a clean site or on a site impregnated by strain odor. Furthermore, larvae seemed to prefer their own strain odour to another one. Nevertheless when groups include cockroaches from two different strains and had the choice between the two strain odours, they still aggregated on a unique site, choice depending on the strain with the largest proportion of larvae in the groups. A mathematical model reproduced these experimental results. The main parameter of the model was given by the variation of duration of resting of each individual on a given site. The model predicted that when the resting site was overcrowded, the two strains would separate although no aggressive parameters were introduced into the model. Group closure seemed to be an emerging component of the model which has to be tested further.

Key-words. Aggregation, auto-organisation model, *Blattella germanica* (L.)

INTRODUCTION

La notion d'agrégation et de groupe social ont donné lieu à de nombreuses définitions dont certaines privilégient l'importance des relations existant entre les membres du groupe. De nombreuses espèces forment des groupes qui se maintiennent grâce à l'attraction de leurs membres. Le terme de "congrégation" récemment utilisé (Parrish et al., 1997), lorsque la source d'attraction est le groupe lui-même, peut recouvrir deux types de formation : - les congrégations passives, dans lesquelles les membres du groupe sont attirés par le groupe lui-même et ne manifestent pas de comportement social. Les transferts d'information, s'ils ont lieu, se font de manière passive; - les congrégations sociales, dans lesquelles, les comportements interindividuels nécessitent un transfert actif de l'information.

Nos connaissances sur la formation des agrégats chez une espèce sub-sociale telle que la blatte *Blattella germanica* (L.) restent encore fragmentaires. Les expériences qui ont été mises en œuvre, ne cherchent pas à comprendre, pourquoi les blattes forment des groupes, mais comment elles forment des groupes. En effet, il nous a paru important d'analyser quelques-unes des règles de formation des groupes, de mettre en évidence les informations pertinentes utilisées par chaque individu lors de la formation des agrégats et enfin de s'interroger sur les mécanismes de régulation de la taille optimale des groupes. L'étude des causes proximales, c'est-à-dire des mécanismes impliqués dans la formation des groupes peut bénéficier des concepts d'auto-organisation (Deneubourg & Goss, 1989; Bonabeau et al., 1997; Camazine et al., 1998). Le comportement du groupe en tant que tel, est considéré comme un processus émergent qui naît des interactions entre les individus du groupe et entre les individus et leur environnement proche. Pour cela, la modélisation nous permet de tester un certain nombre de règles d'association basées sur des hypothèses minimales et de vérifier si les résultats des simulations générés par l'ordinateur répondent aux mêmes règles d'association que les agrégats de blattes que nous observons.

MATERIEL ET METHODE

L'agrégation a été analysée grâce à des tests de choix (Rivault & Cloarec, 1998) qui mesurent l'aptitude de lots de 20 larves à s'agréger pendant la phase de repos diurne, sur deux papiers filtres qui sont imprégnés ou non d'odeurs différentes. A la fin du test, le nombre de larves sur chacun des deux papiers, est comptabilisé. Nous n'avons retenu dans notre analyse, pour des raisons de facilités, que les tests où un minimum de 80 % de larves est présent sur les deux papiers. En effet, les larves peuvent également s'agréger ou s'arrêter en d'autres endroits du dispositif, par exemple sur les bords de la boîte où sont réalisées les expériences. Les résultats expérimentaux sont exprimés en nombre de tests en fonction de la proportion de blattes présentes sur l'un des deux papiers, (la répartition sur l'autre papier étant symétrique).

Modèle et hypothèses d'agrégation

Les hypothèses qui sous-tendent notre modèle et qui tentent de reproduire les résultats expérimentaux font appel à un nombre minimal de règles de fonctionnement. Si nous prenons un lot de larves dans une boîte de test, les

individus peuvent présenter deux types de relations. Soit les individus s'ignorent et sont non sociaux, soit ils présentent des relations sociales entre eux.

