

UNIVERSITÉ TOULOUSE III – PAUL SABATIER

UFR SVT

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ TOULOUSE III

Discipline: Ethologie

Présentée et soutenue par

Audrey DUSSUTOUR

le 15 décembre 2004

**ORGANISATION SPATIO-TEMPORELLE
DES DEPLACEMENTS COLLECTIFS
CHEZ LES FOURMIS**

JURY

Vincent FOURCASSIE (CR CNRS)	Toulouse	Directeur de thèse
Jean-Louis DENEUBOURG (CR FNRS, Pr. ULB)	Bruxelles	Directeur de thèse
Claire DETRAIN (CR FNRS, Pr. ULB)	Bruxelles	Rapporteur
Bernard THIERRY (DR CNRS)	Strasbourg	Rapporteur
Martin GIURFA (Pr. Université Paul Sabatier)	Toulouse	Président
Etienne DANCHIN (DR CNRS)	Paris	Examineur

**Centre de Recherches sur la Cognition Animale
Université Paul Sabatier – CNRS UMR 5169 - Toulouse**

« [...] On ne saurait rendre compte dans tous les détails des méthodes d'approvisionnement et de gestion des stock chez les fourmis, mais ce serait manquer de sérieux que de n'en faire mention. Il n'est rien, dans la nature, d'aussi petit et qui reflète en même temps les plus grandes et les plus belles choses : en elles on peut voir, comme dans une goutte d'eau claire, l'image de toute vertu. [...]. Elles ont des comportements que tout le monde connaît bien ; comme les égards qu'elles se prodiguent lorsqu'elles se rencontrent — celles qui ne portent rien s'écartant du chemin pour céder le passage à celles qui sont chargées [...]. »

Plutarque.

Extrait de « L'intelligence des Animaux » (46-120 ap J-C)

Remerciements

" Un aveugle n'apprend pas à voir malgré tout ce qu'on peut lui dire de la lumière, des couleurs, des formes. De même, nul ne comprendra la nature qui ne possède l'organe nécessaire, l'instrument intérieur qui crée et analyse; nul ne la comprendra qui spontanément ne la reconnaît et ne la distingue en toutes choses... Mais celui qui possède vraiment le sens de la nature et qui l'a exercé en jouit tandis qu'il l'étudie et prend plaisir à sa complexité infinie et à ses joies inépuisables... Le chercheur véritable ne devient jamais vieux; toute passion éternelle est hors du domaine du temps et plus l'enveloppe extérieure se fane et se dessèche, plus le noyau devient éclatant et puissant ". (Novalis)

Mes plus grands remerciements vont aux deux « véritables chercheurs » qui ont accepté de me guider tout au long de cette thèse Jean-louis Deneubourg et Vincent Fourcassié. Ils m'ont permis de réaliser une thèse dans les meilleures conditions qui soient. Ils m'ont apporté leur soutien, leur confiance et leur aide. Je les remercie de m'avoir enseigné l'intégrité et la rigueur. Je tiens également à les remercier pour leurs multiples qualités humaines, leur générosité et leur enthousiasme. Leur accompagnement aura été sans faille, et je ne saurai suffisamment les remercier.

« Un auteur est peu propre à corriger les feuilles de ses propres ouvrages : il lit toujours comme il a écrit et non comme il est imprimé » (Voltaire).

Je remercie Claire Detrain et Bernard Thierry d'avoir bien voulu évaluer et corriger ce manuscrit. Je leur en suis particulièrement reconnaissante.

Je remercie Etienne Danchin et Martin Giurfa d'avoir bien voulu accepter de lire la thèse et de participer au jury.

Je tiens également à remercier Anne Grimal qui a relu ce long manuscrit et qui a accepté de se mesurer à mon incorrigible dyslexie. Je la remercie de sa patience et de son indulgence.

« Allons chercher nos images dans l'œuvre de ceux qui ont le plus longtemps rêvé et valorisé la matière : adressons-nous aux alchimistes. » (Gaston Bachelard)

Je remercie mes « compères » Raphaël, Jérôme, Pablo et Stam de leur aide précieuse et de leur disponibilité tout au long de ce périple doctoral.

« Voir lever le soleil, c'est un goût que tout les amis de l'été ne partage pas ; plusieurs préfèrent que le soleil les voie lever, c'est la seule chose qui les différencie. Les amis de l'été c'est des cafés partagés, des bars écumés, des jeux animés... » (Hobbes)

Je remercie Cécé, Fra, Jérôme, Nadège, Pab et Raph pour tous les moments passés ensemble ici ou ailleurs et ceux qu'il reste encore à partager.

« La marque distinctive du savant, c'est la capacité d'enseigner » (Aristote)

Un merci tout particulier à Gérard « Gégé » qui m'a fait partager son goût pour « l'enseignement expérimental ». Je le remercie pour sa bonne humeur quotidienne, sa disponibilité (toujours partant pour une chasse à la fourmi !!) et son extrême gentillesse.

« Pour qu'un enfant grandisse, il faut tout un village » (Proverbe traduit de l'africain)

« Pour qu'une thèse progresse, il faut toute une équipe » je remercie donc les membres de l'équipe « éthologie et modélisation des comportements collectifs », toutes les personnes du département d'écologie sociale à l'Université libre de Bruxelles et l'ensemble des personnes du Centre de Recherches sur la Cognition Animale.

« Pour qu'une thèse voit le jour, il faut faire de belles rencontres » je remercie Raymond Campan qui m'a fait partager sa passion pour l'étude du comportement animal. Je remercie également Jean-François Gerard pour toutes les magnifiques discussions que l'on a pu avoir.

*« J'étais au milieu de la forêt, il y avait deux chemins devant moi,
j'ai pris celui qui était le moins emprunté, et là, ma vie a commencé. »*

Robert Frost

A mes parents, à ma grande sœur Lydie, et à mes petits frères Cyril et Raphaël

SOMMAIRE

I	INTRODUCTION GENERALE	19
I.1	Les questions que l'on se pose	24
I.1.1.1	La protection contre les prédateurs	24
I.1.1.2	Accès à la nourriture	25
I.1.2	Comment se déplacer en groupe ?	26
I.1.2.1	Généralités et définitions	26
I.1.2.2	Le recrutement	28
I.1.2.3	Synchronisation	39
I.1.2.4	Mécanismes de dispersion	41
I.1.2.5	Modulation de la communication	43
I.1.2.6	Variabilité interindividuelle des réponses	47
I.1.3	Qui se déplace ?	48
I.1.3.1	Composition du groupe : qui se déplace ?	48
I.1.3.2	Combien d'individus se déplacent ?	50
I.1.3.3	A quelle vitesse se déplacent-ils ?	51
I.1.4	Où se déplacent-ils ?	52
I.1.4.1	Grande échelle	53
I.1.4.2	Petit échelle	60
I.1.5	Quand se déplacent-ils ?	63
I.1.5.1	Grande échelle	63
I.1.5.2	Petite Echelle	65
I.1.6	Qui décide où aller ?	67
I.1.6.1	Décision « collective »	67
I.2	Objectifs du travail	75
I.3	Pour répondre aux objectifs	77
I.3.1	Une cadre explicatif : L'Auto-organisation	78
I.3.2	Un outil : La Modélisation	81
II	FOURRAGEMENT CHEZ <i>LASIUS NIGER</i>	93
II.1	Généralités	93
II.2	Division du travail et polymorphisme	95
II.3	Partition des tâches	95
II.4	Stratégie : Recrutement de masse	96
II.4.1	Description et caractéristiques	96
II.4.2	Modulation du volume de nourriture ingéré	98
II.4.3	Sélection d'une source ou d'un chemin	99
II.5	Facteurs influençant la mise en place d'une piste chimique	100
II.5.1	La source de nourriture	100
II.5.1.1	La quantité d'une source	100
II.5.1.2	La qualité de la source de nourriture (voir I.1.6.1.3 p71)	101
II.5.1.3	Dispersion spatiale de la nourriture	101
II.5.1.4	La nature de la source de nourriture	102
II.5.2	Caractéristiques du chemin	103
II.5.2.1	La longueur du chemin (I.1.6.1.2 p69)	103
II.5.2.2	Le substrat du chemin (I.1.6.1.4 p72)	103
II.5.3	La durée du jeûne	104
II.5.4	La taille de la colonie	105

II.5.5	La présence de couvain	105
II.5.6	Le marquage « home range »	105
II.6	Rôle de l'encombrement.....	107
II.7	objectifs.....	108
III	ORGANISATION SPATIALE DU TRAFIC	111
III.1	Introduction.....	113
III.2	Objectifs et plan du chapitre.....	116
III.3	Matériels et Méthodes.....	118
III.3.1	Conditions d'élevage.....	118
III.3.2	Expériences	118
III.3.3	Mesures	119
III.3.3.1	Réponse collective.....	119
III.3.3.2	Comportement individuel.....	120
III.4	RESULTATS.....	124
III.4.1	Quelques exemples.....	124
III.4.2	Dynamique de recrutement	125
III.4.3	Réponse collective.....	126
III.4.3.1	Organisation du trafic.....	126
III.4.3.2	Influence du flux sur l'organisation du trafic	128
III.4.3.3	Résumé.....	129
III.4.4	Comportements individuels.....	129
III.4.4.1	Probabilité de demi-tour spontané.....	129
III.4.4.2	Probabilité de contact.....	136
III.4.4.3	Probabilité de demi-tour induit par une contact	138
III.4.4.4	Probabilité d'être poussée suite à un contact.....	143
III.4.5	Modèle.....	145
III.4.5.1	Rappel du modèle de base.....	145
III.4.5.2	Simulations.....	147
III.4.5.3	Modification du modèle	149
III.5	DISCUSSION.....	152
III.5.1	Réponse collective.....	152
III.5.2	Comportements individuels.....	153
III.5.3	Modèle.....	154
III.5.4	Hypothèse alternative : saturation de pistes	155
III.5.5	Signification biologique du phénomène mis en évidence	156
III.5.6	Autorégulation.....	157
IV	ROLE DE L'ENCOMBREMENT DANS LA SELECTION D'UN CHEMIN	163
IV.1	Introduction.....	165
IV.2	Objectifs et plan du chapitre.....	168
IV.3	Matériels et méthodes.....	169
IV.3.1	Condition d'élevage	169
IV.3.2	Expériences	169
IV.3.3	Mesures	171
IV.3.3.1	Réponse collective	171
IV.3.3.2	Modèle	172
IV.3.3.3	Comportements individuels	174

IV.4	Résultats.....	176
IV.4.1	Réponse collective.....	176
IV.4.1.1	Dynamique de recrutement	176
IV.4.1.2	Choix collectifs	177
IV.4.2	Comportements individuels.....	179
IV.4.2.1	Probabilité de contact.....	179
IV.4.2.2	Temps de parcours	185
IV.4.2.3	Modèle à partir des temps de parcours.....	189
IV.4.3.1	Mesures	193
IV.4.3.2	Résultats.....	194
IV.4.3.3	Modèle incluant les demi-tours	203
IV.5	Discussion	207
IV.5.1	Réponse collective.....	207
IV.5.2	Temps de parcours et interactions	208
IV.5.3	Paramètre lié à l'encombrement.....	209
IV.5.4	Choix optimal ?	210
IV.5.5	Intégration de plusieurs paramètres lors du fourragement.....	211
V	ORGANISATION TEMPORELLE DU TRAFIC.	217
V.1	Introduction.....	219
V.2	Objectifs et plan du chapitre.....	222
V.3	Matériels et Méthodes.....	223
V.3.1	Condition d'élevage.....	223
V.3.2	Expériences	223
V.3.3	Mesures	225
V.3.3.1	Dynamique du recrutement	225
V.3.3.2	Temps de parcours et interactions	225
V.4	Résultats.....	227
V.4.1	Caractéristiques du trafic.....	227
V.4.1.1	Dynamique de recrutement.....	227
V.4.1.2	Temps de parcours et interactions	228
V.4.1.3	Résumé	234
V.4.1.4	En théorie	234
V.4.2	Organisation temporelle du trafic.....	235
V.4.2.1	Mise en évidence de l'organisation temporelle	235
V.4.2.2	Mise en place de l'organisation temporelle du trafic : où ?.....	238
V.4.2.3	Mise en place de l'organisation temporelle du trafic : comment ?	243
V.5	Discussion	254
V.5.1	Temps de parcours.....	254
V.5.1.1	Rôle des rencontres.....	254
V.5.1.2	Rôle du flux	255
V.5.1.3	Rôle de la largeur du pont	255
V.5.2	Mise en place des groupes.....	255
V.5.2.1	Formation des groupes : où ?.....	256
V.5.2.2	Formation des groupes : comment ?	257
V.5.3	Formation des groupes : pourquoi ?	259
V.5.4	Des fourmis et des hommes.....	260
V.5.5	Coopération ou conflit ?	261
VI	FOURRAGEMENT CHEZ ATTA SP.	267
VI.1	Généralités.....	267

VI.2 Polymorphisme et Polyéthisme	270
VI.2.1 Polymorphisme	270
VI.2.2 Polyéthisme : division du travail	270
VI.3 Partition des tâches	273
VI.3.1 Transfert indirect de la nourriture	273
VI.3.2 Transfert direct	275
VI.4 Stratégie de recolte de nourriture	275
VI.4.1 Activité de fourragement	275
VI.4.2.1 Piste	276
VI.4.2.2 Découverte d'une source de nourriture	277
VI.4.2.3 Recrutement par piste	278
VI.4.2.4 Recrutement au niveau de la source	279
VI.4.2.5 Modulation du recrutement	279
VI.4.2.6 Influence du jeûne sur le recrutement	280
VI.4.2.7 Vitesse de déplacement	281
VI.5 Comportement de découpage des feuilles	282
VI.5.1 Relation entre les caractéristiques physiques du substrat végétal et la taille du fragment découpé	283
VI.5.2 Relation entre l'âge de la feuille et la taille du fragment découpé	284
VI.5.3 Autres facteurs	284
VI.6 Effet de l'encombrement	286
VI.6.1 Encombrement au niveau de la source	286
VI.6.2 Encombrement sur la piste	286
VI.6.3 Encombrement au niveau du nid	288
VI.7 Objectifs	289
VII INFLUENCE DE LA LARGEUR DU CHEMIN SUR L'EFFICACITE DE LA RECOLTE	293
VII.1 Introduction	295
VII.2 Objectifs et plan	297
VII.3 Matériel et méthodes	298
VII.3.1 Espèce étudiée et conditions d'élevage	298
VII.3.1.1 <i>Atta colombica</i>	298
VII.3.1.2 Conditions d'élevage	298
VII.3.2 Expériences	299
VII.3.2.1 Généralités	299
VII.3.2.2 Source	299
VII.3.2.3 Dispositifs expérimentaux	300
VII.3.3 Mesures	300
VII.3.3.1 Dynamique du recrutement	300
VII.3.3.2 Fourmis	301
VII.3.3.3 Temps de parcours	301
VII.3.3.4 Probabilité de contacter une fourmi	302
VII.4 Résultats	303
VII.4.1 Dynamique de recrutement	303
VII.4.1.1 Flux total	303
VII.4.1.2 Flux de fourmis chargées	304
VII.4.1.3 Résumé	305
VII.4.2 Aire du fragment découpé	305
VII.4.3 Polymorphisme	307
VII.4.3.1 Fourmis chargées	307

VII.4.3.2	Fourmis non chargées	308
VII.4.3.3	Comparaison fourmis chargées – fourmis non chargées.....	309
VII.4.3.4	Résumé	310
VII.4.4	Probabilité de contact	310
VII.4.5	Temps de parcours.....	316
VII.5	Discussion.....	320
VII.5.1	Caractéristiques du trafic	320
VII.5.1.1	Temps de parcours	320
VII.5.1.2	Polymorphisme	321
VII.5.2	Taille du fragment	322
VII.5.3	Nombre de fragments ramenés au nid	322
VII.5.3.1	Première hypothèse : stimulation et état motivationnel	323
VII.5.3.2	Deuxième hypothèse : perturbation à la source	326
VII.5.4	Conclusion.....	328
VII.5.5	Perspectives.....	328
VIII	ORGANISATION TEMPORELLE DU TRAFIC SUR UN CHEMIN ETROIT	333
VIII.1	Introduction	335
VIII.2	Objectifs et plan.....	337
VIII.3	Mesures	338
VIII.3.1	Organisation temporelle	338
VIII.3.2	Polymorphisme	338
VIII.3.3	Temps de parcours	339
VIII.4	Résultats.....	340
VIII.4.1	Taille des groupes	340
VIII.4.1.1	Groupes en fonction de la direction de trajet.....	340
VIII.4.1.2	Groupe en fonction de la catégorie de fourmi	342
VIII.4.2	Polymorphisme et Temps de parcours	344
VIII.4.2.1	Polymorphisme.....	344
VIII.4.2.2	Temps de parcours sans interaction.....	345
VIII.4.2.3	Temps de parcours et fourmis chargées.....	346
VIII.4.2.4	Résumé	348
VIII.4.3	Règles de priorité	348
VIII.4.3.1	Priorité après une rencontre avec contact	349
VIII.4.3.2	Passage sur le bord	351
VIII.4.3.3	Résumé	355
VIII.4.4	Formation des groupes	356
VIII.4.4.1	Mesures	356
VIII.4.4.2	Résultats	357
VIII.4.4.3	Résumé	364
VIII.5	Discussion.....	365
VIII.5.1	Temps de parcours	365
VIII.5.2	Formation de groupe	366
VIII.5.3	Conséquences de l'organisation temporelle sur le nombre de fragments ramenés.....	368
IX	ORGANISATION SPATIOTEMPORELLE DU TRAFIC SUR UN CHEMIN LARGE	373
IX.1	Introduction.....	375
IX.2	Objectifs et plan	376
IX.3	Mesures	378
IX.3.1	Organisation temporelle	378

IX.3.2	Polymorphisme.....	378
IX.3.3	Temps de parcours	379
IX.3.4	Organisation spatiale	379
IX.3.5	Interactions.	379
IX.4	Résultats.....	381
IX.4.1	Organisation temporelle	381
IX.4.1.1	Distribution des tailles de groupes	381
IX.4.1.2	Groupes et fourmis chargées.....	382
IX.4.1.3	Résumé.....	386
IX.4.2	Polymorphisme et temps de parcours.....	386
IX.4.2.1	Polymorphisme	386
IX.4.2.2	Temps de parcours	387
IX.4.3	Organisation spatiale	388
IX.4.3.2	Parcours sur le bord.....	392
IX.5	Discussion	394
IX.5.1	Temps de parcours	394
IX.5.2	Organisation temporelle	394
IX.5.3	Organisation spatiale	395
IX.5.4	Règle de priorité	396
IX.5.5	Des fourmis et des hommes.....	398
IX.5.6	Organisation spatiale : un avantage ?	399
X	INFLUENCE DE LA HAUTEUR DU CHEMIN SUR L'EFFICACITE DE LA RECOLTE	405
X.1	Introduction.....	407
X.2	plan du chapitre	409
X.3	Matériel et méthodes.....	410
X.3.1	Espèce étudiée et Conditions d'élevage	410
X.3.2	Expériences	410
X.3.2.1	Dispositifs expérimentaux	410
X.3.3	Mesures	411
X.3.3.1	Dynamique du recrutement	411
X.3.3.2	Taille des fourmis et des fragments.....	411
X.3.3.3	Temps de parcours	412
X.3.3.4	Probabilité de contacter une fourmi	413
X.4	Résultats.....	414
X.4.1	Dynamique de recrutement	414
X.4.1.1	Flux total	414
X.4.1.2	Flux de fourmis chargées	415
X.4.1.3	Résumé.....	417
X.4.2	Aire du fragment découpé.....	417
X.4.3	Polymorphisme.....	420
X.4.3.1	Fourmis chargées.....	420
X.4.3.2	Fourmis non chargées.....	421
X.4.3.3	Comparaison fourmis chargées – fourmis non chargées	422
X.4.3.4	Résumé	423
X.4.4	Probabilité de contact.....	423
X.4.5	Temps de parcours	428
X.5	Discussion	433
X.5.1	Temps de parcours	433
X.5.1.1	Polymorphisme.....	434
X.5.2	Taille du fragment	435
X.5.2.1	Première hypothèse : modification comportementale	435
X.5.2.2	Deuxième hypothèse : état motivationnel et communication.....	436

X.5.2.3	Troisième hypothèse : polyéthisme	437
X.5.3	Nombre de fragments	438
X.5.4	Chaînes et caches ?	439
X.5.5	Conclusion.....	440
XI	AMPLIFICATION DES PREFERENCES INDIVIDUELLES DANS UN CONTEXTE SOCIAL	449
XI.1	Introduction.....	451
XI.2	Objectifs.....	453
XI.3	Matériels et Méthodes.....	454
XI.3.1	Conditions d'élevage	454
XI.3.2	Expériences	454
XI.3.3	Mesures	456
XI.3.3.1	Réponse collective	456
XI.3.3.2	Modèle	457
XI.3.3.3	Comportements individuels.....	459
XI.4	Résultats.....	461
XI.4.1	Réponse collective.....	461
XI.4.1.1	Dynamique de recrutement	461
XI.4.1.2	Choix collectifs	462
XI.4.2	Comportements individuel	463
XI.4.2.1	Temps de trajet.....	463
XI.4.2.2	Attractivité et tendance thigmotactique.....	464
XI.4.3	Modèle.....	467
XI.4.3.1	Calcul de l'attractivité intrinsèque	468
XI.4.3.2	Simulations.....	468
XI.5	Discussion	473
XI.5.1	Hypothèses pouvant rendre compte des choix observés.....	473
XI.5.1.1	Une modification active du signal.....	474
XI.5.1.2	Modification passive du signal.....	474
XI.5.1.3	Modification dans les temps de parcours	475
XI.5.1.4	L'amplification d'une préférence individuelle	475
XII	DISCUSSION GENERALE	483
XII.1	Réponse collective : organisation du trafic	483
XII.2	Temps de parcours et interactions.....	487
XII.3	Règle de priorité : coopération ou conflit.....	489
XII.4	Autorégulation.....	492
XII.5	Efficacité de la récolte alimentaire :	494
XII.6	Des fourmis et des hommes	504
XII.7	interaction groupe-environnement	509
XII.8	Organisation du trafic : reponse efficace	511
XIII	REFERENCES:	519
XIV	ANNEXES	555

XIV.1	Optimal traffic organization in ants under crowded conditions.....	555
XIV.2	Amplification of individual preferences in a social context.....	561
XIV.2.1	Abstract.....	563
XIV.2.2	INTRODUCTION	564
XIV.2.3	MATERIAL AND METHODS	566
XIV.2.3.1	Species studied and rearing conditions	566
XIV.2.3.2	Experimental set-up and protocol.....	567
XIV.2.3.3	Data collection and analysis	567
XIV.2.4	RESULTS	572
XIV.2.4.1	Collective level.....	572
XIV.2.4.2	Individual level.....	573
XIV.2.5	DISCUSSION	580
XIV.2.6	REFERENCES	584

INTRODUCTION GENERALE



I INTRODUCTION GENERALE

➤ Au cours de ce travail nous avons étudié la coordination et l'organisation des déplacements collectifs chez les fourmis durant l'activité de récolte en fonction des hétérogénéités physiques de l'environnement. Nous nous sommes focalisés sur l'étude de la régulation du trafic sur les pistes de recrutement lorsque les contraintes environnementales favorisent l'émergence d'encombrement. Nous avons choisi de travailler avec deux espèces de fourmis : une espèce monomorphe, *Lasius niger*, qui se nourrit de liquide et qui transporte sa nourriture dans son jabot, et une espèce polymorphe, *Atta colombica*, qui transporte des charges de nourriture à l'extérieur du corps. Ceci nous permettra d'étudier le rôle de la composition du groupe sur l'organisation des déplacements collectifs.

L'ubiquité des déplacements collectifs incite à s'interroger sur leur valeur adaptative, par exemple en comparant les coûts et les bénéfices que procurent la vie grégaire à l'individu, ou encore en étudiant comment l'évolution a permis l'émergence de ces groupes et a agi sur leurs caractéristiques. Nous pouvons également aborder les déplacements collectifs en nous intéressant, au-delà de leurs spécificités, aux mécanismes élémentaires fondamentaux à l'origine de leurs principales propriétés. Nous ignorons par exemple s'il existe des principes génériques à l'œuvre dans leur production. Les dynamiques collectives spatiales et temporelles de ces phénomènes, ainsi que les mécanismes comportementaux qui les produisent demeurent encore peu connues.

Les déplacements collectifs s'observent à toutes les échelles du vivant, depuis les bactéries jusqu'aux grands cétacés, et sur des échelles de temps très variables. Les animaux exhibent de nombreuses variantes de déplacements collectifs (Figure I-1), lesquelles vont dépendre du nombre d'individus présents dans le groupe, de leur vitesse de déplacement, leur morphologie, leur comportement, de la tâche qu'ils réalisent, et de leur environnement. Nous pouvons distinguer trois « grandes classes » de déplacement :

- Déplacement en « une dimension » : c'est le cas par exemple des processions de chenilles, des migrations de langoustes, où les individus se déplacent les uns derrière les autres

- Déplacement en « deux dimensions » : c'est le cas par exemple du front de fourragement des fourmis légionnaires, des troupeaux de gnous, où les individus se déplacent côte à côte sur de grandes surfaces planes.
- Déplacement en « trois dimensions » : c'est les cas par exemple des bancs de poissons, des vols de chauve-souris, des essaims de moucheron et des vols d'étourneaux.

La majorité des déplacements collectifs peuvent être considérés comme unidirectionnels, l'ensemble des individus se déplaçant approximativement dans la même direction. C'est le cas par exemple des migrations de gnous, d'oies, de langoustes, etc. Or, un certain nombre d'organismes expriment une fidélité par rapport à leur lieu de vie. A la différence d'autres animaux qui se déplacent en groupe (banc de poissons, essaim d'insectes, vol d'oiseaux), ils sont donc contraints de se déplacer entre ce site et leur aire de récolte. C'est le cas par exemple de tous les insectes sociaux ou présociaux (termites, fourmis, abeilles, guêpes, chenilles), mais également de nombreux oiseaux (manchots, fous de bassan) ou mammifères (exemple : rats-taupes) dont le domaine vital est organisé autour d'un point central : le nid. Les déplacements de ces animaux sont en général bidirectionnels car ils se décomposent entre un trajet aller, menant par exemple à une source de nourriture, et un trajet retour, les ramenant à leur nid. Ils se font en outre sur des échelles temporelles relativement courtes comparées aux migrations, qui s'effectuent en général entre deux lieux de vie distants. La majorité des déplacements collectifs qui ont lieu à partir du nid se font en direction d'une source de nourriture. L'approvisionnement alimentaire est fréquemment réalisé à travers des déplacements collectifs pouvant atteindre un très grand nombre d'individus (plusieurs centaines de milliers chez les fourmis légionnaires), dans lesquels des processus de communication divers et variés sont mis en jeu. Afin d'identifier les règles comportementales qui sous-tendent certaines classes de déplacements collectifs, nous avons choisi de réaliser notre étude sur deux espèces de fourmis, caractérisées par des variations de tailles (monomorphe vs. polymorphe) et des comportements différents (transport de la nourriture à l'extérieur ou à l'intérieur du corps).

Nous n'avons pas voulu nous limiter, dans l'introduction qui va suivre, à la présentation d'une revue exhaustive des déplacements collectifs sur les pistes de fourragement chez les fourmis. Nous avons préféré privilégier une série de questions qui nous semblent importantes afin de préciser le cadre dans lequel se situent les phénomènes de déplacements collectifs. Nous

avons choisi d'illustrer notre propos en nous appuyant sur de nombreuses études, afin de mettre l'accent sur la complexité associée à la diversité de ces phénomènes. Nous nous sommes focalisés sur la caractérisation des déplacements collectifs qui s'effectuent à partir d'un nid, chez des organismes se déplaçant sur le sol, c'est-à-dire suivant une ou deux dimensions (chenilles, termites, fourmis, rats, etc.). Les travaux que nous mentionnerons concernent principalement le fourragement chez les fourmis et les termites ; d'une part, parce que ces deux classes d'insectes ont été très étudiées, et d'autre part parce que les déplacements collectifs qui les caractérisent présentent de nombreuses analogies. Néanmoins, il est important de noter que les informations concernant les déplacements en groupe que nous présenterons ici s'appliquent certainement à de nombreux autres organismes.

En premier lieu, nous présenterons dans cette introduction générale les causes ultimes et les causes proximales des déplacements collectifs. Nous poserons donc la question du « pourquoi » et la question du « comment ». En d'autres termes, nous discuterons d'une part des bénéfices que retire l'individu lorsqu'il se déplace en groupe en termes de valeur de survie, et d'autre part des mécanismes comportementaux qui sous-tendent les déplacements collectifs.

En second lieu, nous caractériserons les déplacements collectifs. Nous nous intéresserons à la composition des groupes en caractérisant les individus qui les constituent en termes de taille, de la fonction qu'ils occupent, de leur vitesse, etc.

Ensuite, nous nous attacherons à caractériser la structure spatiale et temporelle des groupes. On peut en effet s'intéresser au rythme des déplacements ou à leur organisation dans l'espace. Nous considérerons les déplacements collectifs selon deux échelles : à grande échelle, en considérant l'aire d'activité globale du groupe, ou à petite échelle, en s'intéressant à l'organisation des déplacements au sein du groupe lui-même.

Enfin, en dernier lieu, nous discuterons des mécanismes qui, à partir des interactions interindividuelles, permettent l'émergence d'une décision collective sur le choix d'un chemin à suivre par le groupe en fonction des conditions environnementales.

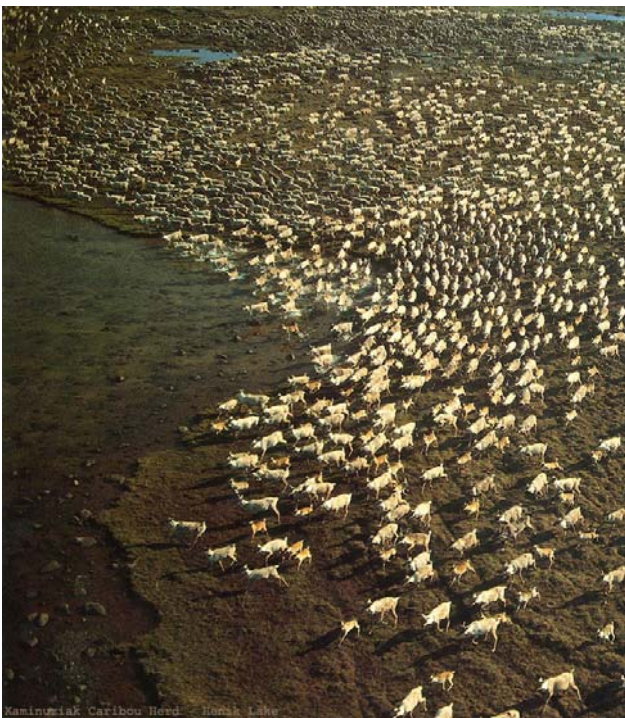
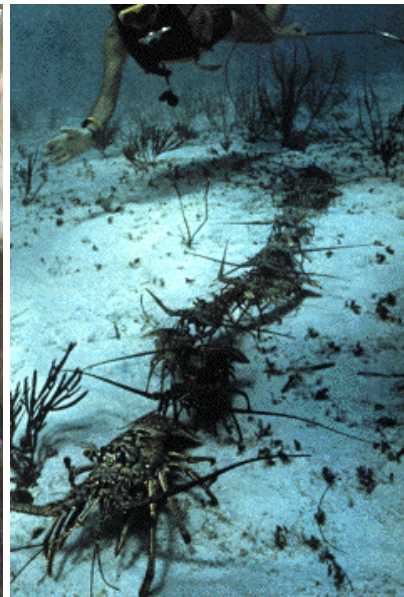




Figure I-1 : de gauche à droite et de bas en haut :

Procession de chenilles sociales (© the Tropical Science Center), Migration de langoustes (© National Geographic) , Migration de caribous (© National Geographic), Front de migration de gnous (© National Geographic), Migration de manchots empereurs (© Zehnder), Embouteillage autoroutier (©Karlsen), Déplacement collectif de pucerons (© Wild), Bancs de poissons (© Gadus Associates 1998), volée d'oies (©Djamel), essaim de chauve-souris (© National Geographic) et Piste de fourmis légionnaires(© Gotwald).

I.1 LES QUESTIONS QUE L'ON SE POSE

I.1.1 Pourquoi se déplacer en groupe

I.1.1.1 La protection contre les prédateurs

De nombreuses études montrent que les groupes sont plus efficaces que l'individu seul pour la détection d'un prédateur (revue Roberts 1996). Dans un groupe, le nombre d'individus occupés à surveiller l'environnement est plus grand et le transfert d'information au sein du groupe permet d'échapper plus facilement à un prédateur. De plus, lorsque la taille du groupe augmente, l'investissement individuel dans la surveillance de l'environnement diminue et l'investissement dans d'autres activités augmente car la surveillance est partagée entre les membres du groupe. Chez les fourmis par exemple, le transfert d'information par des interactions sociales sur la piste ou au niveau de l'aire de fourragement face à un danger potentiel (contact ou substance chimique) sera d'autant plus rapide que le groupe sera grand (Adler et Gordon 1992, Gordon et col. 1993, Pacala et col 1996, Halley et Elgar 2001).

Un autre avantage procuré par les déplacements en groupe est de diluer la prédation (Hamilton 1971, Krebs et Davies 1993, Krause et Ruxton 2002). Un prédateur lorsqu'il chasse ses proies, va cibler ses attaques sur un seul individu, quel que soit le nombre d'animaux présents. En contre partie, un grand groupe est beaucoup plus facilement détectable par un prédateur qu'un groupe plus petit ou un sujet isolé. Le bénéfice net reste toutefois en faveur du regroupement. Chez les termites, Matsuura et col. (2002) ont par exemple montré que les individus qui se déplacent en tandem diminuent les chances d'être capturés par des fourmis.

Lorsque plusieurs individus aposématiques se regroupent ils peuvent apparaître comme un prédateur potentiel améliorant ainsi la défense vis-à-vis des prédateurs Ceci constitue l'avantage le plus documenté pour expliquer les déplacements en groupe chez les chenilles sociales par exemple (Stamp 1980, Sillén-Tullberg 1988, Tullberg et col. 2000).

La diminution du risque de prédation passe également par la réduction du temps passé à l'extérieur du nid à la recherche de nourriture. Ceci est rendu possible par le transfert d'information concernant la localisation des sources de nourriture (Fourmis : Hölldobler et Wilson 1990, chenilles sociales : Fitzgerald 1983, Ruf et Fiedler 2002). Cet effet sera amplifié par la présence d'un nombre important d'individus à l'intérieur du nid qui permettra

l'exploitation rapide des découvertes, celles-ci étant contrôlées par le nombre d'individus qui explorent le territoire. Il doit dès lors en résulter une proportion optimale d'éclaireurs (Jaffe et Deneubourg 1992).

I.1.1.2 Accès à la nourriture

Dans le cas d'une nourriture distribuée de façon hétérogènes, la découverte d'un site riche par l'un des membres du groupe favorise l'arrivée d'autres individus.

Danchin et col. (2000) discute plus particulièrement la fonction du groupe comme « centre d'information ». La notion de centre d'information introduite par Zahavi (1977), est applicable aux individus qui, après avoir trouvé de la nourriture, reviennent au nid avant de repartir une nouvelle fois vers la source de nourriture. Cette théorie s'appuie sur la capacité des individus du groupe à reconnaître un congénère qui a trouvé une source de nourriture. Ce qui lui permet de le suivre lors de sa prochaine sortie (revue Richner et Heeb 1995).

Le centre d'information a été identifié par Galef et Wigmore (1983) chez le rat (*Rattus norvegicus*). Ces auteurs ont entraîné des animaux dans un labyrinthe à trois bras. Chaque bras est alimenté avec une nourriture de goût différent. Dans une première partie de l'expérience, les rats apprennent qu'un seul bras est récompensé chaque jour, mais de manière aléatoire. Ensuite, les animaux sont autorisés à "flairer" dans une cage neutre un animal démonstrateur qui revient du labyrinthe. Dans ce cas, le rat testé va immédiatement dans le bon bras : il a été informé par l'odeur de son congénère. L'hypothèse des centres d'informations a des avantages à long terme puisque, l'informateur d'un jour peut devenir l'informé les jours suivants (Galef et Giraldeau 2001).

Richner et Heeb (1996) ont ensuite introduit la notion de « centre de recrutement ». Les individus qui ont trouvé de la nourriture reviennent au nid afin de recruter leurs congénères (Ex : fourmis : Hölldobler et Wilson 1990, termites : Vandeer Meer et col. 1998, chenilles sociales : Fitzgerald 1995, Abeilles : Seeley 1995, Rat Taupe : Judd et Sherman 1996). Ces auteurs suggèrent que le bénéfice apporté par le groupe en terme de défense par exemple, compense l'énergie investie dans le recrutement (coût du recrutement lui-même, partage de la nourriture, etc.). Cette notion diffère de celle du « centre d'information » car les individus qui ont découvert une source de nourriture bénéficient du recrutement de leurs congénères plutôt que de souffrir de la compétition qu'ils engendrent.

- Au cours de ce travail nous nous sommes principalement intéressés aux mécanismes comportementaux responsables de l'organisation et la coordination du groupe. Néanmoins l'étude des causes immédiates du comportement ne fait pas l'abstraction de facteurs sélectionnés par l'évolution, qui pourrait fixer les règles de bases. C'est pourquoi tout au long de ce travail nous discuterons de la valeur adaptative des organisations collectives observées.

I.1.2 Comment se déplacer en groupe ?

La coordination et l'organisation des déplacements collectifs résultent des interactions entre individus mais aussi des interactions que les individus établissent avec leur environnement. L'environnement va influencer les déplacements des individus en agissant soit sur l'individu lui-même, soit sur le signal, mais il est important de noter que les individus vont également agir sur leur environnement en retour.

Nous allons dans un premier temps nous intéresser aux mécanismes responsables de la coordination du groupe mais également au rôle de l'environnement sur ces mécanismes.

I.1.2.1 Généralités et définitions

Les relations qui unissent les membres d'un groupe entre eux et au milieu environnant se manifestent par des interactions (actions réciproques). La notion d'interaction est souvent couplée à une autre notion plus restrictive : la communication.

Nous choisirons d'adopter la définition de la communication au sens large, telle qu'elle est définie par Campan et Scapini (2001) à savoir un phénomène de transmission d'un signal d'un émetteur à un récepteur. Le signal transmis modifie le comportement ou l'état physiologique du récepteur.

Nous regrouperons sous le terme de signal à la fois la notion de signal¹ au sens strict (Maynard Smith 2003) et la notion d'indice² (Hasson 1994) car il apparaît difficile de définir une limite stricte entre les deux notions. Nous considérerons un signal comme tout trait comportemental d'un individu qui va modifier le comportement d'un autre individu. La communication ne sera par conséquent pas nécessairement directe et active, elle pourra également être indirecte et passive (Deneubourg et col. 2002). Par exemple, un rat peut attirer ses congénères sur le site de récolte par les bruits qu'il émet lorsqu'il se nourrit (Galef et Giraldeau 2001). Le signal dans cet exemple est émis passivement. A l'instar du signal et de l'indice, les frontières entre communication directe et indirecte ainsi qu'entre communication active et passive sont loin d'être aisées à identifier. Le bruit émis par le rat en est un exemple.

Le signal émis peut être chimique, tactile, acoustique, visuel, électrique etc. Il peut être unidirectionnel comme la soie déposée par les chenilles sociales, ou multidirectionnel comme les vibrations émises par certaines espèces de fourmis lors de la découverte d'une source de nourriture. Il est aussi caractérisé par sa rémanence. Un avantage considérable des signaux acoustiques par exemple est leur absence de rémanence et leur possibilité de variation rapide dans le temps : ceci autorise donc la transmission d'un débit important et varié d'information. Les signaux chimiques quant à eux sont souvent dotés d'une grande rémanence par rapport aux signaux sonores ou visuels. Cette rémanence dispense l'émetteur et le récepteur d'être coprésents lors de la transmission du message. Déposées sur une pierre ou un tronc d'arbre les phéromones signalent longtemps les bornes du territoire (fourmis tisserandes : oecophylle Hölldobler et Wilson 1977). Néanmoins, le transport d'un signal chimique est lent, et le processus même d'émission n'est pas propice aux variations rapides et donc à la transmission d'un débit élevé d'information (du moins au sens où nous l'entendons habituellement). La rémanence elle-même peut aboutir à l'émission d'un signal qui a perdu sa pertinence. Ces défauts sont contournés de différentes manières dans le règne animal. L'un des moyens les plus répandus est la multiplication des substances à propriétés physico-chimiques différentes : chez

¹ Signal : acte ou structure altérant le comportement d'un organisme, qui évolue en réponse à l'effet qu'il produit, et qui est jugé efficace car la réponse qu'il induit chez le receveur a aussi évolué. (Maynard Smith 2003)

² Indice : trait de l'environnement animé ou inanimé qui peut être utilisé par l'animal pour diriger ses futures actions (Hasson 1994).

Hauser (1996) rajoute qu'à la différence d'un signal, l'indice ne peut pas être modulé par l'individu qui l'émet (ex : couleur aposématique des chenilles) mais peut au même titre que le signal évoluer au cours du temps.

Galef et Giraldeau (2001) réduisent la notion d'indice à un trait comportemental. Les indices n'ont pas été initialement sélectionnés pour leur valeur informative, mais véhiculent incidemment de l'information sur l'activité des congénères et sont souvent des sous-produits de l'activité individuelle.

les arthropodes, des substances lourdes et peu volatiles seront mise à l'œuvre pour la communication à courte distance (hydrocarbures cuticulaires chez les fourmis) tandis que des substance plus légères et plus volatiles seront utilisées sur des distances plus grandes. Chez les fourmis par exemple, la rémanence des signaux émis est souvent corrélée au type de nourriture exploitée. Chez la fourmi coupeuse de feuilles *Atta texana* qui exploite des sources stables les substances utilisées lors de l'établissement de la piste restent efficace de 6 à 12 jours (Moser et Blum 1963). La persistance sera beaucoup plus faible chez les fourmis qui exploitent des sources temporaires tel que *Solenopsis saevissima* dont la piste ne sera efficace que 5 minutes sur du verre.

Les signaux pourront être qualifiés de « signaux à courte distance » comme les signaux tactiles ou « signaux à longue distance » comme les signaux sonores. Constatons cependant que dans la littérature, les mesures de rémanence ne sont pas toujours réalisées avec rigueur et des confusions peuvent notamment être introduites par l'absence de mesure des quantités émises par les individus.

Le signal émis selon ses caractéristiques aura un grand rôle à jouer dans la coordination des activités des différents individus. Les déplacements collectifs résultent de multiples interactions entre individus. Ils peuvent se coordonner au travers de différents processus qui font intervenir toute une variété de signaux : le recrutement, la synchronisation, l'allélomimétisme et la dispersion. Dans la discussion qui suit nous nous intéresserons en particulier aux fourmis et aux termites, mais également aux chenilles sociales qui utilisent des systèmes de communications fort similaires dans leur logique à ceux des insectes sociaux.

I.1.2.2 Le recrutement

L'initiation et la coordination des déplacements collectifs résultent principalement d'un système de communication particulier : le recrutement. Celui-ci est défini comme un système de communication qui conduit les individus à se rassembler dans un lieu de l'espace dans le but d'y accomplir une tâche particulière : essentiellement récolte de nourriture, travaux de construction, défense du nid ou déménagement (Passera 1984, Hölldobler et Wilson 1990). Toutes les modalités sensorielles peuvent être mise à contribution dans le processus de

recrutement Chacune des ces modalités a des propriétés particulières, liées aux particularités physiques des signaux mis en jeu et du milieu dans lequel ces signaux se propagent.

Nous allons présenté comment ces différents signaux sont impliqués et intégrés dans les processus de recrutement. Il est important de noter que les individus utilisent fréquemment une combinaison de signaux et non un signal unique (Hölldobler 1999).

I.1.2.2.1 Utilisation de signaux chimiques

Le déplacement grâce à des repères chimiques est une des originalités comportementales que l'on retrouve des mammifères (ex : rat Galef 1996) aux unicellulaires (ex. Burchard, 1982) en passant par les insectes sociaux (fourmis : Hölldobler et Wilson 1990, termites : Grassé 1986). Ces substances chimiques communément appelées phéromones sont libérées par un animal dans son milieu, et vont affecter le comportement ou la physiologie des individus de la même espèce (Karlson et Lusher 1959, Passera 1984). Il existe différents types de phéromones. Les phéromones qui conduisent à un déplacement collectif d'individus peuvent être soit des phéromones d'alarmes soit des phéromones de piste. Nous discuterons ici seulement des phéromones de pistes.

I.1.2.2.1.1 Chez les fourmis (revue Traniello et Robson)

Lorsqu'une fourmi qualifiée d'éclaireuse ou « scout » découvre une source de nourriture trop volumineuse pour être transportée par un seul individu, elle regagne le nid, tout en gardant l'extrémité de son abdomen en contact avec le sol. Ce faisant, elle balise le chemin séparant la source du nid en déposant une piste chimique³. Cette sécrétion de phéromone exerce un fort pouvoir d'attraction sur ses congénères qui pourront ainsi remonter la piste jusqu'à la nourriture. Chez certaines espèces de fourmis, aucun autre stimulus n'est nécessaire pour inciter

³ Lors du recrutement, la plupart des phéromones émises par les individus sont déposées sur le sol. Mais il existe aussi des phéromones qui sont émises dans l'air comme l'a montré Hölldobler (1978) chez les fourmis du genre *Novomessor*, les fourmis qui sont situées dans une aire de diamètre environ égal à 2m sont attirées jusqu'au point d'émission.

les fourmis à remonter la piste. Dans ce cas, on parle de recrutement de masse (Ex : *Solenopsis* Wilson 1962, revue dans Hölldobler et Wilson 1990) (Figure I-2).

Les phéromones de piste émises lors du déplacement des individus ont par conséquent deux fonctions principales :

- Le recrutement des congénères : elles vont encourager les individus à sortir du nid. La phéromone agira comme un stimulus
- L'orientation des individus, ces phéromones vont guider les individus jusqu'à la source de nourriture mais leur permettront aussi de retrouver le nid.

Hölldobler (1976) a pu différencier ces deux aspects chez *Pogonomyrmex*. Il montre que chez cette espèce la phéromone de recrutement a une durée de vie relativement brève ; elle est émise par la glande à poison et incite les congénères à récolter des graines. Mais, le long de cette même, piste les ouvrières déposent un autre signal chimique à l'aide cette fois de la glande de Dufour. Il s'agit alors d'une phéromone à longue durée de vie, qui joue un rôle strictement d'orientation et agit alors même que les phéromones de piste ont disparu.