1) Dans le cas où les individus sont non sociaux, on considère que chaque individu effectue une promenade aléatoire dans la boîte de test au cours de sa phase d'activité, c'est-à-dire qu'il a la même probabilité (R_i) de rencontrer les deux papiers. Cette hypothèse exprime l'idée qu'il n'y a pas (ou sont négligeables) de pistes ou de signaux à longue portée pour attirer les congénères. A chaque pas de temps, il a une probabilité constante (Q_i) de quitter le papier, probabilité qui est l'inverse du temps moyen τ sur ce papier. S'il est face à deux papiers témoins, les probabilités de rencontrer et de rester sur l'un ou l'autre papier sont identiques. S'il est face à un papier imprégné et un papier témoin, la probabilité de rencontrer l'un ou l'autre papier reste identique, mais la probabilité de quitter le papier par unité de temps (et le temps de séjour) varie en fonction des odeurs présentes sur les deux papiers. Par exemple le temps de séjour moyen sur le papier imprégné peut être supérieur à celui passé sur le papier témoin ($\tau_m > \tau$) et dès lors la probabilité de quitter correspondant est inférieure à celle du papier témoin. Si les tests sont réalisés avec deux papiers témoin, autant de larves vont sur le papier de droite que sur le papier de gauche. On obtient alors sur chacun des papiers, une distribution binomiale centrée sur 50 % (Fig. 1A). Si les tests sont réalisés avec des papiers différents, les individus vont privilégier un positionnement sur le papier le plus attractif. La distribution sur chacun des papiers n'est plus centrée sur 50 % mais se déplace en faveur du papier le plus attractif (Fig. 1B). Dans ce cas, les individus se positionnent en fonction de l'hétérogénéité du milieu, sans qu'il y ait pour autant manifestation de grégarisme.

2) Dans le cas où les individus présentent des relations sociales, une force de rétention liée à la présence de congénères s'exerce sur les individus. Plus, il y a d'individus déjà présents sur le papier, plus la tendance à rester sur celui-ci sera élevée, sans que l'odeur initiale du papier ne soit modifiée pour autant (la probabilité de quitter Q_i diminue avec le nombre d'insectes présents). Si les deux papiers sont identiques, les individus se regroupent tous ensemble, soit sur le papier de droite, soit sur le papier de gauche. La répartition des tests sur l'un des papiers présente une distribution bimodale symétrique (un pic à petit nombre et un à grand nombre) (Fig. 1C). Si les deux papiers sont différents, l'effet nombre d'individus présents s'ajoute à l'effet attractif de l'un des papiers et la différence de hauteur entre les deux pics de répartition varie en fonction de l'asymétrie présente sur les papiers (Fig. 1D).

Comparaison entre résultats expérimentaux et simulation

1) Lorsque les blattes sont soumises à un test de choix entre deux papiers témoins, la répartition des tests sur l'un des papiers présente une répartition en U avec deux pics de hauteurs quasi identiques. En fait les blattes se regroupent toutes ensemble, soit sur le papier de gauche, soit sur le papier de droite (Fig. 2A). Le résultat de la simulation, où chaque individu visite aléatoirement les deux papiers et d'autre part y reste d'autant plus longtemps que le nombre de congénères qui s'y trouvent est important, présente cette même répartition à l'état stationnaire (Rivault et al., en prep). Ces résultats signifient d'une part, que les règles de fonctionnement du modèle utilisé pour la simulation correspondent bien à notre situation expérimentale, et d'autre part, nous obtenons une répartition typique des