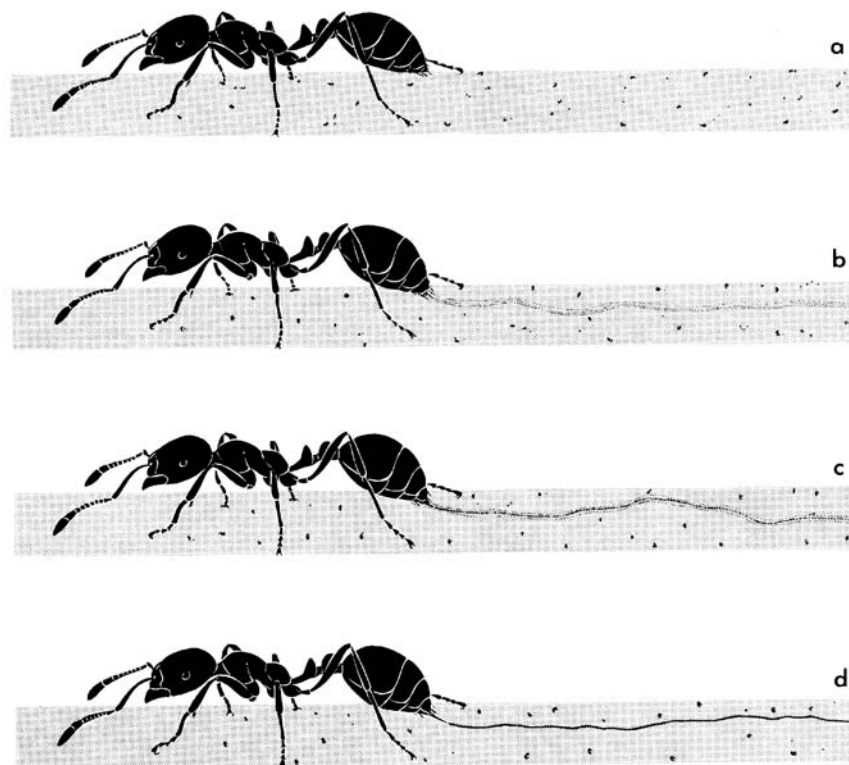


Figure I-2 : Fourmi de feu *Solenopsis invicta* déposant de la phéromone de piste à l'aide de son aiguillon dévaginé (d'après Wilson 1962)

Il existe plusieurs variantes de recrutement par piste qui ne diffèrent fondamentalement les une des autres que par la phase de retour à la nourriture :

- le recrutement de groupe (revue Beckers 1989, Hölldobler et Wilson 1990 ; *Camponotus socius*, Hölldobler 1971, *Tetramorium caespitum* Verhaeghe 1977, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Ambliopone* sp. Ito 1993, *Tetramorium bicarinatum* de Biseau 1994) : on parlera de groupe lorsqu'une exploratrice recrute des congénères qui sortent en formant un groupe plus ou moins important, la fourmi exploratrice devenant le leader. Chez *Camponotus socius* par exemple, les fourmis déposent une substance qui indique la direction mais ne peut pas à elle seule, induire le recrutement, la fourmi leader doit être située devant pour que le groupe progresse (Hölldobler 1971). Ce type de recrutement évolue fréquemment vers un recrutement de masse.
- Le recrutement de masse : (revue Beckers 1989, Hölldobler et Wilson 1990, *Solenopsis saevissima* Wilson 1962, *Monomorium venustum*, *M. subopacum*., *Tapinoma israelis*, *T. simrothi* Szlep et Jacobi 1967, *Pheidole pallidula* Szlep-Fessel 1970, *Atta cephalotes* Jaffe 1979, *Pheidole pallidula* Pasteels et col. 1987, Detrain et Pasteels 1987, *Lasius niger* Beckers et col. 1990, Traniello et Robson, 1995etc.) l'acte principal de ce type de recrutement est le dépôt d'une trace chimique par la recruteuse qui permet la sortie d'un grand nombre d'individus. La piste à elle seule va guider les individus recrutés jusqu'au lieu de récolte.
- Chasse collective : recrutement qui caractérise essentiellement les fourmis légionnaires (Gotwald 1995). Dans ce système de recrutement il n'y a pas d'éclaireur ou scout, les fourmis forment des colonnes de chasse qui impliquent des milliers d'individus

Dans chaque mode de recrutement les fourmis recrutées qui ont atteint la source de nourriture deviennent implicitement à leur tour des recruteuses qui renforceront la concentration en phéromone de la piste. Un trafic important d'individus va ainsi s'établir entre le nid et la source de nourriture (ex : 30 fourmis/min chez *Pheidole militica* Hölldobler et Möglich 1980, 50 fourmis/min chez *Lasius fuliginosus* Quinet et col. 1997, 6000 fourmis /min chez *Pheidologeton diversus* Moffett 1988)

I.1.2.2.1.2 Chez les termites

Les termites ne se déplacent et n'agissent que lorsqu'ils sont groupés. Ils n'existent pas d'éclaireurs qui isolés partent à la recherche de nourriture et transmettent leur découverte à leurs congénères. Par conséquent, le marquage chimique des pistes dans les conditions naturelles est une œuvre collective (Grassé 1986). Lorsque les termites s'éloignent à la recherche d'une source de nourriture ils utilisent une sécrétion provenant de la glande sternale pour tracer une piste de fourragement (Traniello 1982, Heidecker et Leuthold 1984). Après avoir découvert une source de nourriture ils tracent cette fois une piste de recrutement pour communiquer le lieu de leur découverte à leurs congénères. Les pistes de recrutement sont souvent plus attractives que les pistes de fourragement. Elles sont en effet suivies par un plus grand nombre de termites et ceci plus rapidement (*Nasutitermes costalis* Traniello 1982, *Reticulitermes santonensis* Reinhard et Kaib 2001). La différence entre les deux pistes peut être qualitative (différents composés utilisés : *Nasutitermes costalis* Traniello 1982) ou quantitative (piste de recrutement plus concentrée : *Reticulitermes flavipes* Runcie 1987, *Reticulitermes santonensis* Reinhard et Kaib 2001).

La plupart des termites fourrageurs (termites qui fourragent à l'air libre et non au travers de galeries) marquent également leurs pistes d'excréments (Grassé 1986). Grassé a remarqué chez les termites *Trinervitermes* que la piste est établie à partir d'excréments déposés par toute la colonne de termites et il n'observe pour ces termites aucun marquage préalable avec une phéromone de piste. Souto et Kitayama (2000) constatent chez *Constrictotermes cyphergaster* que les fèces peuvent marquer une piste beaucoup plus longtemps (trois mois) que les pistes marquées par des phéromones (une heure).

Les pistes de termites comme les pistes de fourmis peuvent véhiculer un grand nombre d'individus (ex : 1000 ouvriers/min chez *Bellicositermes michaelsoni* Grassé 1986)

I.1.2.2.1.3 Chez les chenilles

La cohésion entre individus est facilitée par la mise en place de pistes chimiques. Lorsque les chenilles fourragent elles déposent un fin fil de soie qu'elles marquent d'une phéromone (stérol non volatil) (*Malacosoma neustria* Peterson 1988, *Malacosoma americanum* Fitzgerald 1995, *Eriogaster lanestris* Ruf et col. 2001, *Malacosoma disstria* Despland communication

personnelle). Les chenilles du genre *Malacosoma* sp. déposent une phéromone lorsqu'elles explorent l'aire de fourragement mais également lorsqu'elles retournent au nid après la découverte d'une source de nourriture (Fitzgerald 1995). Les chenilles recrutées répondent de manière préférentielle à la piste établie par la chenille qui a trouvé de la nourriture. On ne sait pas à l'heure actuelle si la différence entre une piste exploratoire et une piste de recrutement est qualitative ou quantitative comme nous l'avons vu précédemment pour les termites et les fourmis.

Malacosoma americanum et *disstria* explorent l'environnement en groupe. Les premiers individus avancent sur de courte distance et font demi-tour, les individus situés derrière prennent ensuite les devant et ainsi de suite (Edgerly et Fitzgerald 1982, Fitzgerald et Costa 1986). Chez *Malacosoma neustria* les chenilles situées en avant de la colonne d'exploration marquent plus que celles situées derrière (Peterson 1988). Ceci semble s'apparenter au recrutement de groupe observé chez les fourmis.

Il est important de noter que l'absence de soie n'altère pas le suivi de piste chez de nombreuses espèces (*Malacosoma americanum* Edgerly et Fitzgerald 1982, *Eucheira socialis* Fitzgerald et Underwood 1998, *Eriogaster lanestris* Ruf et col. 2001).

I.1.2.2.1.4 Chez les vertébrés

Le recrutement par piste chimique n'est pas l'apanage des insectes sociaux et présociaux, on l'observe également chez certains mammifères.

Le rat-taupe (*Heterocephalus glaber*) vit en colonies d'une centaine d'individus (40 à 300) dans un réseau de galeries souterraines pouvant aller jusqu'à 2 ou 3 km. Ils mangent des tubercules auquel ils accèdent par leurs galeries. Des expériences ont été menées en labyrinthe artificiel par Judd et Sherman (1996). Ces auteurs ont montré que les éclaireurs après avoir découvert une source de nourriture, déposent des substances chimiques lorsqu'ils reviennent au centre du nid. Ces pistes ainsi tracées seront suivies de manière préférentielle par les congénères conduisant à un recrutement de plusieurs individus.

De la même manière, les rats aveugles de l'espèce *Spalax ehrenbergi* communiquent à leurs congénères la localisation de sources de nourriture au travers de dépôt d'urine (Heth et Todrank 1997)

I.1.2.2.2 Utilisation de signaux tactiles

La communication par signaux tactiles peut être considérée comme une « communication à courte distance ».

I.1.2.2.2.1 Chez les fourmis

Les recrutements à base de signaux tactiles impliquent l'utilisation par la fourmi qui a découvert une source de nourriture d'un comportement particulier, dit « comportement d'invitation » (Passera 1984). Il se présente sous la forme de séquences stéréotypées ; il s'agit toujours d'interactions antennaires associées pour la recruteuse à un mouvement frétilant qu'elle accomplit devant le partenaire (Lenoir et Jaisson 1982). Le comportement d'invitation est presque toujours associé à l'émission ou dépôt de phéromone et a lieu la plupart du temps au niveau du nid.

Le comportement d'invitation a une importance prépondérante chez les espèces pratiquant le recrutement de groupe comme *Camponotus socius* (Hölldobler 1971). Les scouts utilisent une piste chimique lorsqu'elles reviennent au nid après avoir trouvé une source de nourriture. Hölldobler montre que la piste à elle seule ne peut pas induire de recrutement ; il observe qu'à l'intérieur du nid la scout contacte entre 2 et 30 fourmis qui vont ensuite la suivre jusqu'à la source de nourriture. Ces contacts sont liés à l'exécution par la recruteuse d'une invitation particulière : faisant face à une congénère, la scout exécute des oscillations horizontales de la tête et du thorax (« waggle display »). Les messages chimiques sont absents de ce comportement puisqu'une ouvrière à qui on obstrue toutes les ouvertures glandulaires s'avère capable d'entraîner ses congénères à sortir du nid. Une fois recrutées, les ouvrières sont capables de suivre la piste chimique sur une distance considérable en l'absence de la recruteuse.

Pour certaines espèces pratiquant le recrutement de masse, seules les ouvrières activées par l'invitation de la recruteuse (jerking) suivent la piste (*Formica fusca* Möglish et Hölldobler 1975, *Myrmecocystus mimicus* Hölldobler 1981). Pour d'autres espèces le comportement d'invitation va permettre une efficacité plus grande du recrutement mais ne sera pas nécessaire pour encourager les ouvrières à suivre la piste (*Monomorium venustum*, *M. subopacum* Szlep et Jacobi 1967, *Camponotus pennsylvanicus* Traniello 1977, *Neivamyrmex* Topoff et Mirenda 1978, *Pheidole pallidula* Detrain et Pasteels 1991)

Chez les fourmis pratiquant le recrutement de masse, la communication tactile au niveau de la piste elle-même existe également. Quinet et col. (1997) observe par exemple chez *Lasius fuliginosus* des agrégats de fourmis inactives à certains niveaux de la piste qui sont contactées par une recruteuse. Suite aux contacts, le cluster se désagrège et la majorité des fourmis remontent la piste jusqu'à la source de nourriture. Lorsque le trafic de fourmis est important, les contacts qui ont lieu au niveau de la piste résultent principalement de la confrontation entre les fourmis qui reviennent de la source et celles qui sortent du nid. Ces contacts pourraient permettre le transfert d'information concernant les caractéristiques de la source de nourriture comme le suggère Burd et Aranwela (2003) dans leur étude consacrée à l'organisation spatiale du trafic chez les fourmis coupeuses de feuilles. Le Breton et Fourcassié (2004) montrent en effet chez *Lasius niger* que le comportement de la fourmi recrutée peut être modifié par de brefs contacts avec la scout. Les recrutées expriment des trajectoires de recherche et des vitesses de déplacement variables selon la nature de la source découverte par la scout. L'idée d'un transfert d'information par l'intermédiaire des rencontres avait initialement été introduite par Moffett (*Pheidologeton diversus* 1987). Cet auteur montre que les fourmis transportant une charge utilisent les contacts établis avec les fourmis chargées afin de s'orienter correctement dans la direction du nid. Ce mécanisme permet aux fourmis de ne pas faire de mauvais choix lorsqu'elles sont confrontées à une bifurcation de la piste.

I.1.2.2.2 Chez les termites

Chez le termite *Reticulitermes lucifugus santonensis* (Garnier-Sillam 1983) l'ouvrier qui a trouvé de la nourriture contacte ses congénères. Les antennes de celui-ci frappent à plusieurs reprises la tête du recruté, ainsi que son thorax. Ces contacts induisent une forte excitation chez les congénères qui se traduit par une activité locomotrice plus rapide et un suivi actif du recruteur. Chez les termites la communication tactile peut être passive et indirecte (ex : rencontre latérale Figure I-3). Jander et Daumer (1974) après s'être assuré que la piste ne véhicule aucune information sur la direction, ont montré que si on inverse la direction de trajet d'un termite sur une piste il fait automatiquement demi-tour suite aux multiples contacts établis avec des termites se dirigeant dans la bonne direction. Jander et Daumer (1974) suggèrent alors, que l'individu utilise les contacts pour se réorienter correctement sur la piste.

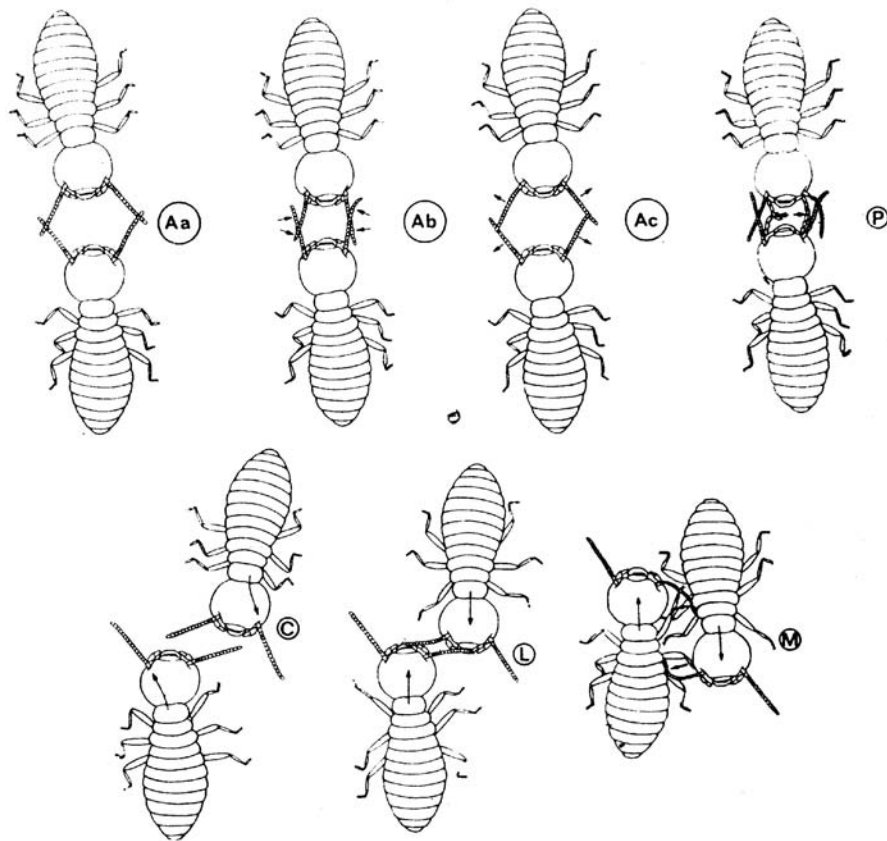


Figure I-3 : Communication tactile entre deux *Reticulitermes*.

Rangée du haut : La rencontre débute face à face. Aa : attouchement des antennes ; Ab et Ac : mouvement de brossage des antennes ; P : croisement des palpes labiaux.

Rangée du bas : rencontre latérale (C, L, M). M, l'antenne d'un côté touche, explore le corps du congénère et réciproquement, la prise de contact s'en tient à cette réaction (d'après J.-L. Clément 1981)

1.1.2.2.3 Chez les chenilles

Les chenilles *Hemileuca oliviae* forment de longues processions. L'initiation de ce déplacement se fait à partir de contacts. Une chenille sort de l'agrégat formé par ses congénères, s'éloigne légèrement et retourne ensuite auprès de ses congénères en les stimulant par des contacts. Ce comportement est répété plusieurs fois jusqu'à ce que l'agrégat se désorganise et que les individus suivent l'individu recruteur (Capinera 1980). Les chenilles processionnaires *Hylesia lineata* et *Thaumetopoea pityocampa* (Fitzgerald et Pescador-Rubio 2002, Fitzgerald 2003) établissent des pistes chimiques lors de leur déplacement mais la communication tactile est à elle seule responsable de la cohésion du groupe.

I.1.2.2.3 Utilisation d'ondes mécaniques

I.1.2.2.3.1 Chez les fourmis

Les fourmis échangent des messages sonores selon deux modalités différentes : certaines utilisent des organes stridulatoires, d'autres qui n'en possèdent pas, se contentent de frapper le sol. Les organes stridulatoires sont présents chez la majorité des Myrmicines (fourmis coupeuses de feuilles, fourmis moissonneuses) mais sont absents chez les Formicines (ex : fourmis des bois) (Markl 1973). Les ouvrières réagissent principalement aux vibrations transmises par le sol via des organes récepteurs (« subgenual organs ») situés au niveau des tibias. Le rôle principal des stridulations est d'agir en tant que signal d'alarme lorsque la fourmi est immobilisée (Markl 1965 et 1973). Néanmoins, les fourmis strident également lors de la découverte de proies de grande taille (fourmis moissonneuses *Novomessor* Hölldobler et col. 1978, *Messor capitatus* Baroni-Urbani 1988, *Messor minor* et *M. wasmanni* Grasso et col. 1999) ou lorsqu'elles sont occupées à couper des fragments de feuilles (fourmis coupeuses de feuille : Roces et col. 1993). Les stridulations émises dans ces deux cas, attirent les congénères se trouvant à proximité.

Les vibrations sont atténuées par le substrat à raison de 0.1 à 10dBcm⁻¹, une fourmi peut donc percevoir le signal dans un rayon de quelques centimètres (*Messor capitatus* Baroni-Urbani et col. 1988). La stridulation est donc fréquemment considérée comme un recrutement local à courte distance (« close range recruitment » Roces et col. 1993) qui facilite le recrutement par piste chimique en apportant un degré supplémentaire de précision concernant la localisation de la source de nourriture et en augmentant ainsi la probabilité de sa découverte (Hölldobler 1995, Hölldobler 1999).

Les signaux acoustiques associés au comportement d'invitation (ex : *Messor rufitarsis* Hahn et Maschwitz 1980) ou à la phéromone de piste (ex : *Messor minor* et *M. wasmanni* Grasso et col. 1999) vont également augmenter la probabilité de succès du recrutement, en diminuant notamment le seuil de réponse des individus (revue Hölldobler 1999). Les stridulations émises au niveau du nid couplées au recrutement par piste chimique chez *Messor capitatus* par exemple, ne modifient pas le nombre d'individus recrutés mais permet un recrutement plus rapide des congénères (Baroni-Urbani et col. 1988).

Les stridulations s'avèrent donc fréquemment associées à un recrutement à plus grande échelle : le recrutement par piste chimique. Hölldobler (1999) a montré chez les fourmis

coupeuses de feuilles, que les fourmis pouvaient répondre aux deux signaux séparément : la piste et les stridulations. Néanmoins, si les fourmis ont le choix entre les deux stimuli elles choisiront préférentiellement la piste mais, préféreront un signal intégrant les deux stimuli à la piste seule.

I.1.2.2.3.2 Chez les termites

La communication acoustique dans le cadre du recrutement alimentaire demeure relativement peu connue. L'étude de ces mécanismes de communication concerne principalement l'émission d'un signal d'alarme. Röhrig et col. (1999) ont montré chez *Macrotermes bellicosus* et *M. subhyalinus* que les signaux acoustiques sont émis en présence de perturbations (vibration du sol ou souffle d'air). Ces signaux vibratoires sont provoqués par le contact répété de la tête du soldat contre le sol. La propagation du signal atteint la vitesse de 1m/sec mais est atténué par le substrat à raison de 6Db/10cm. Ces auteurs remarquent que les signaux sont transmis tout au long de la piste selon une progression saltatoire permise par la répétition du signal au cours de sa progression. En d'autres termes lorsqu'un ouvrier perçoit le signal il le reproduit automatiquement à l'identique, ceci permettant un transfert d'information relativement rapide. Ce système de communication permet une dispersion rapide de tous les individus présents sur la piste lors d'une perturbation produite par un prédateur. Cette communication à longue distance au travers de signaux acoustiques par un système de chaîne de transmission n'a encore jamais été décrite chez les fourmis.

I.1.2.2.3.3 Chez les chenilles

Chez les chenilles la communication par ondes mécaniques a uniquement été rapportée dans les cas de défense du territoire (Yack et col. 2001 *Drepana arcuata*) où les individus frappent la surface de la feuille à l'aide de leurs mandibules pour faire fuir les compétiteurs. Nous n'avons trouvé aucun travail qui rapporte l'utilisation de tels signaux lors du recrutement alimentaire. Néanmoins, Costa et col. (2004) ont noté chez des larves grégaires de coléoptères *Phelypera distigma*, que la vibration de la tête contre le substrat augmente l'activité générale des individus lors du fourragement. Nous pouvons donc imaginer que cela existe aussi chez les lépidoptères mais que cela reste à explorer.

I.1.2.2.3.4 Chez les vertébrés

L'utilisation de la communication par ondes mécaniques lors de l'activité de récolte est extrêmement répandue chez les groupes sociaux de vertébrés. Judd et Sherman (1996) ont par exemple montré chez les rats-taupes que lorsque l'éclaireur a trouvé une source de nourriture il émet des vocalises lorsqu'il revient au nid. Ces émissions sonores vont attirer les congénères et améliorer ainsi le recrutement par piste.

I.1.2.3 Synchronisation

Les phénomènes de synchronisation sont fréquemment signalés dans la description des déplacements collectifs et semble jouer un rôle fondamental dans la coordination du groupe. Nous allons donc brièvement définir ce que l'on entend par synchronisation est présenté quelques exemples.

Pikowsky et col. (2003) dans leur ouvrage consacré à la synchronisation décrit ce phénomène comme l'ajustement des rythmes individuels au travers d'interactions (directe ou indirecte). La synchronisation requiert que les individus soient capables de générer leur propre rythme et que celui-ci soit stable.

Dans notre cas, nous utiliserons une définition moins restrictive où nous considérerons également des situations où les individus ne possèdent pas de rythme propre. Nous considérerons par conséquent, tous les phénomènes où on peut déceler une corrélation dans le temps, des activités individuelles.

Les mécanismes responsables de la synchronisation des individus au sein d'un groupe demeurent souvent peu connus, malgré de nombreuses observations qui restent pour la plupart qualitatives. De nombreux auteurs observent chez les termites par exemple des départs simultanées de la source (Miura et Matsumoto 1998a, Grassé 1986) mais aucun mécanisme n'a jusqu'à maintenant été identifié pour nous permettre de comprendre ces phénomènes. Miura et Matsumoto (1998a) ont observé par exemple chez *Hospitalitermes rufus* et *H. medioflavus* que les minors occupés à ronger le bois quittent la source tous au même moment. Ceci est rapporté chez d'autres espèces de termites (Grassé 1986) et il serait intéressant de comprendre si ceux

sont les conditions environnementales qui sont responsables de ces phénomènes de synchronisation ou bien s'il s'agit d'un produit des comportements individuels.

- La synchronisation peut être le résultat d'un signal environnemental qui va déclencher un pulse d'activité. C'est le cas par exemple chez certaines chenilles sociales qui fourragent de nuit où l'arrivée du crépuscule agit comme un signal de mise en activité du groupe (Weseloh 1989, Roden et col. 1990). De même, Ruf et col. (2001) montrent chez les chenilles sociales de l'espèce *Eriogaster lanestris* que l'initiation d'une période de fourragement va dépendre de la température extérieure.

- Il est cependant fréquent que la synchronisation des individus ne soit pas le résultat de facteur extrinsèque. Il existe beaucoup d'exemples de synchronisations temporelles et de rythmicités au sein des organismes vivant en groupe qui se produisent en l'absence de modification des conditions extérieures agissant comme « pacemaker ». Nous pouvons distinguer quatre catégories de synchronisation (Goss et Deneubourg, 1988 ; Camazine et col. 2001).

- La première catégorie concerne les animaux qui ont une rythmicité intrinsèque dont la période est équivalente à celle exprimée par le groupe. Il y a dans ce cas une mise en phase entre les individus (synchronisation de l'émission de lumière chez les lucioles Buck 1976)

- La seconde catégorie concerne les animaux qui ont une activité rythmique propre différente de celle qui s'exprime lorsqu'ils sont en groupe. Le signal de départ est émis accidentellement et n'est souvent que le résultat de l'activité de l'individu. Des études menées chez les chenilles sociales de l'espèce *Malacosoma americanum* montrent que le pattern temporel de fourragement est une propriété émergente de l'agrégat (Fitzgerald et Vischer 1996). Des mécanismes tel que les signaux tactiles associés à l'agitation des individus au sein de l'agrégat pourraient servir de catalyseur au départ synchronisé des individus (Fitzgerald et Costa 1999). Des études de terrain et de laboratoire montrent que la colonie fourrage en masse 3 à 4 fois par jour. Cependant, lorsqu'une chenille est isolée de ses congénères, elle fourrage 10 à 12 fois par jour, les intervalles de temps séparant deux phases de fourragement sont donc beaucoup plus courts (Fitzgerald 1980, Fitzgerald et Peterson 1988).

- La troisième catégorie concerne les animaux qui ne présentent aucune activité rythmique lorsqu'ils sont isolés mais qui en expriment une lorsqu'ils sont en groupe. La mise en activité résulte fréquemment de processus d'amplification (fourragement périodique chez les fourmis légionnaires Gotwald 1995, synchronisation de la capture par des araignées sociales, Krafft et Pasquet 1991, synchronisation de l'activité à l'intérieur du nid chez les fourmis *Leptothorax* Tofts et col. 1992, Cole et Trampus 1999)
- On peut distinguer une quatrième et dernière catégorie de synchronisation qui n'est pas caractérisée par un rythme mais correspond simplement à un « burst » d'activité. Elle peut résulter d'interactions qui se traduisent par exemple par la tendance d'un individu à imiter le comportement de ses voisins. Ce comportement d'imitation est appelé « allélomimétisme » et constitue une rétroaction positive. Ces phénomènes sont souvent invoqués dans l'étude des déplacements collectifs des bancs de poissons ou des vols d'oiseaux (Krause et Ruxton 2002). Ces burst d'activité peuvent également répondre à une perturbation provoquée par un individu du groupe. Halley et Burd (2004) ont montré que lorsque des fourmis d'Argentine sont occupées à se nourrir elles peuvent être percutées par leurs congénères qui sont à la recherche d'un site disponible autour de la source. Ces collisions se propagent souvent d'un individu à l'autre lorsque la densité d'individus autour de la source est importante. Ces effets de « cascade » vont entraîner le départ synchronisé de plusieurs individus. Cette catégorie ainsi que la précédente sont en fait des cas particuliers d'une situation plus générale. En effet, suivant les valeurs des paramètres ou le type d'interactions, les dynamiques conduisent soit à des oscillations entretenues soit simplement à des burst d'activité (ex : Goss et Deneubourg, 1988).

I.1.2.4 Mécanismes de dispersion

Les processus d'attraction tel que le recrutement peuvent conduire à de grands rassemblements d'individus. Or, à grande densité des effets densité dépendants indésirables peuvent se manifester et se traduire par des dysfonctionnements au sein du groupe affectant plus ou moins sérieusement les individus qui le composent. Ces dysfonctionnements peuvent être évités si des mécanismes de dispersion rentrent en jeu avant que le ralentissement dans l'activité du groupe n'ait atteint un point critique.

Les phénomènes de dispersions rapportés dans la littérature sont liés le plus souvent à la densité d'individus présents à la source. Les effets d'encombrement au niveau de la source de nourriture provoquent l'apparition de délai dans le recrutement car les fourmis qui n'ont pas accès à la nourriture ne participent pas au recrutement (*Solenopsis invicta* Wilson 1962, *Atta cephalotes* Jaffe et Howse 1979, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Linepithema humile*, Halley et Elgar 2001). Les individus qui ne peuvent trouver un site disponible pour se nourrir vont soit revenir au nid et ne pas renforcer la piste soit diffuser autour de la source à la recherche d'une autre source de nourriture (*Pheidole militica* Hölldobler et Möglich 1980, *Atta colombica* Shepherd 1982). Cet effet de dispersion au niveau de la source a également été rapporté chez les chenilles sociales de l'espèce *Malacosoma americanum* (Fitzgerald et Peterson 1988).

Des phénomènes de dispersion interviennent également au cours des déplacements engageant de grandes densités d'individus. Gotwald (1995) rapporte que la formation de raids chez les fourmis légionnaires de l'espèce *Eciton burchelli* obéit à des mécanismes de dispersion. Le raid est composé d'une colonne centrale qui peut atteindre 20m de long et 5cm de large et d'un front à son extrémité pouvant atteindre 15m de large. Lors de la progression du front, les fourmis avancent sur de courtes distances et font ensuite demi-tour car le terrain n'est pas marqué par la phéromone de piste. Les fourmis situées derrière prennent alors la tête du front, avancent et font également demi-tour, et ainsi de suite. Ce comportement va permettre au front de progresser petit à petit. Les fourmis situées au niveau de la colonne quant à elles se déplacent plus rapidement et la majorité d'entre elles se déplacent dans l'axe de la piste n'effectuant pas de demi-tours. Une fois parvenues au front, elles vont être ralenties ce qui va les encourager à se déplacer latéralement favorisant ainsi l'élargissement du front. L'opposition entre ces deux forces de déplacement : la progression rapide de la colonne et l'avancée relativement lente du front, génère cette forme elliptique qui est caractéristique des raids de fourmis légionnaires (Figure I-4).

Ces phénomènes de dispersion s'observent également à une autre échelle au niveau de la colonne du raid. Couzin et Franks (2003) montrent en effet, que l'organisation en file de déplacement unidirectionnelles dépend des rencontres qui ont lieu entre les fourmis se dirigeant vers la source et les individus revenant au bivouac. L'asymétrie observée dans l'angle de déviation angulaire lors d'une interaction selon la direction du trajet de la fourmi est à elle seule capable de générer l'apparition de ces files de déplacement.

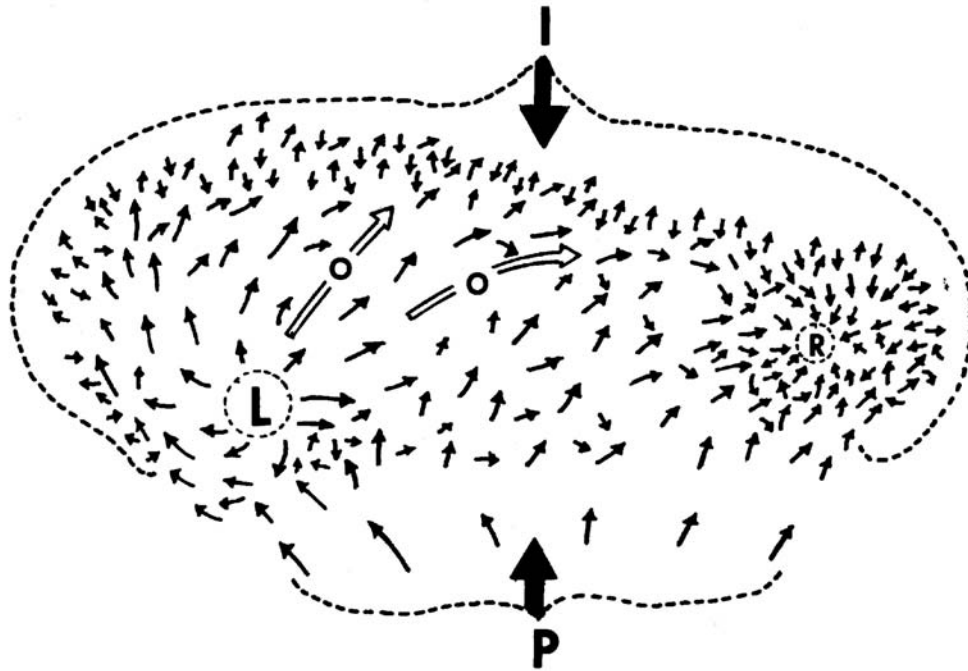


Figure I-4 : Front de raid de fourmis légionnaires *Eciton burchelli* P : pression imposée par les fourmis provenant de la colonne de fourrage. I : résistance exercée par les fourmis se déplaçant moins rapidement à l'avant du front. L'interaction de ces deux forces peut provoquer des rassemblements (R) ou bien des expansions (L). (D'après Schneirla 1940)

Les phénomènes de dispersion peuvent également résulter non pas d'interactions directes entre individus mais de la concentration de la piste mise en place lors du recrutement. Les expériences réalisées par Bruinsma (1979) par exemple, sur la régulation de la largeur des galeries de récolte chez le termite *Macrotermes* (galeries construites autour des pistes de fourrage) semblent montrer que lorsque la concentration de la piste dépasse une certaine valeur les individus élargissent les galeries. Pasteels et col. (1986) montrent également chez les fourmis que lorsque la concentration en phéromone sur une piste est trop importante, elle devient un signal moins attractif et les fourmis suivent par conséquent moins bien la piste. Ceci permettra de stopper, ou, du moins, de ralentir le renforcement de la piste et de limiter le nombre d'individus engagés dans l'activité de fourrage.

I.1.2.5 Modulation de la communication

Sans invoquer l'intervention de nouvelles règles comportementales, les mécanismes régissant les interactions sociales responsables des déplacements collectifs dans un milieu homogène peuvent se combiner à une modulation de la réponse individuelle aux facteurs

environnementaux (température, luminosité, hétérogénéités physiques). La modulation du signal quelle soit individuelle ou collective va influencer les déplacements collectifs en modifiant le nombre d'individus impliqués dans l'activité de récolte. La modulation du signal conduira également le groupe à privilégier un chemin plutôt qu'un autre. Nous détaillerons ces phénomènes en fin d'introduction lorsque nous aborderons les prises de décisions collectives.

La modulation de la communication peut soit se faire au niveau individuel, dans ce cas c'est l'individu lui-même qui va moduler le signal qu'il émet, soit au niveau du groupe par la variation du nombre d'individus émettant le signal.

Les phéromones de pistes déposées par les fourmis et les termites qui reviennent d'une source de nourriture, sont fréquemment déposées en quantité proportionnelle à la richesse de la source ce qui a pour effet de conduire la majorité des individus sur les sources de plus grandes qualités (fourmis : *Solenopsis saevissima* Wilson 1962, *Monomorium* et *Tapinoma* Szlep et Jacobi 1967, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Myrmica sabuleti* de Biseau et col. 1991, *Lasius niger* Beckers et col. 1993, *Acromyrmex lundii* Roces et Nunez 1993, etc. ; Termites : *Nasutitermes ephratae* et *N. corniger* Andara et col 2004, chenilles : *Malacosoma americanum* Fitzgerald 1983). Les signaux chimiques peuvent également être modulés en fonction de la durée du jeûne (*Solenopsis geminata* Hangartner 1969, *Oecophylla longinoda* Hölldobler et Wilson 1978), de la distance séparant le nid de la source de nourriture (fourmis : *Solenopsis geminata* Hangartner 1969, termites : *Hodotermes mossambicus* Heidecker et Leuthold 1984), des caractéristiques d'un nouveau site de nidification (*Messor barbarus* Jeanson et col. 2004a), de l'angle formé par le chemin parcouru avec la direction source-nid (Beckers 1992b, Devigne 2003) ou du pré-marquage du territoire (fourmis : *Lasius niger* Devigne 2003, chenilles : *Eucheira socialis* Fitzgerald et Underwood 1998).

La modulation du signal peut se faire par le nombre d'individus occupés à émettre, le signal ne nécessitant pas lui-même d'être modulé. La modulation du signal par le groupe a beaucoup moins été étudiée que la modulation individuelle du signal car il est difficile de connaître le facteur responsable de l'émission ou de l'arrêt d'un signal.

Le poids d'une proie par exemple va influencer le nombre d'individus qui vont pister lors du recrutement mais ne va pas modifier l'intensité de marquage (Revue Detrain et col. 1999). Chez *Pheidole pallidula* par exemple, la résistance de la proie au transport va provoquer une

modulation du signal par le groupe. Les fourmis qui échouent dans le transport vont retourner au nid en pistant ce qui va encourager la sortie de nouvelles fourmis. Dans le cas où elle réussit à transporter la proie, son parcours ne sera pas nécessairement accompagné du marquage par piste chimique (Detrain et Deneubourg 1997). La dispersion des sources peut également influencer le nombre de fourmis engagées dans le processus de recrutement. Mailleux et col. (*Lasius niger* 2003a) montrent que, lorsque la source de nourriture découverte se présente sous formes de plusieurs gouttes de faibles volumes dispersées sur une petite surface, le pourcentage d'individus déposant de la phéromone de piste est moins élevé que lorsque la source est unique. Ces auteurs expliquent cette diminution par le départ prématuré de certaines fourmis quittant l'aire de fourragement avant d'avoir atteint leur volume désiré. Ceci est à rapprocher de ce que l'on observe chez la chenille *Malacosoma americanum*. Fitzgerald (1983) montre en effet, que les chenilles ne pistent que si elles se sont suffisamment nourries. Dans le cas contraire elles rentrent au nid sans déposer de piste.

La modulation individuelle est fréquemment combinée à une modulation collective. La proportion de fourmis occupées à recruter au même titre que l'intensité de pistage peut varier en fonction de la qualité d'une source par exemple. Chez les fourmis coupeuses de feuilles *Atta cephalotes*, le nombre de fourmis qui strident au niveau de la source ainsi que l'intensité de marquage lorsqu'elles reviennent au nid augmente en fonction de la richesse de la source (Jaffe et Howse 1979, Roces et Hölldobler 1996). A la différence du signal chimique, les signaux acoustiques dans cette situation ne sont pas modulés individuellement, mais c'est le nombre de fourmis occupées à émettre un signal qui est modifié.

I.1.2.5.1 Modulation du signal par l'environnement

Les hétérogénéités environnementales peuvent fortement influencer l'activité des individus. En effet, lorsque les conditions d'humidité, de température changent, les individus peuvent présenter des comportements qualitativement différents. Ces hétérogénéités peuvent également simplement moduler quantitativement les comportements et affecter en retour l'activité du groupe. Enfin ces différentes conditions environnementales, sans modifier le comportement des individus, peuvent agir sur la physique et la chimie des signaux utilisés lors du fourragement par exemple, et dès lors retentir sur les déplacements collectifs des animaux.

Dans un biotope donné les individus peuvent être confrontés à des variations locales des facteurs abiotiques, qui peuvent modifier l'intensité du signal transmis. Ceci peut avoir une incidence sur l'organisation des déplacements collectifs. De nombreux facteurs sont susceptibles d'affecter la longévité du signal comme les caractéristiques physico-chimiques du substrat (porosité, charge électrique) et les conditions climatiques (température, humidité, rayonnements ultraviolets) et ceci pourra affecter les destinations choisies par le groupe.

Chez les fourmis, le substrat en agissant comme une mémoire externe de l'activité de la colonie, permet d'organiser le recrutement et d'assurer une exploitation efficace des ressources. Torgerson et Akre (1970) montrent que les pistes établies par les fourmis légionnaires du genre *Eciton* sur un substrat poreux et absorbant tel que les lianes, les racines ou le bois, sont plus stables et plus durables que celles tracées sur le sol, les feuilles de la litière ou les roches. Les résultats obtenus par certains auteurs (*Solenopsis saevissima* Wilson 1962, *Lasius niger* Detrain et col. 2001, *Monomorium pharaonis* Jeanson et col. 2003a) indiquent que la nature du substrat affecte significativement la persistance de la piste. La demi-vie de celle-ci est estimée à environ 3 et 9 minutes, respectivement sur le papier et le plastique chez *M. pharaonis*, et à 5 et 20 minutes, respectivement sur le verre et le papier buvard chez *S. saevissima*.

Les signaux de communication utilisés par les espèces animales sont également susceptibles de subir diverses dégradations en fonction des conditions climatiques. Torgerson et Akre (1970) montrent qu'il existe une corrélation nette entre le régime des pluies et la durée des pistes chez les fourmis légionnaires du genre *Eciton*. En saison sèche la piste dure environ deux fois plus longtemps qu'en saison humide. Il suffit d'ailleurs de protéger la piste par un toit d'aluminium pour augmenter sa longévité. A l'inverse chez *Lasius fuliginosus* une piste desséchée et inactive retrouve son efficacité après humidification (Hangartner 1967). La persistance des pistes dépend essentiellement de leur propriété propre. Chez les fourmis coupeuses de feuilles par exemple qui établissent des pistes permanentes, il est naturel d'observer que les pistes soient peu affectées par les conditions climatiques. Celles d'*Atta texana* par exemple ne s'effacent qu'au cours de fortes pluies, à la température du laboratoire elles demeurent efficaces de six à douze jours (Moser et Blum 1963). A l'inverse chez les espèces tel que *Tetramorium guineense* qui exploitent des sources temporaires, la piste est rapidement effacée par la pluie et au fur et à mesure qu'elle devient humide les ouvrières se dispersent (Blum et Ross 1965). Aussi est-il légitime de postuler que le mode de communication utilisé par les espèces est adapté à leurs biotopes afin de minimiser la dégradation du signal et d'optimiser sa détection par les congénères.

Les facteurs abiotiques pourraient donc avoir significativement contribué à sélectionner et conserver les caractéristiques d'un signal chimique adapté aux contraintes environnementales afin d'optimiser la communication.

I.1.2.6 Variabilité interindividuelle des réponses

La réponse des individus aux signaux émis par leurs congénères est variable. En effet tous les individus d'une même colonie ne répondront pas identiquement à un même signal. La variabilité interindividuelle est fréquemment liée à l'âge, à l'expérience ou à la taille de l'individu. Mais, toutes ces conditions étant égales, l'hétérogénéité existe toujours. C'est ce que l'on appelle communément l'idiosyncrasie (disposition propre à chaque individu à réagir de façon particulière face à des agents extérieurs, physiques ou autres). Il nous semble important de garder à l'esprit que la variabilité des individus face au signal existe et peut avoir un rôle à jouer dans les déplacements collectifs. Nous pouvons par exemple imaginer qu'en situation de grandes densités les individus seront moins sensibles au signal et seront susceptibles de ne plus participer à l'activité de fourragement. La compréhension de la composition du groupe passe donc par la connaissance du niveau de réponse des individus en fonction de leurs caractéristiques.

- La réponse d'un individu peut dépendre de sa caste morphologique d'appartenance. Detrain et Pasteels (1991) ont montré chez *Pheidole pallidula* que les individus de plus grande taille (Major) suivent plus précisément la piste que les individus de petite taille (minor). A l'inverse chez *Messor barbarus* ce sont les majors qui suivent moins précisément la piste (Heredia 2002). Chez les termites certains auteurs ont montré que les soldats répondent mieux à la piste que les ouvriers (*Nasutitermes costalis* Traniello et Busher 1985, *Schedorhinotermes lamanianus* Schedel et Kaib 1987, *Macrotermes bellicosus*, Lys et Leuthold 1991). Ces différences vont varier d'une espèce à l'autre puisque chez *Reticulitermes santonensis* (Reinhard et col. 1997, Reinhard et Kaib 2001) ce sont les ouvriers qui répondent le mieux à la piste que les soldats. Il n'existe donc pas de relation stricte entre la taille d'un individu et sa sensibilité vis-à-vis d'un signal.
- La réponse des individus dépend de leur âge. Cammaerts-Tricot et Verhaeghe (1974) ont montré chez *Myrmica rubra* que l'efficacité du suivi de piste lors du fourragement

augmentait avec l'âge des individus. Nous pouvons peut être relié ces observations avec l'expérience de l'individu.

- La réponse face à un stimulus varie avec l'expérience de l'individu (*Messor rufitarsis* Hahn et Maschwitz 1985, *Polyergus breviceps* Topoff et col 1985, *Leptothorax unifasciatus* Aron et col.1988, *Lasius neoniger* Traniello 1989, etc.). Chez *Lasius niger* par exemple, en l'absence de repères chimiques, les fourrageuses sont capables de s'orienter d'après des repères visuels appris. Ceci a été montré dans des expériences où les repères chimiques et visuels ont été dissociés : alors que les fourmis naïves suivent majoritairement la piste, une certaine proportion d'ouvrières expérimentées suivent préférentiellement les repères visuels (Beckers 1992).
- La réponse peut également varier selon les caractéristiques intrinsèques des individus (idiosyncrasie). Les travaux de Meudec (1979) montrent que le niveau d'activité des individus lors du déménagement chez *Tapinoma erraticum* ne résulte ni d'un polyéthisme d'âge ni d'un polyéthisme de taille. Chaque individu est susceptible d'être actif mais le seuil de sensibilité aux signaux chimiques émis lors du déménagement varie d'un individu à l'autre.

I.1.3 Qui se déplace?

I.1.3.1 Composition du groupe : qui se déplace?

Il est relativement exceptionnel au sein d'une société que tous les individus participent au fourragement. Le rendement d'une société est étroitement dépendant d'un système original de division du travail ou polyéthisme. Cette division du travail repose tantôt sur des différences morphologiques (caste physique) tantôt sur des différences d'âge (caste temporelle) ce qui n'exclut pas une combinaison des deux. La rigidité du système est largement tempérée par la variabilité interindividuelle (ou idiosyncrasie) qui permet différents ajustements aux réalités du moment par le jeu de la régulation sociale.

Au sein des sociétés monomorphes qui manifestent un polyéthisme d'âge ce sont les ouvrières les plus âgées qui se consacrent à la récolte (fourmis : Passera 1984, Hölldobler et Wilson 1990, termites : *Nasutitermes* (espèce non monomorphe mais présentant un polyéthisme d'âge) MacMahan 1970 et 1977, *Reticulitermes lucifugus* Garnier-Sillam 1983, *Macrotermes bellicosus* Gerber et col. 1988, *M. bellicosus* Hinze et Leuthold 1999). Ceci se justifiant par les

risques encourus par les fourmis se déplaçant à l'extérieur du nid. Concernant les sociétés polymorphes, caractérisées par un polyéthisme reposant sur des castes physiques nous ne pouvons extraire aucune règle comme cela peut être le cas pour le polyéthisme d'âge. Il est fréquent d'observer plusieurs castes physiques occupées à fourrager comme c'est le cas chez des espèces fortement polymorphiques comme les fourmis coupeuses de feuilles (Wilson 1980), les fourmis légionnaires (Gotwald 1995) et les termites (Grassé 1986). Nous pouvons donc supposer que l'organisation des déplacements sera différente selon si le groupe est composé d'individus monomorphes ou polymorphes.

La majorité des groupes qui fourragent sont composés d'individus qui reviennent au nid et d'individus qui se dirigent vers la source en proportion variable. Les individus qui reviennent au nid peuvent transporter des charges à l'extérieur de leur corps comme chez les fourmis moissonneuses, les fourmis coupeuses de feuilles, les termites ou bien transporter des charges dans leur jabot comme les fourmis d'Argentine, les fourmis de feu, etc. Des lors les flux se dirigeant en direction opposée auront des caractéristiques différentes ce qui pourra affecter l'organisation des déplacements collectifs.

L'activité de fourragement en elle-même est parfois subdivisée en sous tâches qui sont réalisées par des individus différents (revue partition des tâches Ratnieks et Anderson 1999, Anderson et Ratnieks 1999a et b, 2000). Ainsi chez certaines espèces, prise et transport sont des activités séparées confiées à des individus différents en fonction de leur capacité et de leur seuil de réponse au stimulus. Chez la fourmi coupeuse de feuille *Atta texana* (Waller 1982) les grandes ouvrières récoltent dans les arbres et les petites au sol. C'est l'inverse chez *Atta sexdens* où les petites ouvrières grimpent aux arbres et découpent les feuilles. Ce matériel est jeté au sol où des ouvrières plus grandes le récupèrent et le transportent jusqu'au nid (Hubbell et col. 1980). Chez les termites *Macrotermes bellicosus* (Gerber et col. 1988, Lys et Leuthold 1991) ce sont les grands ouvriers (major) qui extraient la nourriture et qui la transfèrent aux petits ouvriers (minor) qui la ramèneront ensuite au nid. A l'opposé, chez *Hospitalitermes medioflavus* (Miura et Matsumoto 1998b), ce sont les minors qui collectent la nourriture et les majors qui la ramène.

De plus, les individus qui fourragent sont fréquemment accompagnés d'individus qui ne participent pas au fourragement en tant que tel. Chez les *Atta* plus de 50% de la population de fourmis revenant au nid ne transporte pas de nourriture (Cherrett 1968, 1972, Lugo et col. 1973, Stradling 1978). Ces individus assurent la plupart du temps la défense du groupe occupé à fourrager (*Pheidole militica* Hölldobler et Möglich 1980) et ils n'accompagnent parfois les

fourrageuses que sur une certaine distance (*Pheidole militica* Hölldobler et Möglich 1980, *Dorylus molestus* Braendle et col. 2003). Ils peuvent également entretenir le chemin utilisé (*Atta colombica* Howard 2001).

La composition des groupes en terme de castes présentes peut varier durant la période de fourragement. Chez les *Nasutitermes* par exemple les soldats de petite taille ne sont présents dans la colonne de fourragement qu'au début et à la fin de la période d'activité (Grassé 1986).

Ainsi, les groupes de fourrageuses peuvent être composés d'individus de tailles variables, se déplaçant dans deux directions et occupés à réaliser des tâches différentes. Nous pouvons supposer que la composition des groupes en terme de castes physiques et d'activités réalisées (transport, capture etc.) est un paramètre important à prendre en compte lorsqu'on s'intéresse à l'organisation des déplacements collectifs. La taille de l'individu et le transport d'une charge peuvent affecter la vitesse de déplacement ou l'espace occupé par le groupe etc., et ainsi modifier l'organisation des déplacements. Nous pouvons imaginer que l'intensité du trafic lors des déplacements affecte le ratio des castes, des catégories de fourmis (transporteuse ou non transporteuse), des sens de déplacement, etc.