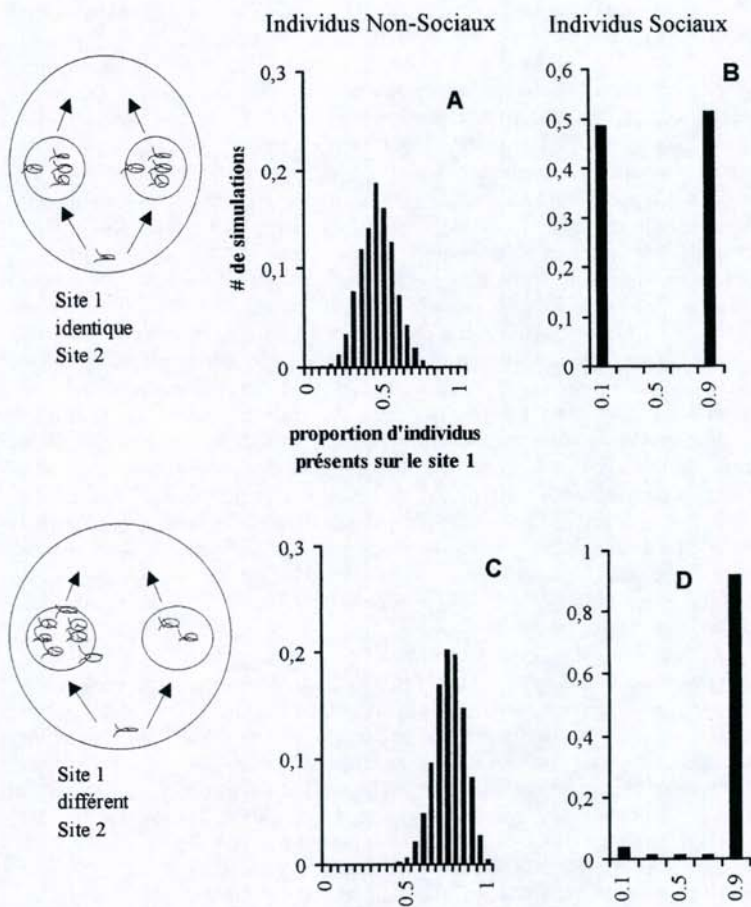


Fig.1: Proportion de simulations en fonction de la proportion d'individus présents sur le site 1, dans le cas où les individus testés sont soit non-sociaux, soit sociaux. Ils peuvent être confrontés à un choix entre deux sites identiques ou à deux sites différents.

Fig. 1: Proportion of simulations in relation to the proportion of individuals present on site 1. Individuals tested are either non-social or social. The choice given to them is either two identical sites or two different sites.

groupes d'individus ayant des relations sociales avec une tendance à rester davantage sur le papier où il y a déjà d'autres congénères.

2) Lorsque les blattes sont soumises à un test de choix entre un papier témoin et un papier imprégné par leur propre odeur, on obtient également une distribution en U avec une répartition inégale sur les deux branches du U (Fig.2B); la branche la plus haute correspondant au papier imprégné. Les résultats de la simulation sont en accord avec les résultats expérimentaux. Ce résultat indique que les blattes marquent non seulement leur préférence pour le papier, mais également leur tendance à rester davantage sur le papier lorsqu'il y a déjà d'autres congénères.

Résultats expérimentaux : Proportion d'individus présents sur le site 1

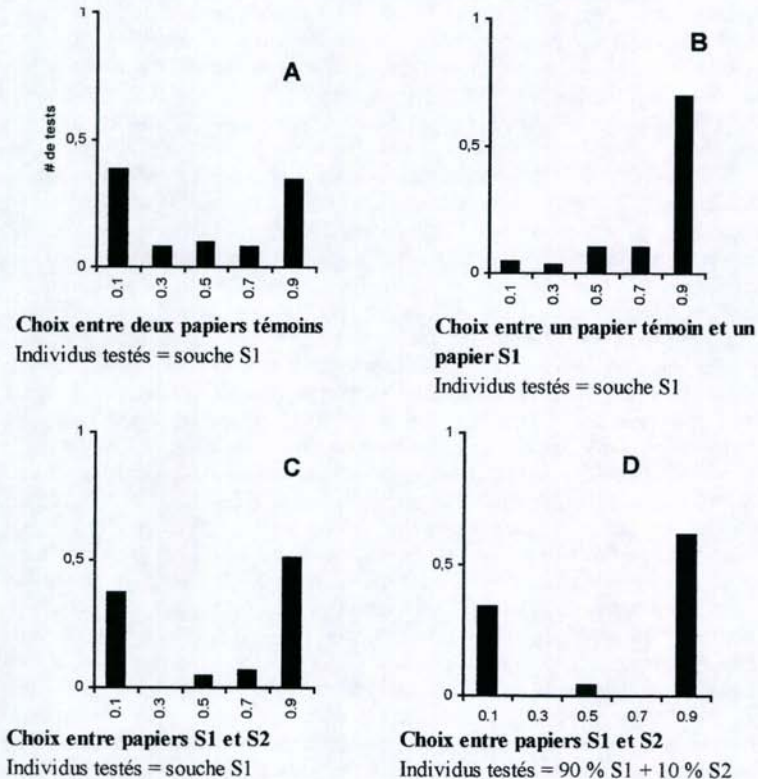


Fig. 2 : Proportion de tests en fonction de la fonction de la proportion d'individus présents sur le site 1.

Fig. 2 : Proportion of tests in relation to the proportion of individuals present on site 1.

3) Lorsque les blattes sont soumises à un test de choix entre un papier imprégné par leur propre odeur et un papier imprégné par l'odeur d'une souche étrangère (Rivault & Cloarec, 1997), on obtient une répartition en U, avec une branche plus haute correspondant au papier imprégné par leur propre odeur (Fig.2C). Ce résultat montre que les blattes testées discriminent et préfèrent l'odeur de leur souche par rapport à une odeur étrangère.