I.1.3.2 Combien d'individus se déplacent ?

Le nombre d'individus qui s'investissent dans le fourragement est directement corrélé au nombre d'individus présents dans la colonie. Mais il va aussi dépendre par exemple de la qualité de la nourriture rencontrée et de l'état physiologique de la colonie. Nous avons en effet rapporté précédemment que les individus ainsi que le groupe étaient capables de moduler l'émission du signal en fonction de la qualité d'une source. Ainsi lorsque les fourmis sont confrontées à une source de nourriture de grande qualité par exemple, le comportement de pistage est très important et la piste formée encourage la sortie de nombreuses ouvrières. A l'opposé, si la source est de faible qualité, le marquage sera moins intense et le nombre d'individus recrutés sera relativement réduit (Wilson 1962, *Solenopsis saevissima*, *Monomorium* et *Tapinoma* Szlep et Jacobi 1967, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Myrmica sabuleti* de Biseau et col. 1991, *Lasius niger* Beckers et col. 1993; *Acromyrmex lundi* Roces et Nunez 1993). Nous pouvons nous demander s'il existe des mécanismes capables de réguler le nombre d'individus allouer au fourragement. La colonie sera-t-elle capable de

répondre par exemple aux effets de masse qui peuvent se produire sur la piste lorsque le recrutement est intense ?

I.1.3.3 A quelle vitesse se déplacent-il ?

La vitesse des individus présents dans le groupe a un grand impact sur son organisation et sa coordination. La vitesse peut être affectée par plusieurs facteurs : les conditions environnementales, le transport d'une charge, la taille des individus, les interactions, etc.

- De nombreux auteurs ont montré que les individus se déplacent plus vite sur la piste lorsque la température du sol augmente (fourmis : *Ocymyrmex barbiger* Marsh 1985, *Pogonomyrmex maricopa* et *P. rugosus* Weier et Feener 1995, *P. barbatus*, *P. desertorum* et *P. occidentalis* Morehead et Feener 1998, *Messor sancta* Challet 2002, *Dorymyrmex goetschi* Torres-Contreras et Vasquez 2004 ; chenilles : *Malacosoma americanum* Joos 1992 ; termites : *Incisitermes minor* Cabrera et Rust 2000). La vitesse des individus est également plus élevée lorsque l'humidité du sol est réduite (*Decamorium decem* Durou et col. 2001).
- La présence d'hétérogénéité va également affecter la vitesse de déplacement des individus. La présence de trichomes sur les feuilles par exemple, affecte la vitesse des chenilles (*Battus philenor* Fordyce et Agrawal 2001).
- La qualité de la source de nourriture transportée peut influencer la vitesse des individus. La vitesse des fourmis est plus importante lorsqu'elles transportent une charge plus appétente (*Acromyrmex lundii* Roces 1993, Roces et Nunez 1993)
- La concentration de la piste peut affecter la vitesse de déplacement. Les individus se déplacent d'autant plus vite que la piste est concentrée (fourmis légionnaires : Franks et col 1991 ; termites : *Reticulitermes hesperus* Grace et col. 1988 ; chenilles : *Eucheira socialis* Fitzgerald et Underwood 1998).
- Les individus se déplacent parfois à des vitesses différentes selon leur direction de trajet (vers la source ou vers le nid) comme c'est le cas chez les termites (*Hospitalitermes medioflavus* Miura et Matsumoto 1998b, *Reticulitermes santonensis* Reinhard et Kaib 2001) où les termites qui se dirigent vers la source se déplacent plus lentement.

- Le transport d'une charge affecte la vitesse déplacement (ex : *Veromessor pergandei* Rissing 1982, *Atta colombica* Lighton et col. 1987, *Eciton hamatum* Bartholomew et col. 1988, *Pogonomyrmex rugosus* Lighton et col. 1993, *Cataglyphis fortis* Zollikofer 1994, *Rhytidoponera aurata* Nielsen 2001, *Dorymyrmex goetschi* Torres-Contreras et Vasquez 2004).
- La taille des individus au sein du groupe peut varier et celle-ci va influencer la vitesse de déplacement chez un certains nombre d'espèces (ex : *A. cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, *A. colombica* Shutler et Mullie 1991, *Veromessor pergandei* Rissing 1982).
- La vitesse peut dépendre des interactions entre les congénères lors du déplacement et ainsi par extension du nombre d'individus se déplaçant collectivement (*Atta cephalotes* Burd et Aranwela 2003, *Atta colombica* Shutler et Mullie 1991).

L'efficacité de la récolte est directement liée au temps alloué au fourragement (Krebs et Davies). Les hétérogénéités de l'environnement et les encombrements en modifiant les vitesses de déplacement auront un impact sur la quantité de nourriture ramenée au nid par unité de temps. La vitesse des individus apparaît donc comme un paramètre fondamental et sera certainement le premier paramètre affecté lorsque le trafic sur les pistes sera extrêmement dense.

I.1.4 Où se déplacent t-il ?

L'exploitation de l'espace chez les individus qui fourragent à partir d'un nid fixe s'explique par la complémentarité des régimes alimentaires et des comportements mis en œuvre tant dans l'espace que dans le temps pour se procurer des ressources. La variabilité observée à l'échelle du groupe et de l'individu permet d'adapter les comportements aux particularités du milieu.

L'organisation spatiale des déplacements peut être considérée selon deux échelles. Nous pouvons d'une part étudier la mise en place des chemins utilisés entre le nid et la source de nourriture (grande échelle) et d'autre part nous intéresser à la distribution des individus au sein même du groupe lors des déplacements (petite échelle).

I.1.4.1 Grande échelle

A grande échelle la mise en place d'un chemin dépendra de plusieurs paramètres qui sont principalement liés aux caractéristiques de l'environnement. Nous pouvons citer : la disponibilité et la distribution spatiale des ressources alimentaires, la présence de compétiteurs et les hétérogénéités physiques de l'environnement.

I.1.4.1.1 Disponibilité des ressources

Les individus qui se déplacent peuvent soit utiliser des chemins permanents (« trunk trail ») comme c'est le cas chez de nombreuses espèces de fourmis (fourmis coupeuses de feuilles, fourmis moissonneuses, etc. Hölldobler et Wilson 1990), chez certains termites (ex : *Bellicositermes bellicosus* Grassé 1986) mais aussi chez l'homme (Helbing et col. 1997) soit des chemins temporaires.

L'utilisation d'un chemin est fortement corrélée à la quantité de nourriture disponible et à sa permanence (revue : Traniello 1989, ex : *Pheidole militica* Hölldobler et Möglich 1980). Des sources stables dans le temps telle que des colonies de pucerons seront associées à des chemins permanents (*Formica* Rosengren 1971, *Atta colombica* Shepherd 1982, *Lasius fuliginosus* Quinet et Pasteels 1991, *Messor barbarus* Acosta et col. 1995). A l'opposé des sources éphémères donneront lieu à l'utilisation d'un chemin qui sera vite abandonné par la suite (*Tapinoma erraticum*, *Linepithema humile* etc. revue Hölldobler et Wilson 1990).

Une piste principale permanente est utilisée plusieurs jours voire plusieurs semaines (tronc Figure I-5). Celle-ci se dichotomise en plusieurs branches qui persistent plusieurs jours. Ces branches se subdivisent elles-mêmes en branches plus petites : « brindilles » qui ont une existence limitée (ex : *Pheidole militica* Hölldobler et Möglich 1980, Acosta et col. 1995 Figure I-5).

Les pistes permanentes sont conservées même si elles ne sont pas utilisées de manière régulière. Le pattern de fourragement change en fonction de la disponibilité des ressources (fourmis coupeuses de feuilles Fowler et Stiles 1980, Shepherd 1982 ; fourmis moissonneuses Fewell 1998b, 1990, Crist et MacMahon 1991). Les pistes permanentes peuvent être

abandonnées après une certaine période de temps, lorsque les ressources sont épuisées et ensuite être réutilisées lorsque la nourriture est à nouveau présente.

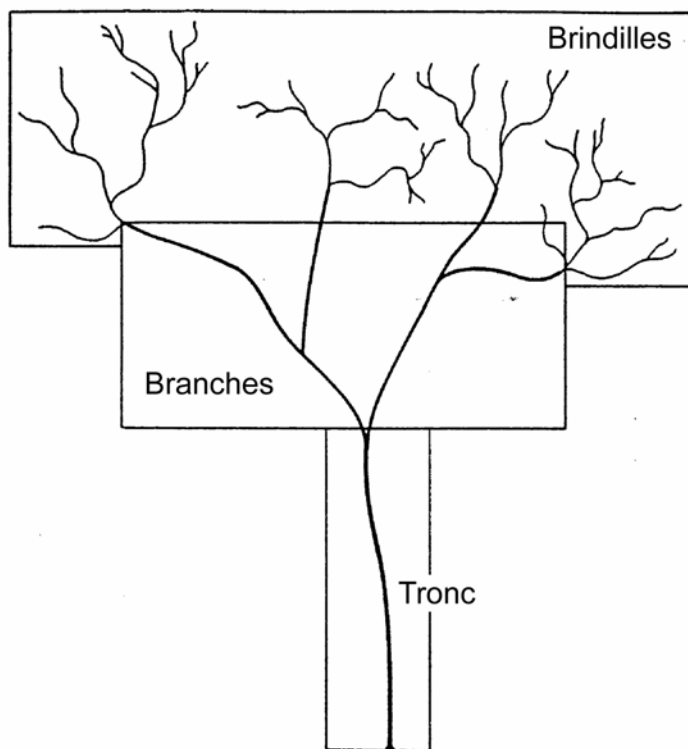


Figure I-5 : Piste permanente chez *Pheidole militica* (d'après Hölldobler et Möglich 1980)

Il est important de noter que les pistes permanentes au-delà de la disponibilité des ressources sont également associées au nombre d'individus impliqués dans le fourragement. Moffett (1988) par exemple, montre chez *Pheidologeton diversus* que l'émergence des pistes permanentes n'est pas corrélée à la présence d'une source abondante mais résulte du passage des raids qui font suite à de fortes pluies. Les raids pouvant atteindre 260 fourmis /minutes.

I.1.4.1.2 Distribution spatiale de la nourriture

L'occupation de l'espace par le groupe est également fortement corrélée à la distribution spatiale de la nourriture (revue : Traniello 1989, Hölldobler et Wilson 1990). La littérature consacrée à la structuration spatiale des réseaux de pistes en fonction de la distribution des ressources est relativement importante (ex : fourmis moissonneuses : Crist 1990). Nous avons

par conséquent choisi de présenter et détailler deux exemples pour illustrer le lien entre la mise en place des pistes et la répartition spatiale des ressources.

Fourmis légionnaires :

Les fourmis légionnaires *Eciton* vivent dans la forêt tropicale humide et constituent des sociétés dont le nombre d'individus varie de 100000 à 1500000. Ces fourmis ont la particularité de présenter des comportements collectifs spectaculaires. Chaque jour, un grand nombre de fourmis partent en chasse constituant des raids formés par d'impressionnantes colonnes de chasse pouvant compter jusqu'à 200000 individus. Ces raids de chasse collective possèdent la particularité d'être structurés spatialement et de présenter des configurations propres à chaque espèce considérée. Ces structures collectives de chasse qui apparaissent en l'absence de toutes organisations centralisées, reflètent les distributions spatiales des types de proies que récolte préférentiellement chacune des espèces de fourmis (Deneubourg et col. 1989, Goss et col. 1990 Figure I-6).

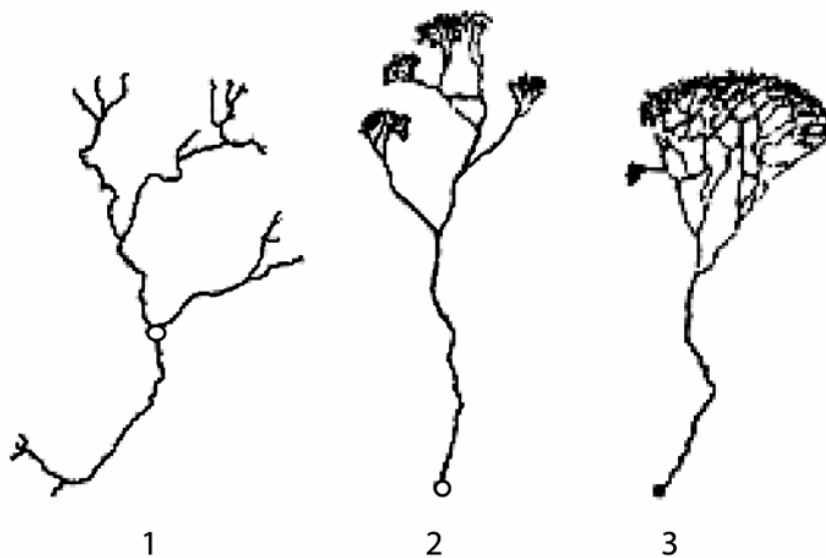


Figure I-6 : Patterns de fourragement de trois espèces de fourmis légionnaires : *Eciton hamatum* (1), *Eciton rapax* (2) et *Eciton burchelli* (3) (D'après Schneirla 1940).

La Figure I-6 nous en donne trois exemples ; l'espèce *Eciton burchelli* (3) qui se nourrit de petit arthropodes dispersés dans l'environnement possède un pattern de fourragement plus diffus que celui de l'espèce *E. hamatum* (1) qui se nourrit de colonies d'insectes et dont le pattern est constitué de zones assez denses. *E. rapax* dont le régime alimentaire est intermédiaire entre les deux précédents, présente un pattern également intermédiaire. Ces différents patterns de fourragement peuvent être reproduits à partir du même algorithme comportemental simple de dépôt de phéromone et de suivi de piste, pour autant que la densité de nourriture présente dans l'environnement ait des distributions différentes (Figure I-7). Dans chacune des simulations réalisées, les fourmis possèdent exactement le même comportement, et les différentes structures collectives qui sont produites sont dues à l'interaction du flux d'individus qui reviennent d'une source de nourriture et se dirigent vers le nid et du flux des individus qui avancent. Cet exemple met particulièrement en évidence la causalité réciproque qui existe entre l'organisation spatiale des activités des individus et la structuration de l'environnement qui résulte en partie de l'activité de la colonie.

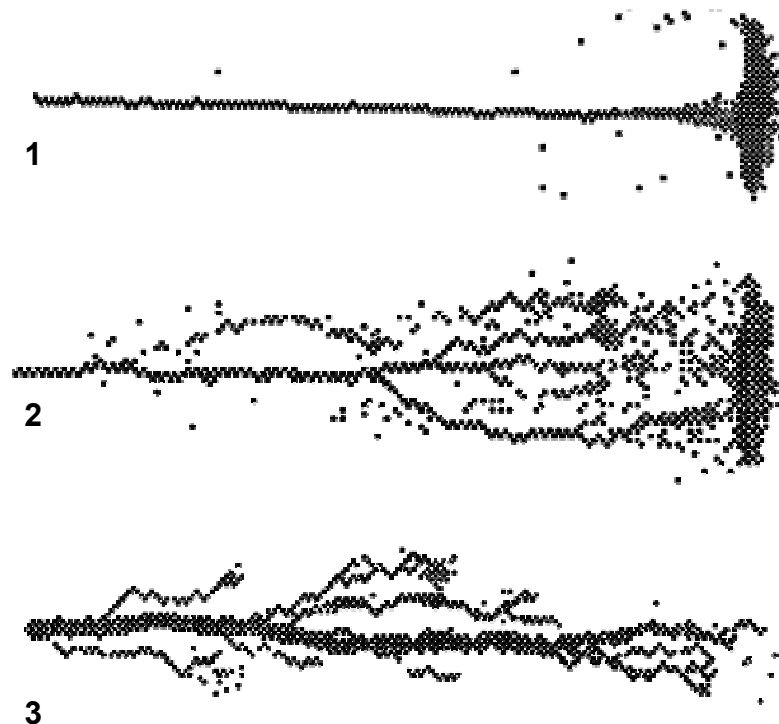


Figure I-7 : Modélisation des raids de chasse collective chez les fourmis légionnaires.

Simulation sans nourriture (1)

Simulation dans laquelle la probabilité que chaque nœud contienne une unité de nourriture est de 0.5 (2)

Simulation dans laquelle la probabilité que chaque nœud contienne 400 unités de nourriture est de 0.01 (3)

Fourmis moissonneuses :

De nombreux travaux ont détaillé la structures des réseaux de pistes en relation avec la répartition des ressources alimentaires chez les fourmis moissonneuses (Acosta et col. 1993, Hahn et Maschwitz 1985, Hölldobler 1974, 1976, Lopez et col. 1993, 1994). Nous détaillerons ici un exemple de la relation entre la distribution de la nourriture et la mise en place d'un réseau de pistes au cours du temps chez *Messor pergandei*. Des observations concernant une piste rotative chez cette fourmi moissonneuse ont été rapportées par Bernstein (1975) et Rissing et Wheeler (1976). Ces chercheurs ont décrit une oscillation spatiale : une colonne de fourragement se développe dans un secteur de fourragement à partir du nid, puis effectue une rotation rapide autour du nid avec une période qui peut aller de quelques jours à plusieurs mois. Il a été également rapporté que la rotation des secteurs est moins rapide dans les périodes d'abondance.

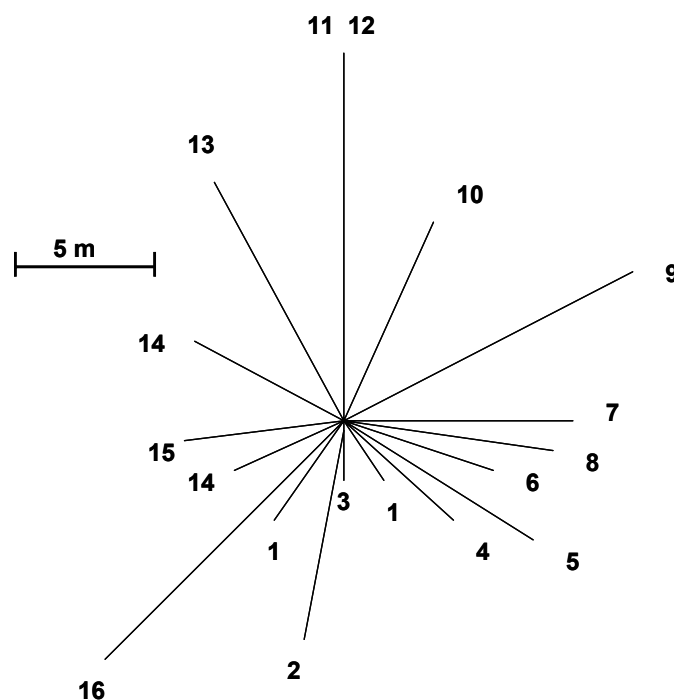


Figure I-8 : Piste rotative : représente 16 colonnes de fourragement successives de *Messor pergandei* (D'après Rissing et Wheeler, 1976)

Goss et Deneubourg (1989) ont mis en évidence à l'aide d'un modèle que la distribution spatiale de la nourriture et la quantité de nourriture pouvaient affecter la stratégie de fourragement utilisée par les fourmis moissonneuses *Messor pergandei* tout en gardant les

même règles de base : dépôt et suivi de piste. La formation d'une piste rotative suit les étapes suivantes :

- dans un premier temps le secteur 2 est sélectionné, puis il se vide

- dans un deuxième temps l'un des deux secteurs voisins (1 ou 3) par exemple le 3 est sélectionné en raison de la diffusion d'individus, puis il se vide

- dans un troisième temps, les secteur 2 ou 4 peuvent être sélectionné, mais 2 est toujours vide et c'est donc le secteur 4 qui est sélectionnée.

D'où une rotation dans un sens qui reste fixe au cours du temps.

Si la quantité de nourriture est faible les fourmis fourragent aléatoirement dans l'espace et ne sélectionnent donc aucun secteur. Si la richesse de la source augmente, le modèle abouti à la formation d'une piste qui tourne autour du nid. Plus la richesse est élevée plus la piste tourne lentement, jusqu'à devenir figé en un secteur. A taux de nourriture constant, une faible population ne peut créer de colonne. Lorsque la population augmente une colonne est formée mais elle reste fixée au secteur initial, car il n'y a pas assez d'individu pour vider le secteur. Si la population augmente encore, la colonie se met à effectuer une rotation d'autant plus rapide qu'il y a de fourmis. Ces résultats correspondent aux observations expérimentales de Bernstein (1975) et Rissing et Wheeler (1976).

I.1.4.1.3 Distribution des « voisins »

L'occupation de l'espace par le groupe est aussi corrélée à la distribution spatiale des nids voisins en d'autres termes à la compétition intra et interspécifique. Chez les fourmis, la formation de pistes permanentes serait un moyen de canaliser le fourragement sur une aire relativement restreinte, permettant ainsi d'éviter les rencontres intra et interspécifiques (Hölldobler 1974, 1976 et Hölldobler et Lumsden 1980 Figure I-9). Chez les termites (*Macrotermes subhyalinus* et *Macrotermes bellicosus* Jmhasly et Leuthold 1999, *Macrotermes carbonarius* Inoue et col. 2001), il existe une ségrégation des chemins utilisés par les colonies pour éviter les contacts intra spécifiques, les réseaux de galeries sont interdépendants. Lorsque deux galeries de fourragement rentrent en contact, des conflits apparaissent et une des galeries est abandonnée par l'une des colonies.

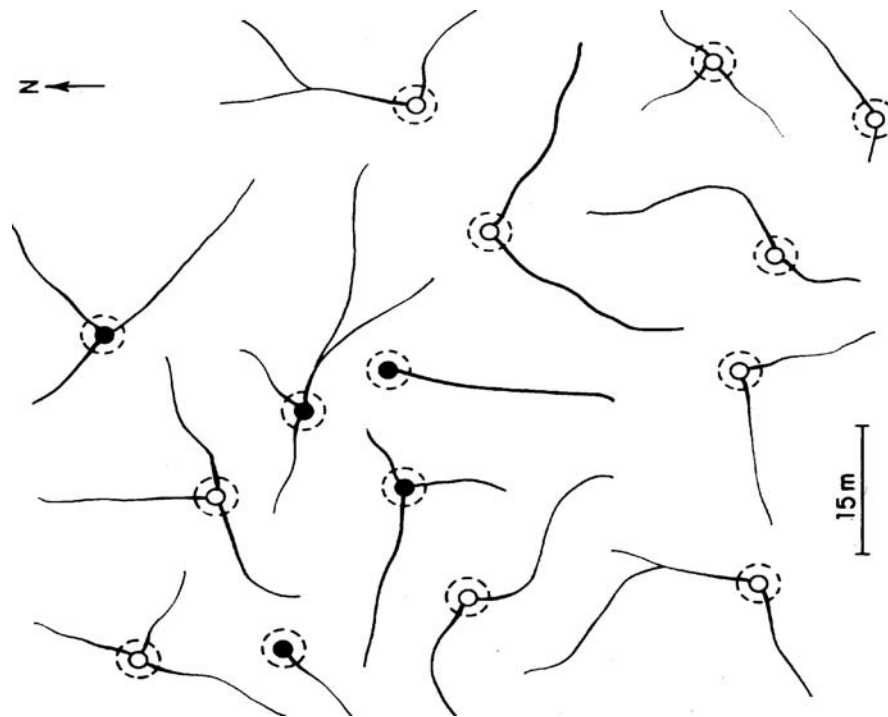


Figure I-9 : Nids et pistes permanentes de deux espèces de fourmis moissonneuses : *Pogonomyrmex barbatus* (cercle plein) et *Pogonomyrmex rugosus* (cercle évidé) (d'après Hölldobler et Lumsden 1980)

I.1.4.1.4 Distribution des hétérogénéités physiques de l'environnement

La présence d'hétérogénéités environnementales peut aussi rendre compte de l'organisation spatiale des chemins utilisés. Ces hétérogénéités peuvent contraindre le déplacement. Les fourmis sont fréquemment contraintes de rallonger les pistes en présence d'obstacles (*Messor barbarus* Reyes 1986). Les colonies de *Pogonomyrmex occidentalis* élaborent leurs pistes permanentes entre les arbustes au niveau d'espaces clairsemés préexistants (Crist et MacMahon 1991) et ces fourmis fourragent préférentiellement dans des milieux ouverts (Fewell 1988a). Chez les fourmis moissonneuses *Messor barbarus* (Acosta et col. 1993), la végétation agit comme une barrière sur les déplacements. Le temps et l'effort sont plus conséquents lorsque les fourmis se déplacent en dehors des pistes permanentes. Les fourmis sont obligées de contourner les tiges des plantes, ou de les gravir ce qui dans les deux cas rallonge la longueur du chemin. Fewell (1988a) montre chez les fourmis moissonneuses de l'espèce *Pogonomyrmex occidentalis* que lorsque celles-ci empruntent des chemins à faible couverture végétale, les fourmis minimisent leur temps de trajet, augmentent le taux de

fourragement en multipliant par deux le nombre de graines ramenées par unité de temps et le gain énergétique net ce qui par conséquent minimise les coûts associés au fourragement.