Modèle à deux souches et hypothèse d'encombrement

Dans les expériences décrites ci-dessus les blattes provenaient d'une même souche. Lorsque les blattes testées sont des lots mixtes, provenant de deux souches différentes (en faisant varier la proportion des deux souches S1 et S2 l'une par rapport à l'autre), et confrontées à deux papiers imprégnés, l'un par l'odeur S1 et l'autre par l'odeur S2, on obtient une répartition en U. Ceci signifie que les groupes sont maintenus mais les blattes des deux souches se regroupent préférentiellement sur le papier marqué par l'odeur de la souche présente en majorité (Fig.2D). Ce résultat indique que les blattes ne se séparent pas en fonction de leur souche d'origine, bien qu'elles marquent toujours une préférence pour leur propre odeur. Dans le cas où les lots sont composés d'individus provenant de deux souches, le modèle de base doit être complété par deux nouveaux paramètres d'interattraction intersouche β_{12} et β_{21} que nous supposons égaux. Les paramètres d'interattraction intrasouche (β_{11} et β_{22}) déjà présents dans le modèle à une souche sont également considérés égaux. Pour exprimer qu'un individu S1 a davantage tendance à rester auprès d'un individu S1 que d'un individu S2 et inversement, les termes intersouches β_{ij} sont inférieurs aux termes intrasouches β_{ii} . Jusqu'à présent, ni le modèle utilisé pour les simulations, ni les expériences n'ont fait intervenir de facteur d'encombrement sur les sites d'agrégation. Nos expériences ont été faites avec des papiers imprégnés relativement grands par rapport à la surface nécessaire pour abriter tout le lot de larves. Si on introduit dans le modèle un facteur d'encombrement (un individu qui arrive sur un site a une probabilité plus faible d'y rentrer s'il n'y a plus de place), sa probabilité de rentrer sur le site (R_i) est fonction du nombre d'individus déjà présents (B_i) et du nombre de places potentielles (P) du site. La forme la plus simple pour cette probabilité est $R_i = 1 - B_i/P$. Dans le cas où le nombre de places P est très grand par rapport au nombre de blattes, l'encombrement ne joue aucun rôle. Pour la simplicité, nous nous limiterons à la discussion de groupes composés de 50% de chacune des souches. Dans le cas où les lots sont composés d'individus qui s'ignorent s'ils appartiennent à des souches différentes ($\beta_{ij} = 0$), on obtient une répartition (Fig.3A) telle, que dans environ 50% des cas, ils se répartissent également sur les deux papiers témoins, et pour le reste, elles se regroupent soit toutes sur le papier de droite, soit sur le papier de gauche. Dans le cas où les lots sont composés d'individus présentant des relations sociales intersouche ($\beta_{ij} > 0$), on obtient un résultat différent en fonction de l'encombrement sur les sites. Face à deux sites identiques qui ne sont pas (ou jamais) encombrés, les individus des deux souches se mélangent et le résultat des simulations indique une répartition en U au niveau d'un site. Cette situation correspond à la quatrième série d'expériences que nous avons décrite (les individus présentent des relations sociales, deux souches sont mélangées et les sites ne sont pas encombrés, (Fig.2D)). Ces résultats sont obtenus même si le terme est relativement petit. En d'autres termes, une faible interattraction intersouche est

suffisante pour maintenir la cohésion des groupes mixtes. Signalons au passage que le modèle reproduit également les résultats obtenus pour les mélanges de souches avec des papiers prémarqués, c'est-à-dire la sélection préférentielle du site marqué par l'odeur majoritaire. Si l'encombrement augmente, le résultat de la simulation indique que les individus du lot se séparent en deux groupes, avec une partie des individus qui vont sur un site et l'autre partie sur l'autre site (Fig. 3B). On obtient pour la population totale, ce qui n'est surprenant, une répartition centrée sur 50 %. Mais sur chaque papier, s'est opérée une ségrégation en fonction des souches. Les individus qui sont allés sur un site (par exemple le site de gauche) sont majoritairement des individus d'une même souche (par exemple S1) et ceux de droite des individus S2.

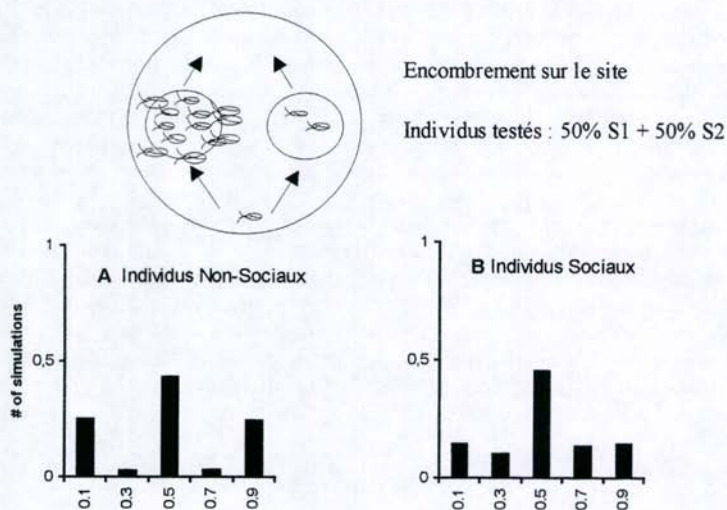


Fig. 3 : Résultat des simulations dans le cas d'un site encombré.

Fig. 3 : Simulation results with an overcrowded site.

DISCUSSION

La concordance entre les résultats des tests expérimentaux et les résultats des simulations faites avec le modèle d'auto-organisation que nous avons testé, nous permet de conclure à certains traits comportementaux qui régulent la formation des agrégats de blattes de l'espèce *Blattella germanica*. Bien que la position d'un agrégat soit fonction de stimulations externes telles que des odeurs attractives présentes dans l'environnement, nous avons pu mettre en évidence certains traits importants concernant sa formation. La formation des agrégats résulte de stimulations d'ordre social où la présence de congénères dans un site joue un rôle de rétention sur le site. Ces congénères sont plus ou moins attractifs selon qu'ils proviennent ou non de la même souche. L'appartenance à une souche donnée va avoir des conséquences diverses en fonction de la disponibilité spatiale sur le site

où se forme l'agrégat. En effet, des individus provenant de deux souches sont capables de s'agréger sur un site tant que celui-ci n'est pas saturé. Lorsque le site où se forme l'agrégat atteint la saturation et devient une ressource limitante, le résultat des simulations révèle l'apparition d'une ségrégation entre les souches en présence. Il est à noter que les règles de fonctionnement du modèle n'ont pas été modifiées. La ségrégation apparaît dans les simulations sans qu'aucun paramètre agonistique n'ait été introduit. L'introduction dans le modèle d'un facteur d'encombrement sur le site occupé par l'agrégat, fait apparaître la possibilité de ségrégation entre souches. Le danger d'interpréter l'apparition de la ségrégation comme une modification comportementale, est évité grâce à l'utilisation du modèle dont on peut vérifier les propriétés en faisant varier l'intensité des différents paramètres. Un tel modèle de formation des agrégats présente une valeur adaptative dans la régulation des groupes en milieu naturel, où des individus même non apparentés vont se tolérer dans des abris lorsque la densité de population est faible, et vont avoir tendance à former des groupes différents lorsque la densité de population augmente. Rappelons qu'il s'agit d'une prédiction théorique qui doit être testée expérimentalement en faisant varier la taille des sites et le nombre d'individus. L'influence d'autres paramètres, important dans ce contexte, doit également être testée, telle que la différence de taille entre les abris, leur nombre ainsi que la taille des insectes. Le caractère général de ce modèle d'agrégation, nous permet d'affirmer que moyennant la prise en compte de spécificités, celui-ci peut s'appliquer à un ensemble de situations où l'activité sociale peut être vue comme un phénomène d'agrégation et est particulièrement intéressant pour l'étude de la compétition-coopération interlignées chez les eusociaux et notamment chez les polygynes ou polyandres. Le modèle proposé permet d'une part d'expliquer une diversité de réponses qui peuvent sembler adaptative et d'autre part d'établir un lien entre les expériences de reconnaissance (Sherman et al., 1997) et les relations intercoloniales ou intersouches.

REFERENCES

- Bonabeau E., G. Theraulaz, J.L. Deneubourg, S. Aron & S. Camazine, 1997. Self-organization in social insects. *TREE*, 12: 188-193.
- Camazine S., J.L. Deneubourg, N. Franks, J. Snyed, E. Bonabeau & G. Theraulaz, 1998. Self-organized biological superstructures. Princeton University Press.
- Deneubourg J.-L. & S. Goss, 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology & Evolution*. 1: 295-311.
- Parrish J.K. & W.M. Hamner, 1997. Animal groups in three dimensions. Cambridge University Press.
- Rivault C. & A. Cloarec, 1997. Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Anim. Behav.*, 55: 177-184.
- Sherman P.W., H. K. Reeves & D. W. Pfennig, 1997. Recognition Systems. In: *Behavioural Ecology*. (J.R. Krebs & N.B. Davies, eds.), Blackwell.