Les hétérogénéités peuvent également être utilisées comme des guides ou repères pour aider l'animal à s'orienter et à naviguer dans l'environnement. De nombreux animaux présentent une forte tendance à suivre les hétérogénéités physiques de l'environnement comme les bords ou les arêtes (thigmotaxie : Fraenkel et Gunn 1961; Schöne 1980). Ce comportement est couramment observé chez les animaux tel que les rongeurs et les insectes qui se déplacent dans des milieux colonisés par l'homme et parsemés d'hétérogénéités physiques linéaires (trottoir, mur...etc.). La tendance thigmotactique peut apparaître si forte que celle-ci peut « obliger » les animaux à faire de longs détours (termites : Kalshoven 1958, Jones et Gathorne-Hardy 1995, Fourmis : *Formica* sp. Rosengren 1971) alors même qu'ils pourraient se déplacer en ligne droite pour rejoindre un point donné dans l'espace. Les colonnes d'*Hospitalitermes sharpi* longue de 100 à 300m et plus s'étendent, sans interruption, du nid jusqu'au lieu de récolte sur les écorces d'arbres vivants. Jander et Daumer (1974) rapportent que ces colonnes de fourragement suivent un trajet préexistant qui correspond aux lignes de crête : partie hautes de tiges, racines et autres objets allongés. Le suivi d'hétérogénéités physiques est également très répandu chez les fourmis (Topoff et Lawson 1979; Hölldobler et Taylor 1983; Klotz et Reid 1992, 1993; Klotz et col. 1985, 2000; Pratt et col. 2001; Collett et col. 2001; Graham et Collett 2002; Heusser et Wehner 2002) Les colonnes de fourmis légionnaires par exemple (Topoff et Lawson 1979 *Neivamyrmex nigrescens*) progressent fréquemment le long du bord des pierres ou des branches tombées au sol.

I.1.4.2 Petit échelle

Les travaux consacrés à l'étude de l'organisation spatiale des individus au sein du groupe sont rares et sont la plupart du temps basés sur des observations qualitatives, voire anecdotiques, à quelques exceptions près (fourmis légionnaires Couzin et Franks 2003, fourmis coupeuses de feuilles Burd et col. 2002, 2003). Ceci peut paraître surprenant au vu par exemple de l'organisation spatiale des colonnes de fourragement chez de nombreuses termites qui sont parfois spectaculaire. Jander et Daumer (1974) ont mis en évidence des colonnes très ordonnées chez les termites *Hospitalitermes sharpi* (idem termites *Lacessitermes* et Figure I-10). Ces

auteurs observent une organisation en plusieurs lignes de déplacement unidirectionnelles. Au centre du chemin circulent les termites qui reviennent au nid chargés de nourriture. Aux cotés des ces individus circulent les individus qui se dirigent vers la source de nourriture. Cette colonne de fourragement est bordée par une haie de soldats de chaque côté.

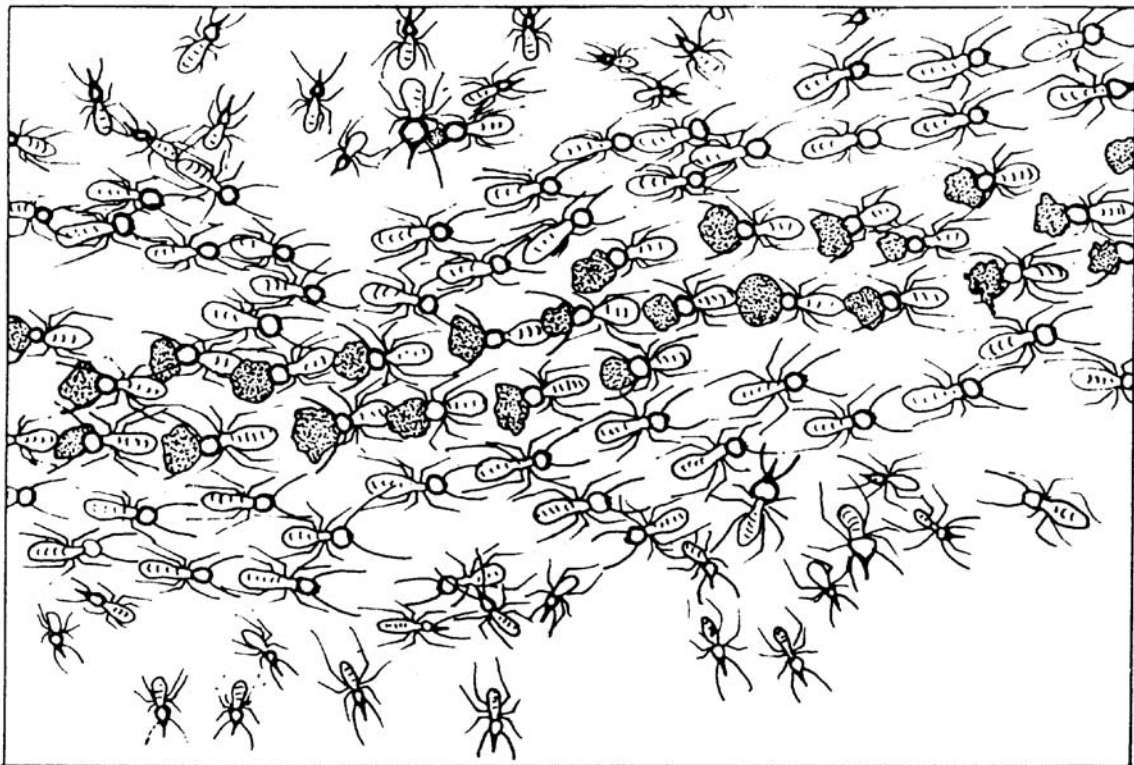


Figure I-10 : Schéma de l'organisation d'une colonne récoltante de *Lacessitermes lacessitus* établi à partir d'une photographie. On note les soldats grands et petits sur les bords de la colonne. Les ouvriers portant de la nourriture et rentrant au nid occupent la région médiane de la colonne ; sur les deux côtés allant en sens inverse, d'autres ouvriers se rendant sur les lieux de récolte (d'après Jander et Daumer 1974)

Cette organisation a également été observée chez d'autres espèces de termites (*Nasutitermes costalis* Traniello 1985, *Hospitalitermes monoceros* et *H. luzonensis* Grassé 1986, *Longipeditermes longipes*, *H. medioflavus* et *H. rufus* Miura et Matsumoto 1998a et b, *Macrotermes subhyalinus* Affolter et Leuthold 2000) mais également chez les fourmis légionnaires (*Eciton burchelli* et *E. hamatum* Topoff 1973, *Dorylus* sp. Gotwald 1995). Néanmoins nous ne connaissons pas à l'heure actuelle les mécanismes comportementaux qui sont responsables d'une telle organisation. Grassé (1986), qui nomme cette organisation « tapis roulant », affirme simplement qu'une telle structure exige deux conditions. La première est que la colonne demeure en contact avec le nid et la seconde qu'il y ait autant d'arrivant que de

partant. Certains auteurs ont néanmoins discuté de l'utilité d'une telle organisation. D'après Jander et Daumer (1974) les termites s'orienteraient grâce à cette organisation. Lorsque ces auteurs inversent la direction de déplacement d'un individu se dirigeant vers le nid, ils observent que celui-ci effectue un demi-tour peu après et se réoriente ainsi dans la bonne direction. Les termites pourraient déduire la direction du nid à partir des interactions établies avec les termites qui reviennent chargée de la source de nourriture. La position des soldats à la périphérie a été interprétée par de nombreux auteurs comme une organisation efficace pour la défense du convoi (fourmis légionnaires Gotwald 1995, *Dorylus molestus* Braendle et col. 2003, termites Grassé 1986).

La seule étude expérimentale consacrée à l'étude des mécanismes responsables de l'organisation spatiale des déplacements a été réalisée sur les fourmis légionnaires (Couzin et Franks 2003). Franks et col. (1991) suggèrent que la densité d'individus et les contacts interindividuels qui en résultent permettent de structurer le flux. En effet, ils remarquent que les fourmis ont une forte tendance à progresser dans la direction choisie par la majorité des individus. Couzin et Franks (2003) montrent chez les fourmis légionnaires du genre *Eciton* que l'organisation en files de déplacement unidirectionnelles dépend de deux paramètres :

- La distance de perception de la fourmi, qui va influencer la distance à laquelle une fourmi peut détecter l'approche de l'une de ses congénères
- L'amplitude de la déviation angulaire entraînée par une rencontre entre deux fourmis

L'asymétrie observée dans l'angle de déviation angulaire selon la direction de trajet considérée (la fourmi se dirigeant vers la source s'écartant davantage) est à elle seule capable de générer l'apparition de lignes unidirectionnelles. Les auteurs ont élaboré un modèle leur permettant de vérifier que les comportements individuels relevés étaient effectivement suffisants pour expliquer la structure observée au niveau collectif. Il semble que l'essentiel de l'organisation spatiale réside dans l'issue des rencontres entre congénères se dirigeant en direction opposée.

Afin de comprendre l'organisation des déplacements collectifs sur les pistes et de discuter de leur valeur adaptative, il apparaît donc essentiel de faire le lien entre la structuration spatiale observée et l'issue des interactions qui ont lieu sur la piste.

I.1.5 Quand se déplacent t-il ?

I.1.5.1 Grande échelle

La plus grande variabilité existe lorsqu'on étudie par exemple les heures de sortie des espèces de fourmis sur un espace donné. L'activité de fourragement dépend principalement des facteurs environnementaux (photopériode, température, humidité, disponibilité des ressources, compétition, prédation) mais également des facteurs internes à la colonie (état nutritionnel, production de couvain, production de sexués etc.). La mise en évidence de la relation entre ces différents facteurs et le rythme d'activité est fréquemment basée sur des corrélations mais à l'heure actuelle les mécanismes responsables de la mise en activité de groupe d'individus à un instant donnée demeurent relativement peu étudiée. Nous allons donc présenter quelques corrélations relevées dans la littérature.

Nous ne discuterons pas des oscillations d'activité d'origine interne car elles sont pauvrement documentées bien qu'elles soient très répandues. Le rythme des migrations chez les fourmis légionnaires en est un bon exemple (Gotwald 1995)

I.1.5.1.1 Rythme nycthéméral

La répartition des activités de prospections est très nette lors de chaque nycthémère. Au Kenya par exemple les termites récoltent surtout durant la nuit ou, exceptionnellement, de jour lorsque le ciel est couvert (Grassé 1986). Miura (*Hospitalitermes medioflavus* et *H. rufus* 1998b) émet l'hypothèse que le fourragement serait initié par le changement de luminosité à la tombée de la nuit. Chez les fourmis bien des cas sont rencontrés depuis l'espèce typiquement nocturne (*Camponotus solon*, *C. congolensis*) jusqu'à celle qui n'opère que de jour (*Tetramorium sericeiventre*) avec bien des intermédiaires (Levieux et Lenoir 1985, revue Passera 1984). Les chenilles sociales quant à elle restreignent fréquemment leur périodes de fourragement à la nuit (Heinrich 1993). La mise en place d'un tel rythme de fourragement permettrait d'éviter les risques de prédation.

Chez certaines espèces, le rythme d'activité en fonction du cycle jour/nuit disparaît fréquemment lorsque les conditions de luminosité sont maintenues homogènes (Rosengren et Fortelius 1986). Le rythme dans ces conditions ne repose donc pas sur une horloge interne et ne

peut être considéré comme un rythme endogène. Rosengren et Fortelius (*Formica* 1986) montrent également que le rythme d'activité ne peut pas être non plus entièrement imputé aux facteurs exogènes. Ils observent en effet, que la phase active du fourragement débute tôt le matin bien avant le début du jour. Le rythme d'activité du groupe dépendrait alors principalement d'interactions entre les ouvrières initiées par la mise en activité de quelques individus au sein de la colonie. En d'autres termes, un nombre réduit d'individus répondraient effectivement au changement de luminosité et leur activité se propagerait à l'ensemble du groupe par l'intermédiaire d'interactions. Ceci a également été démontré dans le cadre de l'étude du rythme d'activité à l'intérieur du nid chez *Leptothorax* (Cole 1991, Hatcher et col. 1992, Revue Cole et Trampus 1999). Goss et Deneubourg (1988) ont confirmé par une approche théorique que l'activité rythmique des individus pouvait être prédite par un modèle reposant sur des rétroactions positives au travers des interactions interindividuelles.

I.1.5.1.2 Facteur climatique

La température du sol ainsi que la température extérieure peuvent s'avérer un bon indicateur de l'activité des fourmis (température du sol, Markin et col. 1974, Whitford et Ettershank 1975, Crist et MacMahon 1991, température extérieure Hölldobler et Möglich 1980, Klotz 1984, North 1993), des chenilles sociales (*Eriogaster lanestris* Ruf et Fiedler 2002) et des termites (*Trinevitermes germinatus* Ohiagu 1979, *Coptotermes lacteus* Evans et Gleeson 2001, Fei et Henderson 2004). De même, l'humidité relative de l'air joue également un rôle important dans la régulation des périodes d'activité de fourragement chez les termites (Ohiagu 1979 *Trinervitermes trinervoides* Grassé 1986) et chez les fourmis (Whitford et Ettershank 1975, Levieux 1979 dans Passera 1984, Ackonor 1984). Chez les termites *Trinevitermes germinatus* par exemple le fourragement prend place surtout en saison sèche. A l'opposé Buxton (1981) montre que la période d'activité de plusieurs espèces de termites du Kenya est maximale en saison des pluies ; il existerait une bonne corrélation entre l'augmentation du nombre d'espèces prospectant et l'intensité des pluies.

I.1.5.1.3 Pression de prédation et parasitisme :

Les fluctuations journalières des cycles d'activité étant propre à toute espèce animale, de nombreux auteurs ont analysé les distributions journalière des cycles d'espèces peuplant une même biocénose (Levieux 1976 dans Passera 1984). Ils constatent fréquemment que les pics d'activité des espèces les plus communes, coïncident rarement. Ces décalages dans le temps de l'activité des individus susceptibles de consommer les mêmes ressources conduisent à une limitation de la compétition.

Le rythme d'activité de fourragement peut également dépendre de la pression exercée par la prédation. Mackay (1982) montre par exemple que lorsque la densité d'araignées de l'espèce *Latrodectus hesperus* (Araneae: Theridiidae) augmente les fourmis *Pogonomyrmex rugosus* obstruent les entrées du nid et cessent temporairement de fourrager.

Enfin, l'activité de fourragement peut être influencée par la présence de parasites. Les fourmis coupeuses de feuilles sont parasitées par des Phoridés qui doivent pondre dans la tête de fourmis suffisamment grandes pour permettre à la larve de se développer (Feener et Moss 1990, Orr 1992). Les auteurs ont noté que la taille des fourrageuses varie au cours du temps en fonction de la présence des Phoridés. Les fourrageuses qui récoltent le jour, quand les Phoridés sont actives, sont de plus petite taille. A l'inverse, la nuit, lorsque les Phoridés sont absentes, les fourmis qui fourragent sont de plus grande taille.

I.1.5.2 Petite Echelle

Les déplacements collectifs chez les termites, les fourmis et les chenilles sociales sont soit strictement bidirectionnels ce qui représente la majorité des cas soit unidirectionnels et peuvent ainsi donner lieu à une certaine organisation temporelle.

Chenilles

L'organisation en file unidirectionnelle est extrêmement répandue chez les chenilles processionnaires. Les individus se déplacent les uns derrière les autres en maintenant un contact étroit jusqu'à la source où ils se nourrissent côte à côte. Ils reviennent ensuite de la même façon

à l'abri (Fitzgerald et Pescador-Rubio, 2002). Ceci s'explique sans doute par la forte synchronisation des activités des chenilles. Cependant, les mécanismes responsables de la mise en mouvement de la procession demeurent peu connus. Fitzgerald et Pescador-Rubio (2002) supposent que les facteurs environnementaux couplés à la communication tactile pourraient être à l'origine de l'initiation du mouvement.

Termites

Chez les termites *Hospitalitermes* (*H. rufus* et *H. medioflavus* Miura et Matsumoto 1998b, Collins 1979) l'aller et le retour sont désynchronisés. Les colonnes de termites sont à sens unique, tous les ouvriers se dirigent dans le même sens centrifuge ou centripète. Les *Macrotermes* observés par Grassé (1986) ont également des colonnes centrifuges où les ouvriers adoptent tous la même direction vers le champ de récolte. Le retour au nid se fait par petits groupes tout au long de la période de fourragement, et la fin de la récolte est marquée par une rentrée en masse dans la termitière. Les mécanismes responsables de cette organisation temporelle demeurent inconnus.

Fourmis

Le recrutement de groupe chez les fourmis (Hölldobler 1971, 1981 ; Verhaeghe 1977, 1982 ; de Biseau 1994) peut favoriser l'émergence d'une organisation temporelle, du moins en début de recrutement. Il est en effet fréquent que le recrutement de groupe évolue rapidement en recrutement de masse et que de ce fait on ne discerne plus les groupes (Verhaeghe et Deneubourg 1983).

Certains auteurs ont mis en évidence l'influence que peut avoir l'encombrement à la source sur la dynamique du processus de recrutement (*Solenopsis invicta* Wilson 1962, *Atta cephalotes* Jaffe et Howse 1979, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Linepithema humile*, Halley et Elgar 2001). Ils montrent en effet que l'encombrement au niveau de la source de nourriture provoque l'apparition de délais dans le recrutement étant donné que les fourmis qui n'ont pas accès à la nourriture ne participent pas au recrutement. Verhaeghe et Deneubourg (1983) suggèrent que ces délais seraient responsables des oscillations temporelles relevées lors du recrutement chez *Tetramorium impurum*.

I.1.6 Qui décide où aller ?

Les déplacements en groupe constituent une partie importante et spectaculaire de l'activité collective : pistes de récolte marquées par des phéromones, colonnes de termites ou de fourmis qui rapportent les aliments jusqu'au nid, armées de fourmis nomades (*Dorylines*), escouades plus légères de fourmis chasseresses (*Megaponera*, etc.), raids collectifs des espèces esclavagistes (*Polyergus*). Dans l'immense majorité des cas, il n'y a dans ces déplacements aucun individu de tête, aucun guide ou leader. On peut cependant considérer que dans certains phénomènes de recrutement vers une source de nourriture (*Camponotus socius*, Hölldobler 1971, *Tetramorium caespitum* Verhaeghe 1977, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Ambliopone* sp. Ito 1993, *Tetramorium bicarinatum* de Biseau 1994) les ouvrières « recrutées » sont guidées par l'ouvrière « recruteuse ». Mais tout indique qu'il s'agit d'un leader provisoire, qui n'occupe cette fonction que par le hasard des découvertes qu'il a effectuées. Ce leader ne porte pas attention à ce qu'il soit suivi par ses congénères. À l'inverse, lorsque apparaît, chez nombre d'espèces de fourmis, la « marche en tandem », l'ouvrière de tête guide bel et bien l'autre (jusqu'à une source de nourriture, par exemple) (Agbogba 1984). Elle est stimulée dans sa marche par les contacts répétés, sur son abdomen, des antennes de celle qui la suit ; et celle-ci répond aux stimuli chimiques émanant du corps de sa compagne (revue Beckers 1989).

I.1.6.1 Décision « collective »

Une décision collective peut se définir comme le processus par lequel les individus sélectionnent collectivement une alternative parmi plusieurs options disponibles (Detrain et col 1999).

Nous pouvons donc nous demander comment, à partir des interactions interindividuelles, émerge la prise de décision à l'échelle du groupe sur la direction à suivre lors du fourragement.

I.1.6.1.1 Comment choisir un chemin

Dans les sociétés animales les communications entre individus ont souvent un caractère amplifiant: lorsqu'un individu est actif à un endroit, il stimule ses congénères à se comporter de

la même manière que lui. Ce type de communication, qui conduit le groupe à focaliser l'activité de ses membres et donc à réaliser une tâche rapidement, est un élément clef dans les prises de décision collective.

Le recrutement par pistes chimiques occupe une place essentielle dans les décisions collectives (revue Detrain et Col. 1999). Un grand nombre d'expériences ont été menées sur différentes espèces pour étudier le recrutement alimentaire par pistes chimiques. Ces expériences ont permis de mettre en évidence des processus de décision grâce à l'utilisation de dispositifs simplifiés permettant d'identifier les comportements individuels (dépôt et suivi de pistes) et d'isoler l'influence de certains paramètres (ex : richesse d'une source). Nous allons par conséquent développer quelques exemples de prises de décisions collectives par l'intermédiaire du dépôt et du suivi de piste.

Fourmis et termites

Le recrutement alimentaire par piste chez les fourmis, les termites et les chenilles peut être principalement caractérisé comme un processus dynamique d'autocatalyse. Le nombre d'individus recrutés augmente avec la quantité de phéromone présente sur la piste, et donc avec le nombre d'individus à la source, qui renforcent cette piste. Différentes expériences ont montré l'émergence d'un choix collectif lorsque deux sources de nourriture ou deux chemins menant à une même source sont simultanément en présence (fourmis : Pasteels et col. 1987, *Linepithema humile* Goss et col. 1989, Beckers et col. 1990, de Biseau et col. 1991, Beckers et col. 1992b, *Monomorium pharaonis* Sumpter Beekman et col. 2003, etc. termites : Jones et Gathorne-Hardy 1995, Andara et col. 2004). Il ressort de ces expériences que lorsqu'une colonie a le choix entre deux chemins de longueur identique menant à deux sources alimentaires, la colonie utilise majoritairement un seul de ces deux chemins. La transmission coopérative via la piste chimique est responsable du choix asymétrique. En effet, on note qu'au début du recrutement les individus utilisent de manière égale les deux chemins, mais, du fait de l'aspect probabiliste du suivi de piste (Deneubourg et col. 1983), un plus grand nombre d'individus s'engagent sur l'une des deux pistes qui devient alors plus attractive. Cette piste va donc être mieux suivie et renforcée, la colonie va progressivement concentrer son activité sur ce chemin.

Chenilles processionnaires

Des études témoignent que les chenilles sociales sont également sensibles à de faibles différences de concentration en phéromone. En conséquence, lorsqu'elles ont le choix entre deux chemins, les chenilles choisissent majoritairement le plus marqué (Fitzgerald et Webster 1993, *Hylesia lineata* Fitzgerald et Pescador-Rubio 2002, et *Thaumetopoea pityocampa* Fitzgerald 2003). La procession de chenilles va préalablement se fragmenter au niveau de l'intersection entre les deux chemins et un biais pour le chemin aléatoirement le plus emprunté va être amplifié via le marquage chimique. Après quelques minutes la majorité de la colonie empruntera le même chemin. La grande mobilité des chenilles, la persistance à long terme de la piste chimique et la tendance agrégative vont conduire au regroupement des différents fragments pour ne former qu'un seul et unique groupe (Fitzgerald et Costa 1986).

Général

Les prises de décisions collectives sont principalement étudiées chez les insectes grégaires et sociaux (Abeilles, Termites, chenilles et fourmis). Or, il est fortement probable que toute espèce caractérisée par un certain degré d'interattraction au sein de ses membres soit à même d'exprimer des décisions collectives au travers des processus d'amplification. Ces processus émanant de feedback positif sont largement répandus dans le règne animal de la bactérie jusqu'à l'homme (revue Deneubourg et Goss 1989; Theraulaz et Spitz 1997; Bonabeau et col. 1997; Detrain et col. 1999; Parrish, et Edelstein-Keshet 1999 ; Camazine et col. 2001; Krause et Ruxton 2002 ; Hemelrijk 2002 ; Couzin et Krause 2003). Les légères différences existantes entre espèces au niveau des comportements amplificateurs peuvent conduire à des résultats totalement différents au niveau collectif et à la genèse de « décisions collectives » (Camazine et col. 2001).

I.1.6.1.2 Le choix par modification du comportement

Lorsque les chemins proposés ne possèdent pas les mêmes caractéristiques des changements comportementaux peuvent se produire induisant la sélection quasi systématique

d'un chemin particulier. Nous pouvons illustrer cet exemple par la sélection du chemin en fonction de sa longueur chez *Lasius niger*.

Les expériences réalisées par Beckers et col. (1992b), montrent que les colonies de *Lasius niger* sont presque toujours capables de sélectionner le chemin le plus court lorsqu'on leur propose deux chemins de longueur différente reliant le nid à une source de nourriture (Figure I-11). La réalisation d'un modèle mathématique a permis aux auteurs de séparer la contribution de trois mécanismes :

- Le marquage bidirectionnel couplé avec le temps de parcours nécessaire pour arriver à la source
- Les demi-tours effectués sur chaque chemin : Beckers et col. (1992b) ont distingué les demi-tours résultant d'un changement de direction (l'animal dévie de l'axe source nid) qui ont lieu 2 ou 3 cm après le point de bifurcation des deux chemins (demi-tours longs) des demi-tours résultant d'une différence dans l'intensité de marquage de la piste (l'animal s'écarte de la piste), qui ont lieu à l'entrée du chemin (demi-tours courts). Les premiers sont dus aux capacités d'orientation des individus, et donc à la géométrie du chemin, l'animal ayant une certaine inertie dans son trajet (Rosengren 1971). Leur fréquence reste constante au cours du temps sur le chemin non sélectionné et ils contribuent à la sélection du chemin le plus court. Les deuxièmes sont fonction des différences dans la quantité de phéromone déposée sur chaque branche et sont incapables de générer à eux seuls la sélection préférentielle du chemin le plus court. Néanmoins, ils peuvent favoriser la rupture de symétrie dans les flux sur chacun des chemins.
- La modulation du comportement de pistage en fonction de l'angle formé par le chemin avec la direction source-nid. Le pistage s'avère moins intense lorsque cet angle augmente (Beckers et col. 1992b, Devigne 2003)

Les résultats obtenus par Beckers et col. suggèrent, du moins pour ces conditions expérimentales, que les demi-tours, associés à la modulation de pistage, contribuent pour une grande part à la sélection du chemin le plus court. Le marquage bidirectionnel couplé au temps de parcours ne jouerait qu'un rôle secondaire.

Le changement de comportement des fourmis en fonction de l'angle de déviation par rapport à l'axe source-nid est donc ici à l'origine de la sélection systématique du chemin court. Il n'est donc pas nécessaire d'invoquer la comparaison des deux chemins au niveau individuel

pour expliquer la sélection collective obtenue. Il en serait de même pour le marquage bidirectionnel qui peut expliquer à lui seul la sélection du chemin le plus court chez *Linepithema humile* (Goss et col. 1989).

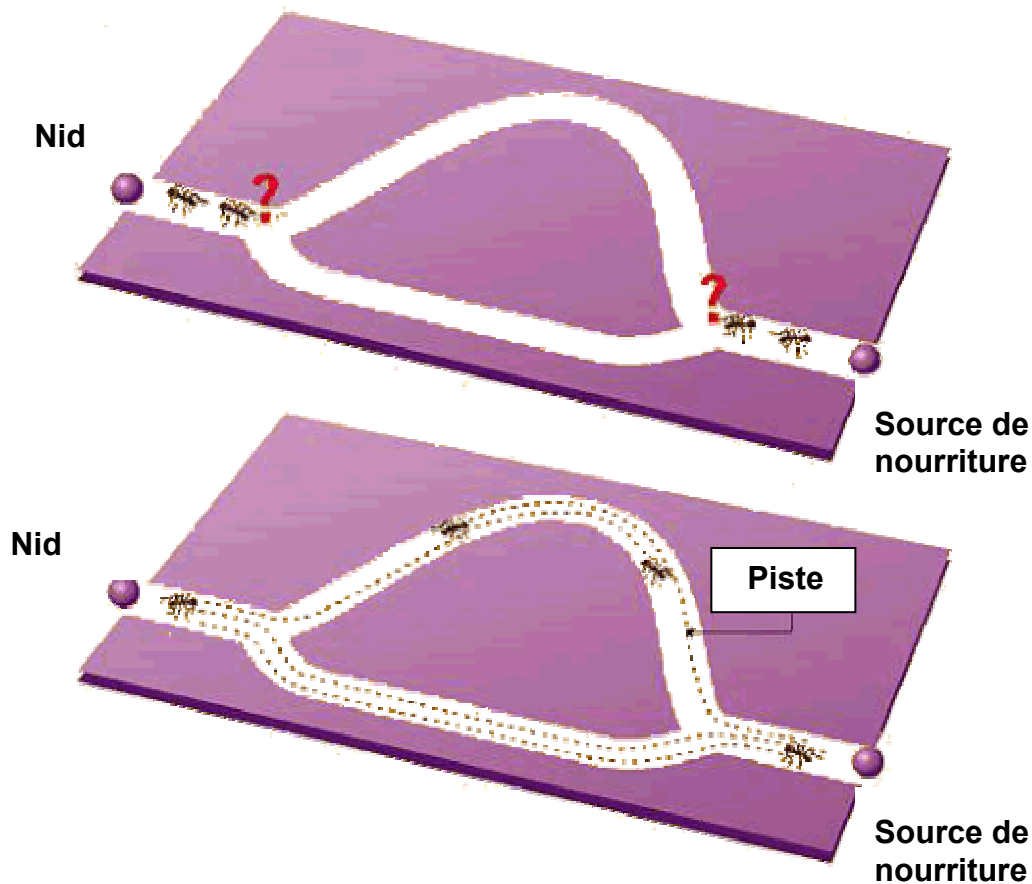


Figure I-11 : Choix entre deux chemins de longueur différente liant le nid à une source de nourriture.

I.1.6.1.3 Choix par modulation active du signal

Nous avons vu précédemment que de nombreuses espèces de fourmis étaient capables de moduler leur comportement de pistage en fonction de la qualité d'une source. Cette modulation va permettre aux fourmis de focaliser leur activité sur les sources les plus riches. Nous allons détailler cette mise en place du choix de la source la plus riche chez *Lasius niger*.

Beckers et col. (1993) ont présenté à des fourmis de l'espèce *Lasius niger* deux sources d'eau sucrée de concentration différente à égale distance du nid. Lorsqu'une source dont la concentration est de 0,05 M, 0,1 M ou 0,5M est confrontée avec une source de 1 M, la proportion d'expériences caractérisées par l'exploitation de la source la plus riche est d'autant

plus grande que la différence de concentration entre les sources est élevée (Beckers et col. 1993). Afin de déterminer les mécanismes mis en œuvre dans la sélection d'une source, des mesures du comportement individuel ont été réalisées. *Lasius niger* pratique le recrutement de masse c'est-à-dire que la piste, à elle seule, peut induire le recrutement et l'orientation des congénères vers la ressource. Suite à la découverte d'une source, les fourmis déposent une piste de phéromone lors de leur trajet aller vers la source et lors de leur trajet retour vers le nid. Au cours du dépôt de phéromone, les ouvrières abaissent l'extrémité de leur abdomen et établissent un contact avec le substrat. En fonction de la qualité de la source les fourmis modulent quantitativement leur comportement de pistage : l'intensité du dépôt augmente avec la concentration de la source (le dépôt est environ de 40% plus important pour les sources à 1M qu'à 0,1M) mais la proportion de fourmis pisteuses reste constante (Beckers et col. 1993). Ainsi, lors de l'introduction simultanée de deux sources, la piste menant à la source la plus concentrée sera davantage renforcée, ce qui conduira par amplification à l'exploitation de la source la plus riche. La sélection et l'exploitation de la source la plus concentrée ne nécessitent aucune comparaison directe de la part des ouvrières : le choix résulte de processus d'amplification reposant sur la piste de phéromones dont le dépôt est modulé en fonction de la qualité de la ressource.

I.1.6.1.4 Choix par modulation passive du signal

Le signal peut être passivement modifié du fait des hétérogénéités présentes, et ceci peut affecter les destinations choisies par le groupe et la structuration du réseau de pistes.

Certains auteurs (Wilson 1962, Detrain et col. 2001, Jeanson et col. 2003b) ont montré que à toutes choses égales par ailleurs (conditions climatiques, taille de la colonie, flux d'individus sur les pistes), la nature du substrat, en modifiant le taux d'évaporation de la phéromone, peut influencer la dynamique de recrutement et les prises de décisions collectives relatives à l'exploitation des ressources alimentaires. Detrain et col. (2001) ont montré que les propriétés du substrat pouvaient affecter la prise de décision collective chez les fourmis de l'espèce *Lasius niger* lors de la sélection d'une branche parmi deux alternatives disponibles de longueur identique pour accéder à une source alimentaire. Chaque branche est recouverte d'un papier de grammage différent (100 g/m² et 125 g/m²). Les fourmis empruntent préférentiellement le bras revêtu du papier de faible grammage. L'observation des

comportements individuels montre que la vitesse, la fréquence et l'intensité du dépôt de phéromone ne sont pas influencées par le substrat. Cette étude suggère que les propriétés physico-chimiques du substrat, en altérant la durée d'activité de la phéromone, induisent le choix quasi-systématique de la branche présentant le papier de faible grammage.

I.1.6.1.5 Conclusion

Les décisions collectives représentent tout à la fois un mécanisme de fonctionnement et un processus fondateur des organisations sociales. Chez les espèces sociales c'est à travers l'existence du groupe que l'animal s'adapte aux conditions physiques de l'environnement et exploite ses ressources. La préoccupation essentielle est donc de rechercher comment les stratégies individuelles aboutissent à des décisions collectives à travers l'étude des phénomènes de recrutement et de déplacements de groupe. Dans les conditions naturelles, les déplacements collectifs résultent de la combinaison de processus d'interattraction et d'une réponse aux hétérogénéités environnementales. En dépit des connaissances, des motivations et des intérêts parfois divergents des individus, le groupe arrive à des décisions qui lui permettent d'effectuer des choix et d'exécuter des mouvements ou des actions communes. Si le groupe n'est pas un sujet cognitif, il n'en reste pas moins qu'il représente une entité autonome, douée de facultés décisionnelles. Ces réponses collectives, en retour, apportent des bénéfices aux individus et contribuent à leur survie.

La plupart des travaux consacrés à la quantification des déplacements ont été développés en écologie pour prédire la dispersion et la dynamique des populations, sans trop de préoccupations pour le fait social. Dans ces études, les individus se déplacent librement dans des environnements ouverts sans contraintes physiques ni hétérogénéités spatiales. Or, ces dernières peuvent néanmoins exercer une influence majeure sur la répartition spatiale des individus en guidant leur déplacement.

I.2 OBJECTIFS DU TRAVAIL

Au cours de ce travail nous avons étudié la coordination et l'organisation des déplacements collectifs chez les fourmis durant l'activité de récolte en fonction des hétérogénéités physiques de l'environnement. Nous nous sommes focalisés sur l'étude de la régulation du trafic lorsque les contraintes environnementales favorisent l'émergence de phénomènes d'encombrement.

Nous nous intéresserons dans un premier temps à une espèce monomorphe : *Lasius niger* qui se nourrit de liquide (en conditions naturelles du miellat de pucerons, au laboratoire de solutions de saccharose) et qui transporte sa nourriture dans son jabot. Cette espèce est caractérisée par un polyéthisme d'âge c'est-à-dire par une corrélation entre l'âge et les tâches réalisées : les individus se chargent de l'approvisionnement, les plus jeunes sont occupées aux tâches intranidales. Dans un second temps nous avons travaillé avec une espèce polymorphe, *Atta colombica*, qui transporte des charges de nourriture à l'extérieur du corps. Cette espèce est caractérisée par un polyéthisme basé sur des castes morphologiques. Ces deux espèces nous permettront de comprendre comment la taille des individus et le transport d'une charge peuvent influencer l'organisation collective des déplacements des individus.

Nous avons choisi de travailler sur des espèces de fourmis pratiquant le recrutement de masse par piste chimique. Nous étudierons l'influence de la communication sur l'organisation des déplacements collectifs et la régulation du trafic en fonction des hétérogénéités et des contraintes environnementales. Lors de notre travail les facteurs environnementaux que nous feront varier seront restreints aux hétérogénéités physiques de l'environnement favorisant l'encombrement. Le recrutement, en encourageant le rassemblement d'individus, peut s'avérer une source de conflit en favorisant les encombrements qui eux-mêmes seront source de ralentissement dans l'activité de récolte.

Au cours de ce travail nous nous intéresserons à :

- L'organisation spatiale des déplacements en fonction des hétérogénéités physiques de l'environnement. Nous observerons comment se structurent les déplacements en groupe lors de la mise en place des pistes en fonction des hétérogénéités environnementales. Celles-ci pourront

soit être perçues comme des contraintes et favoriser les encombrements soit être utilisées comme des guides lors du déplacement.

- Dans le cas où les hétérogénéités contraignent le déplacement des individus, nous nous intéresserons au rôle de l'encombrement sur les prises de décision collective. Nous essaierons de répondre aux questions suivantes : Dans quelle mesure la focalisation de l'activité de l'ensemble du groupe sur un seul chemin favorise les encombrements et ralentit l'activité de récolte ? Existents-ils des mécanismes et échanges d'information qui permettent d'éviter ces encombrements et favorisent l'apparition de solutions plus efficaces ?
- Dans le cas où les hétérogénéités sont attractives pour les individus nous étudierons comment celles-ci peuvent orienter les déplacements collectifs préférentiellement sur un chemin plutôt qu'un autre et contribuer ainsi à organiser le réseau de recrutement. Ce travail constitue un prélude à l'étude du conflit entre l'attractivité pour une hétérogénéité et l'émergence concomitante de l'encombrement dans les prises de décision collective.
- Nous nous intéresserons également à la structuration temporelle des déplacements collectifs lorsque les fourmis n'auront pas la possibilité de s'organiser spatialement. Pour cela nous imposerons aux fourmis un déplacement en une dimension en limitant la largeur du chemin utilisé lors de l'activité de récolte, et nous étudierons les solutions adoptées par les fourmis en réponse à l'encombrement.

Nous analyserons les déplacements collectifs des fourmis selon deux niveaux d'analyse:

- Le niveau collectif : Il s'agit de caractériser la structure des réseaux et des patterns associés aux décisions collectives. Nous mesurerons pour cela le nombre d'individus (flux) qui se déplacent entre deux endroits en empruntant tel ou tel chemin et nous étudierons la répartition de ce flux sur chaque chemin. Nous déterminerons ensuite le lien qu'il existe entre le nombre d'individus et l'organisation spatio-temporelle des déplacements collectifs.

De manière similaire, nous étudierons comment certaines hétérogénéités agissent pour organiser les flux.

- Le niveau individuel : la compréhension de l'organisation spatio-temporelle des déplacements collectifs en situation d'encombrement requiert une étude fine des mécanismes comportementaux impliqués dans les phénomènes de dispersion et de cohésion du groupe. Nous étudierons pour cela les mécanismes de communication et leur modulation. Ces mécanismes seront certainement impliqués dans la structuration spatiale et temporelle des déplacements collectifs. La communication permettra via la piste chimique le rassemblement d'un grand nombre d'individus sur les pistes. Lorsque une certaine densité d'individu sur les pistes sera atteinte, des mécanismes de dispersion rentreront certainement en jeu afin de réguler le trafic et permettre éventuellement d'anticiper les ralentissements dans l'activité de fourragement. Nous nous intéresserons par conséquent, à la façon dont la densité affecte les changements de comportements.

Enfin, concernant l'exploitation des hétérogénéités physiques nous caractériserons en particulier la réponse des individus face aux hétérogénéités afin de déterminer la façon dont ces réponses peuvent affecter les communications et la structuration des flux.

I.3 POUR REPONDRE AUX OBJECTIFS

Nous allons au cours de ce travail étudier l'organisation des déplacements collectifs chez les fourmis en fonction des hétérogénéités environnementales et plus en particulier, en fonction de l'encombrement généré par celles-ci. Nous avons choisi pour cela de nous focaliser sur un comportement particulier reposant sur des processus d'amplification : **le recrutement de masse**. Ceci nous permettra d'obtenir de grande densité d'individus en un minimum de temps. Les mécanismes qui sous-tendent ces phénomènes de recrutement ont fait l'objet au cours des dix dernières années de nombreux travaux expérimentaux. Dans de nombreux cas, la théorie de l'auto-organisation a fourni un cadre explicatif convaincant aux résultats observés (Camazine et col. 2001). Notre étude s'appuiera donc sur le paradigme **d'auto-organisation**, celui-ci reposant en partie sur des mécanismes d'amplification. Dans cette étude, afin de valider nos hypothèses concernant les mécanismes comportementaux à l'origine de l'organisation des déplacements, nous serons amenés à utiliser un outil : **la modélisation**.

Nous allons dans les pages qui suivent présenter les principes de base de l'auto-organisation et de la modélisation.

I.3.1 Une cadre explicatif : L'Auto-organisation

L'auto-organisation, et plus précisément la théorie des structures dissipatives, est un paradigme qui a été développé par des physico-chimistes motivés d'une part à comprendre l'émergence des formes et des dynamiques du vivant et d'autre part à résoudre les oppositions existant entre physique et biologie (Nicolis et Prigogine 1977). Cependant, les spécificités des différents niveaux du biologique et en particulier l'autonomie des unités font qu'il est difficile de proposer une définition unique de l'auto-organisation (il est difficile de trouver une définition satisfaisante pour les niveaux supramoléculaires dans les travaux de Nicolis et Prigogine). Les notions développées au niveau moléculaire (physico-chimique ou biochimique) ne peuvent faire l'objet d'une traduction « simple » pour être appliquées au niveau social.

Dans le domaine de l'étude des comportements sociaux, nous considérons qu'un processus est auto-organisé si des structures émergent au niveau collectif, à partir d'une multitude d'interactions entre individus, sans être codées explicitement au niveau individuel (Deneubourg & Camazine, 1994). Elle représente un principe explicatif pour un certain nombre de phénomènes collectifs (synchronisation, mouvements collectifs, thermorégulation, construction et plus généralement structuration de l'espace, fouragement, genèse de la hiérarchie, division du travail, etc.), observés notamment chez les insectes sociaux (Deneubourg & Goss 1989, Bonabeau et col. 1997, Theraulaz et Spitz 1997, Detrain et col. 1999, Camazine et col. 2001).

L'auto-organisation est caractérisée par différentes signatures dont la création de structures spatio-temporelles à partir d'un état initialement homogène (choix d'un chemin menant à une source de nourriture par exemple), l'existence de bifurcations quand certains paramètres varient (par exemple la densité d'individus ou l'allure des fonctions stimulus réponse), la co-existence de plusieurs états stables potentiels et l'importance des fluctuations qui permettent d'atteindre ces états (Bonabeau et col. 1997, Camazine et col. 2001).

On interprète généralement les phénomènes d'auto-organisation chez les groupes sociaux à la lumière de quatre mécanismes principaux:

- L'existence **d'interactions multiples**, mais pas nécessairement d'un grand nombre d'individus

- L'amplification par la **rétroaction positive**.
- La **rétroaction négative** qui très souvent apparaît automatiquement dans ces cinétiques
- Le rôle des **fluctuations** et du **hasard**.

Appuyons-nous sur les mécanismes du recrutement de masse pour présenter cette idée.

Lorsqu'une source de nourriture se trouve à proximité d'un nid: une fourmi éclaireuse ou scout, au terme d'une phase exploratoire, découvre la source. Après s'y être nourrie elle retourne au nid en déposant un signal chimique. Commence alors un processus de recrutement, durant lequel deux types de phénomènes sont en jeu :

- un premier mécanisme où la recruteuse et/ou la piste stimulent les individus inactifs à sortir du nid.
- un deuxième mécanisme, dû à la piste, qui guide les individus recrutés vers le lieu où se trouve la source de nourriture.

Le recrutement alimentaire par piste peut être principalement caractérisé comme un processus dynamique d'autocatalyse⁴. Le nombre de recrutées augmente avec la quantité de phéromone présente sur la piste et donc avec le nombre d'ouvrières à la source, qui renforcent cette piste. On assiste ainsi à la mise en place d'une boucle de **rétroaction positive** (« effet boule de neige »). Les recrutées deviennent à leur tour recruteuses, les deux mécanismes sont petit à petit amplifiés et un trafic important s'établit entre le nid et la source de nourriture. Ce mécanisme détermine la croissance sigmoïdale du nombre de fourmis à la source ainsi que la diminution progressive de la fraction de fourmis perdues sur l'aire de récolte.

Dans l'exemple du recrutement de masse, les fourmis ne communiquent pas directement entre elles mais au travers d'**interactions** indirectes (dépôt et suivi de piste). Les échanges d'informations passent donc par une modification de l'environnement (en l'occurrence les concentrations locales de phéromone).

⁴ L'autocatalyse est un processus chimique qui est amplifié par un de ses propres produits.

Ici l'idée d'autocatalyse se réfère à l'idée que la probabilité pour un individu d'adopter un comportement est fonction du nombre d'individus déjà occupés à réaliser ce comportement (Goss et Deneubourg 1988)

Les fourmis tendent à suivre les pistes de phéromones qu'elles rencontrent, mais il ne s'agit que d'une tendance (Deneubourg et col.1983). À tout moment, la probabilité existe qu'un individu quitte la piste puis se déplace plus ou moins au **hasard**. À cette occasion, l'individu « égaré » peut éventuellement découvrir une source de nourriture beaucoup plus riche que celle qu'exploitent ses congénères. En déposant alors une piste plus intense, cette fourmi va attirer d'autres individus vers cette nouvelle ressource. Dans notre exemple, la **fluctuation** engendrée par la fourmi quittant la piste et découvrant une ressource plus riche est amplifiée par la boucle de rétroaction positive qui se met ensuite en place. Cet exemple est intéressant car il met facilement en évidence les différences entre une « auto-organisation comportementale » et une « auto-organisation biochimique »: les insectes sont capable de moduler l'aspect aléatoire du suivi de piste par exemple via les quantités de phéromones émises.

Enfin, quand la satiété produit son effet ou que la ressource est épuisée, une boucle de **rétroaction négative** se met en place. On parle de rétroaction négative quand un mécanisme se réduit de lui-même. Dans notre cas, si l'on considère que les pistes s'évaporent assez rapidement, une fois que la nourriture sera épuisée, de moins en moins de fourmis auront tendance à suivre la piste qui finira par disparaître.

Le mécanisme essentiel dans l'exemple traité ici, est la rétroaction positive qui permet d'amplifier des variations comportementales individuelles à l'échelle de la colonie. Dans un environnement exempt d'hétérogénéités, les déplacements collectifs pourraient alors s'expliquer par une compétition entre phénomènes d'amplification (Camazine et col. 2001). Néanmoins la diversité des réponses collectives observées n'implique pas nécessairement que les déplacements collectifs reposent uniquement (ou toujours) sur des processus auto-organisés. C'est ce que nous aurons l'occasion de voir au cours des différents chapitres qui vont suivre. Trop souvent, les schémas auto-organisés ignorent une réalité biologique importante qui est la variabilité interindividuelle. Celle-ci peut se manifester par exemple au niveau des seuils de réponses à des hétérogénéités du milieu. En effet, la population étudiée peut comprendre des individus dont les seuils de réponse aux hétérogénéités de l'environnement diffèrent (idiosyncrasie) ce qui peut engendrer une certaine variabilité dans la réponse collective. De plus les modèles de déplacements collectifs qui reposent sur des processus auto-organisés (ex : Czirok et Vicsek 2001, Couzin et col. 2002) à l'inverse des différents modèles de division du travail basés sur l'auto-organisation et les mécanismes de renforcement (Deneubourg et col.1987) négligent les effets de mémoire à long terme et l'expérience individuelle. Or, ces

paramètres peuvent avoir une certaine influence sur les décisions collectives observées. En outre, les interactions entre individus ne sont pas forcément symétriques en d'autres termes l'effet que produit l'individu A sur l'individu B n'est pas forcément équivalent à l'effet que produit l'individu B sur l'individu A, l'exemple typique étant la coordination via les décisions d'un leader.

Enfin les problèmes de déplacements collectifs mettent en particulier en évidence une question qui revient de manière récurrente en biologie : la complexité des unités constituant un groupe et le lien entre les capacités individuelles et celles observées au niveau du groupe.

I.3.2 Un outil : La Modélisation

La modélisation est un outil qui va nous permettre de faire le lien entre les mécanismes comportementaux mesurés et les patterns collectifs observés.

On peut définir un modèle comme étant une représentation d'un système réel utilisant des symboles divers : texte, logos, flèches, couleurs, etc. Cette schématisation résulte de la découverte de ce système avec ses composants et les relations qui les unissent. Ce modèle révèle et accentue, par la nature des symboles utilisés une partie ou certains aspects de la réalité externe. Il est, avec un certain niveau d'élaboration, la représentation d'un concept ou d'une partie d'un concept. Généralement, un raisonnement exclusivement qualitatif ne permet pas de prédire les propriétés du système que l'on observe, notamment lorsqu'il s'agit d'un grand nombre d'individus avec des dynamiques d'interactions complexes. Les équations mathématiques et les simulations informatiques à l'opposé permettent de réaliser des prédictions sur les propriétés du système complexe que nous étudions.

Pour répondre à nos objectifs, nous développerons des modèles qui nous permettront de comprendre le fonctionnement du groupe. Nous utiliserons une approche « bottom-up », en d'autres termes nous formaliserons le modèle à partir de données empiriques. Lorsque les prédictions du modèle ne seront pas en accord avec les résultats obtenus au niveau collectif, ceci signifiera que les comportements individuels responsables du fonctionnement du groupe n'ont pas été clairement identifiés. Il sera alors nécessaire de faire de nouvelles analyses expérimentales pour comprendre comment le groupe fonctionne. Chaque répétition du cycle

Figure I-12 nous permettra d'avoir une meilleure compréhension du système que l'on étudie (dans notre cas les déplacements collectifs).

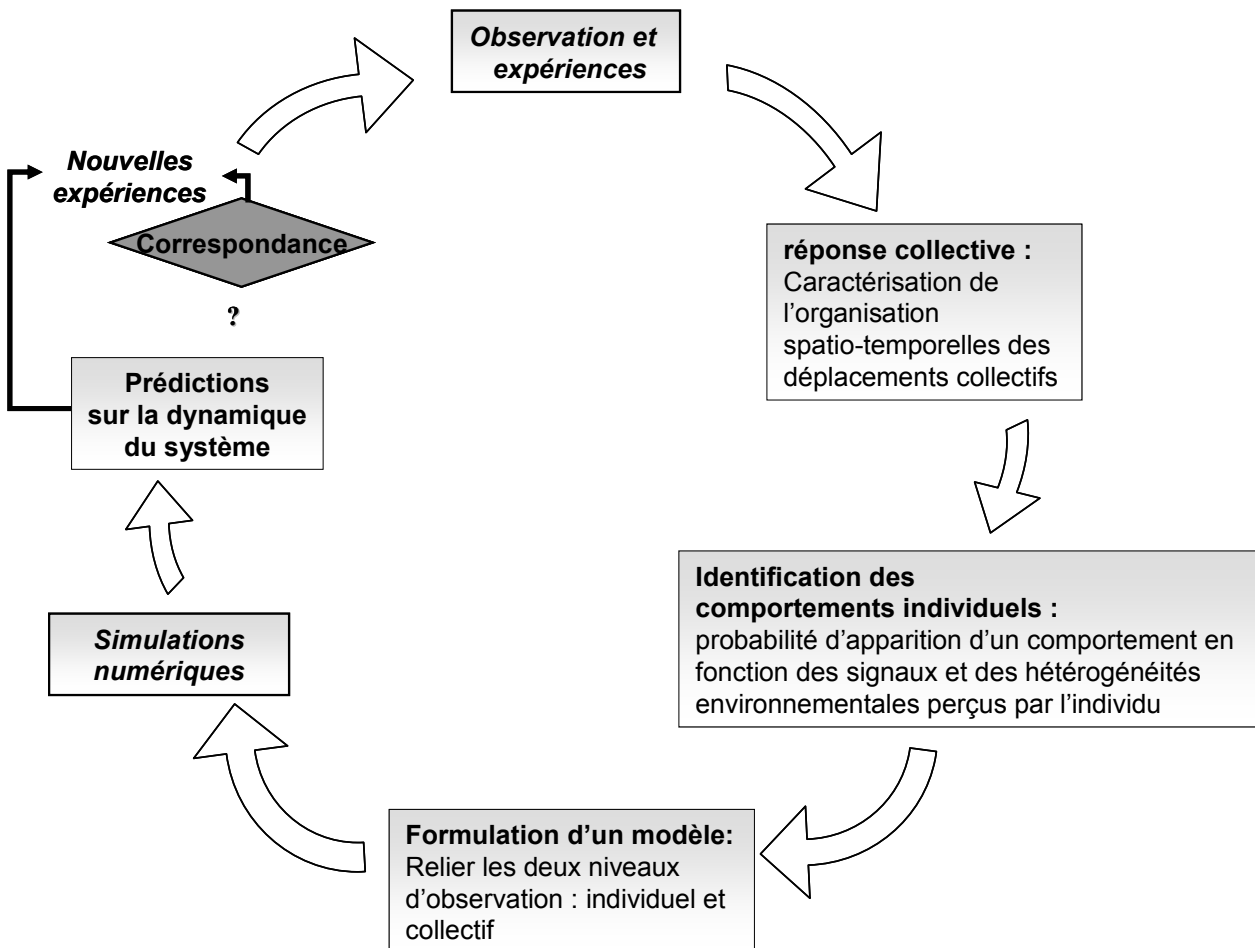


Figure I-12 : Méthode d'étude des déplacements collectifs.

Une approche qui sera abondamment utilisée dans cette thèse consiste à simuler directement un processus plutôt que de résoudre les équations d'évolution probabilistes rendant compte de ces effets. Plus spécifiquement, nous réaliserons des « expériences numériques », connues sous le nom de simulations de Monte Carlo (Gillespie, 1992). La simulation de Monte-Carlo est une technique qui tire son nom de la roulette de Monaco, considérée comme un mécanisme propre à sortir des nombres au hasard. C'est donc une méthode numérique permettant de résoudre de nombreux problèmes par l'utilisation de variables aléatoires. C'est une résolution numérique du problème dans laquelle il est impossible de prédire le résultat d'une expérience, contrairement à ce qui se fait grâce aux équations différentielles. On utilise ce type de simulations afin de confronter les comportements prédits par une théorie avec les

résultats expérimentaux (voir chapitre III.4.5 Modèle p145 pour une description détaillée). Les résultats obtenus par les simulations Monte Carlo contiennent, par construction, des fluctuations liées à la nature stochastique du phénomène étudié. En ce sens on peut dire que cette méthode est proche de la réalité expérimentale.

SECTION 1: Les Hétérogénéités de l'environnement perçues comme des contraintes

Régulation du trafic en fonction de l'encombrement : le bon équilibre entre conflit et coopération.

« Nous devons nous efforcer de réduire les conflits mais non pas à les supprimer. Leur existence même est essentielle à la société ouverte. »

Karl Popper

Avant propos

La plupart des organismes vivants en groupe sont soumis à des phénomènes d'interattraction qui souvent sont à l'origine d'amplifications. Le rapprochement entre individus est en effet le plus souvent bénéfique car il facilite la communication et les échanges qui sont indispensables au maintien de la cohésion du groupe et à l'origine de diverses activités sociales. Ce rapprochement peut toutefois devenir préjudiciable lorsque la densité d'individus à un endroit devient trop importante. A grande densité des effets densité dépendants indésirables peuvent se manifester et se traduire par des dysfonctionnements au sein du groupe affectant plus ou moins sérieusement les individus qui le composent. Ces dysfonctionnements peuvent être évités si des mécanismes de dispersion rentrent en action avant que le ralentissement dans l'activité du groupe n'ait atteint un point critique. De tels phénomènes, qui mettent en jeu des processus d'amplification sont fréquemment observés dans les sociétés animales, y compris dans l'espèce humaine où les forces d'interattraction sont particulièrement puissantes. L'observation des déplacements collectifs de piétons en fournit probablement les meilleurs exemples. Nous nous sommes intéressés aux fourmis qui sont des animaux sociaux par excellence et dont les déplacements s'effectuent bien souvent le long de pistes bien définies.

Le travail que nous avons entrepris dans le cadre de cette thèse de doctorat consiste à étudier l'organisation spatio-temporelle des flux de fourmis se déplaçant sur les pistes et la façon dont cette organisation est modifiée en fonction de l'encombrement qui peut intervenir sur les pistes.

Notre étude repose sur une approche mêlant l'utilisation de méthodes d'éthologie expérimentale et de techniques de modélisation mathématiques et informatiques. Cette approche nous permettra d'identifier les mécanismes de régulation du trafic qui interviennent chez les fourmis en situation de très forte densité d'individus sur les pistes.

Choix des espèces

Nous avons dans un premier temps utilisé l'espèce *Lasius niger* qui est une espèce locale bien étudiée. Cette espèce ne présente pas de polymorphisme et son régime alimentaire est majoritairement constitué de liquide (miellat produit par les pucerons) ingéré au niveau de la

source. Or, chez les fourmis un très grand nombre d'espèces présentent un polymorphisme important. De plus, beaucoup d'espèces sont caractérisées par le transport d'objets (graines, proies, feuilles) le long des pistes (chez *Lasius* la plupart des transports se font à l'intérieur de l'individu). L'organisation spatio-temporelle des flux présente alors une dimension supplémentaire puisqu'on trouve sur les pistes plusieurs catégories d'ouvrières qui diffèrent par leur taille et leur activité ou fonction (transporteuses, non transporteuses). Ces systèmes constituent un modèle de réflexion pour de nombreux systèmes biologiques, humains ou technologiques où des unités de taille ou de vitesse différentes empruntent les mêmes axes mais peuvent ou doivent se dissocier (l'exemple classique est celui des piétons et des véhicules). Le travail de thèse de doctorat que nous avons entrepris a donc été prolongé par l'étude d'une espèce polymorphe. Nous avons choisi de réaliser cette étude sur une espèce de fourmis champignonnistes *Atta colombica*. Ces fourmis découpent des fragments de végétaux qu'elles rapportent à leur nid et qui sont utilisés comme substrat pour élever les champignons dont elles se nourrissent. *Atta colombica* présente un polymorphisme discontinu très prononcé (Wilson et Hölldobler 1990) et a constitué une espèce idéale pour l'étude que nous avons menée.

The background of the slide is a light blue, textured surface. Two black ants are visible: one is positioned above the word 'CHEZ' and the other is below it, both facing towards the right. The text is centered and reads:

REVUE :
LE FOURRAGEMENT
CHEZ
LASIVS NIGER

II FOURRAGEMENT CHEZ *LASIOUS NIGER*

II.1 GENERALITES

Le genre *Lasius* appartient à la sous-famille des Formicinae. *Lasius niger* est une espèce cosmopolite dans les régions paléarctiques. On la rencontre aussi bien en milieux boisés, ouverts ou urbains. Elle niche dans le sol, sous les pierres ou dans les branches mortes (Gaspar, 1971). Les colonies adultes comprennent environ 5000 individus mais ce nombre peut atteindre 10000 lorsqu'elles produisent des sexués (Stradling 1970). La fondation est généralement claustrale et fréquemment pléométrique (association de plusieurs reines). Toutefois la nouvelle colonie devient par la suite monogyne (une seule reine) (au plus tard au printemps suivant), car les reines surnuméraires s'entretuent ou sont éliminées par les ouvrières (Lenoir, 1979, Sommer et Hölldobler 1995).



Figure II-1 : Reine, ouvrière et couvain de *Lasius niger*.

Lasius niger est une fourmi opportuniste, mais se nourrit principalement de miellat produit par des pucerons qui sont exploités (ou même élevés) sur des plantes à l'air libre ou dans les galeries du nid (Pontin, 1958, Flatt et Weisser 2000, Figure II-2). Ces mêmes pucerons peuvent servir de nourriture protéique (Offenberg 2001), mais le plus souvent *L. niger*

consomme divers insectes morts (Pontin, 1961). Les sécrétions des nectaires extrafloraux de certaines plantes (ex : *Vicia faba* Katayama et col. 2003) et les graines à élaïosomes peuvent être également exploitées (Sernander, 1906, Okhara et Higashi 1994).



Figure II-2 : Fourmis prélevant le miellat émis par les pucerons.

Les ouvrières de couleur brune sont monomorphes et mesurent 3-4 mm, les reines atteignant 7 à 9 mm et les mâles ne dépassant pas 4,5 mm de longueur (Gaspar 1971 Figure II-3).



Figure II-3 : Ouvrière de *Lasius niger*.

II.2 DIVISION DU TRAVAIL ET POLYMORPHISME

La division du travail traduit l'existence au sein de la colonie de groupes d'individus spécialisés dans l'exécution d'un sous-ensemble de tâches. Elle peut être associée à différents aspects : l'existence de castes morphologiques, le polyéthisme d'âge et une différence intrinsèque des individus dans la propension à réaliser une tâche, différence intrinsèque qui peut être sans doute d'origine génétique ou acquise par l'expérience (Bonabeau et Theraulaz 1999, Beshers et Fewell 2001).

Chez *Lasius niger*, l'âge apparaît comme le facteur majeur dans l'établissement du polyéthisme (division du travail). Les ouvrières jeunes sont globalement employées à l'intérieur du nid essentiellement pour le soin au couvain et les individus plus âgés sont assignés aux tâches extérieures (récolte, défense et construction) (Lenoir 1979).

Les ouvrières de *Lasius niger* sont monomorphes, mais peuvent présenter une faible variation de taille. En introduisant des cocons prélevés dans un nid adulte à l'intérieur d'une fondation, Lenoir (1979) a obtenu des colonies mixtes comprenant de petites et de grandes ouvrières. Dans ces conditions, il observe que 90% des pourvoyeuses sont des ouvrières de grande taille. La taille des ouvrières est donc un paramètre intervenant dans le polyéthisme.

Cependant, l'expérience individuelle est également déterminante dans la mise en place du polyéthisme. Le devenir des ouvrières semblant dépendre au moins en partie des tâches et expériences sociales vécues pendant les premiers jours de leur existence adulte (Lenoir 1979). Lenoir (1979) a constaté que l'évolution individuelle est très variable : certains individus n'arrivent jamais au stade de pourvoyeuse.

Le polyéthisme dû à l'âge est donc exprimé de manière très variable.

II.3 PARTITION DES TACHES

Jeanne 1986 a défini la partition des tâches ainsi: « Réalisation par les individus d'une tâche subdivisée en sous-tâches demeurant liées entre elles (exemple : transfert de matériel lors du fourrageur) ».

Chez *Lasius niger* le fourrageement ne semble pas subdivisé en sous-tâches. Les pourvoyeuses qui vont à la source s'y alimentent et reviennent ensuite au nid où elles régurgitent la nourriture aux nourrices, à la reine et parfois aux larves (Lenoir 1979). Lorsque le flux est suffisamment important on peut voir l'apparition de trophallaxie sur le chemin menant à la source, mais l'occurrence de ce comportement demeure excessivement faible pour parler d'un transfert actif de la nourriture (3 à 4% observation personnelle) comme nous pouvons l'observer chez les fourmis moissonneuses par exemple (*Messor barbarus* Reyes et Fernández Haeger 1999). Il est toutefois hautement probable que certaines fourrageuses sont plus impliquées dans des activités d'exploration que d'autres ouvrières. De plus, il existe clairement une spécialisation liée à l'exploitation de certaines ressources (protéines versus carbohydrates, Portha et col. 2004) chez *L. niger*.

II.4 STRATEGIE : RECRUTEMENT DE MASSE

II.4.1 Description et caractéristiques

Lasius niger pratique le recrutement de masse (Lenoir 1979, Beckers et col. 1989, Mailleux 2001). La découverte d'une source de nourriture par une ouvrière est suivie d'un recrutement conduisant à la mise en place d'une piste chimique qui stimulera les individus présents dans le nid à quitter celui-ci et les guidera vers la zone de la découverte. Ces individus recrutés récolteront et recruteront à leur tour. Les ouvrières de *Lasius niger* déposent de la phéromone de piste en revenant d'une source de nourriture, mais également lorsqu'elles y retournent, ce comportement de marquage est dit bidirectionnel. Il est important de noter que chez *Lasius niger*, les pourvoyeuses ne pistent que si elles ont trouvé de la nourriture (Beckers et col. 1992a) contrairement à certaines espèces comme *Linepithema humile*, *Monomorium pharaonis* ou *Pheidole pallidula* qui pistent également lors de l'exploration (Goss et col. 1989, Detrain et col. 1991, Fourcassie et Deneubourg 1994).

La phéromone de piste est produite dans une dilatation de l'intestin postérieur, l'ampoule rectale, et son composant principal est la mélléine 6 (3,4 dihydro-8-hydroxy-3,5,7-trimethylisocoumarine) (Bestmann et col. 1992, Kern et col. 1997). Cette phéromone de piste

est déposée de manière discontinue et la durée de vie moyenne d'un dépôt de phéromone individuel a été estimée à ± 40 minutes (Beckers et col. 1992a).

La piste agit comme un signal qui, d'une part stimule les congénères à sortir du nid et, d'autre part guide les fourrageuses jusqu'à la source de nourriture. Ce mode de communication conduit vers la source une population de plus en plus importante. Celle-ci ne grandira pas indéfiniment, elle se stabilisera autour d'une valeur déterminée par le nombre d'individus disponibles dans la colonie, le temps passé à la source, la taille de la source et l'encombrement autour de la source.



Figure II-4 : Trafic sur une piste de *Lasius niger*. Nous pouvons différencier sur cette photographie les fourmis se dirigeant vers la source des fourmis qui reviennent chargées de la source de nourriture. Les fourmis qui sont chargées ont l'abdomen plus distendu.

Beckers et col. (1992a) ont observé une importante variabilité interindividuelle au cours du recrutement. Considérant l'ensemble des fourrageuses participant au recrutement, seule une fraction peut être considérée comme pisteuses. Beckers et col. (1992a) montrent dans leurs expériences que près de la moitié des ouvrières n'effectuent jamais de comportement de dépôt, et qu'un tiers des fourrageuses assurent à elles seules au moins 75% des marques de phéromones. En début de recrutement, cette fraction de pisteuses est plus importante : 10% des scouts ne déposent pas de piste chimique quel que soit le volume de la source offerte (Mailleux et col. 2000). Ce résultat a aussi été observé par d'autres auteurs lors d'expériences du même

type (Beckers et col. 1992a, Portha et col. 2002). Il a également été montré que la probabilité de pister diminue avec le nombre de voyages réalisés par la fourmi (Mailleux et col. 2000).

Le comportement de dépôt entraîne une diminution de la vitesse de déplacement des fourmis (Beckers et col. 1992b). Ces auteurs montrent également que la quantité de phéromone présente sur la piste a un effet direct sur la vitesse de déplacement. Les fourmis vont plus vite lorsqu'elles se déplacent sur un segment imprégné par la piste chimique que sur un segment non marqué.

Beckers et col. (1992a) ont mis également en évidence un effet positionnel de la piste par l'intermédiaire du marquage chimique lors du recrutement. En effet les ouvrières qui se dirigent vers la source de nourriture déposent plus souvent près du nid, et celles qui reviennent au nid présentent plus de comportements de dépôt près de la source de nourriture. Il est cependant nécessaire de réinterpréter ce résultat à la lumière des résultats de Devigne et Detrain (2004) sur le marquage territorial (voir II.5.6 p105).

II.4.2 Modulation du volume de nourriture ingéré

Bonser et col. (1998) ont montré chez *Lasius niger* que le volume de nourriture ingéré augmente avec la richesse de celle-ci et avec la distance source-nid. Mailleux (2001) montre que le volume ingéré est plus grand lorsque la durée de jeûne augmente (de 1 à 4 jours). Josens et Roces (2000) indiquent également que le volume ingéré chez les *Camponotus mus* dépend du niveau de satiété de l'individu, plus celui-ci est affamé plus la quantité de nourriture ingérée est grande. Ils montrent aussi (Josens et col. 1998) que le volume ingéré augmente avec la concentration de la source comme Bonser (1998) l'a observé chez *Lasius niger*, mais qu'il diminue avec la viscosité. Portha et col. (2004) mettent en évidence cependant que le volume ingéré ne varie pas en fonction de la nature de la source (solution protéique ou sucrée), seule la décision d'absorber ou pas le liquide va dépendre de cette dernière. De plus ces auteurs montrent que la présence de couvain au sein de la colonie n'affecte aucunement le volume ingéré par les fourmis.

Le volume ingéré semble donc principalement déterminé par les caractéristiques physiques du liquide et le niveau de satiété de la colonie.



Figure II-5 : Groupe de fourrageuses de *L. niger* se nourrissant d'une gouttelette de sucre.

II.4.3 Sélection d'une source ou d'un chemin

Le recrutement alimentaire par piste chimique peut être principalement caractérisé comme un processus dynamique d'autocatalyse. Le nombre de recrutées augmente avec la quantité de phéromone présente sur la piste et donc avec le nombre d'ouvrières à la source, qui renforcent cette piste. Il est néanmoins évident que la situation où une seule source s'offre à la colonie est fortement caricaturale. Dans une situation naturelle, la colonie peut être confrontée à des choix. Différentes expériences ont montré l'émergence d'un choix collectif lorsque deux sources de nourriture (Pasteels et col. 1987) ou deux chemins menant à une même source (Beckers et col. 1992) étaient simultanément en présence.

Beckers et col. (1992b, 1993) ont montré que lorsqu'une colonie de *Lasius niger* a le choix entre deux chemins de longueur identique menant à deux sources alimentaires (pont en Y) ou a une seule source (pont en losange), la colonie utilise majoritairement un seul de ces deux chemins. La transmission coopérative via la piste chimique est responsable du choix asymétrique. En effet Beckers et col. (1992b, 1993) notent qu'au début du recrutement les fourmis utilisent de manière égale les deux chemins, mais du fait de l'aspect probabiliste du suivi de piste (Deneubourg et col. 1983), un plus grand nombre de fourmis s'engagent sur l'une

des deux pistes qui devient alors plus attractive. Cette piste va donc être mieux suivie et renforcée et la colonie va progressivement concentrer son activité sur ce chemin.

Lorsque les fourmis ont le choix entre deux chemins de longueur identique, le chemin utilisé au premier voyage n'influencera nullement le choix effectué lors du deuxième voyage (Beckers et col. 1992b). Beckers et col. concluent que la mémoire individuelle n'influence pas le choix d'un chemin, du moins dans ces dispositifs, et que la piste chimique joue un rôle essentiel dans l'orientation de l'ouvrière.

Il est fréquemment rapporté que les fourmis « choisissent » une source ou un chemin, le mot choisir est un abus de langage qui peut induire une interprétation erronée des comportements impliqués. Il est en effet important de noter que les choix des colonies ne nécessitent pas une comparaison par les fourrageuses des différentes sources présentes au même moment sur une aire de récolte. Ce système de décision se présente comme un sous-produit inattendu qui émerge de la compétition de deux processus autocatalytiques.

II.5 FACTEURS INFLUENÇANT LA MISE EN PLACE D'UNE PISTE CHIMIQUE

II.5.1 La source de nourriture

II.5.1.1 La quantité d'une source

Lors de la découverte d'une source de nourriture, les exploratrices de *Lasius niger* modulent leur comportement de dépôt de piste en fonction du volume ingéré. La probabilité de déposer une piste croît avec le volume ingéré et pour des volumes importants le dépôt devient systématique. Ce « volume désiré » est un seuil de réponse déclenchant le comportement de dépôt de piste (Mailleux et col. 2000). Si ce seuil est atteint, l'individu rentre au nid en déposant une piste dont l'intensité est indépendante du volume ingéré ; s'il n'est pas atteint l'individu part à la recherche d'une autre source. Cependant si la fourmi ne trouve pas de source supplémentaire elle rentrera au nid sans déposer de piste.

II.5.1.2 La qualité de la source de nourriture (voir I.1.6.1.3 p71)

Beckers et col. (1993) ont présenté à des fourmis de l'espèce *Lasius niger* deux sources d'eau sucrée de concentrations différentes et équidistantes du nid. Lorsqu'une source dont la concentration est de 0,05 M, 0,1 M ou 0,5 M est confrontée avec une source de 1 M, la proportion d'expériences caractérisées par l'exploitation de la source la plus riche est d'autant plus grande que la différence de concentration entre les sources est élevée (Beckers et col. 1993). En fonction de la qualité de la source, les fourmis modulent quantitativement leur comportement de pistage. Ainsi lors de l'introduction simultanée de deux sources, la piste menant à la source la plus concentrée sera davantage renforcée ce qui conduira par amplification à l'exploitation de la source la plus riche. De plus Le Breton et Fourcassié (2004) ont montré que les fourmis se déplacent plus rapidement lorsque la source est de plus grande qualité. Cette différence de vitesse pourrait également influencer les choix collectifs.

Lorsque deux sources de concentration différente sont proposées, la source la moins concentrée étant introduite en premier lieu et la source la plus concentrée ensuite (1 M) après un délai de 40 minutes, la colonie de *Lasius niger* n'est plus capable de rediriger son activité de récolte vers la source la plus concentrée (Beckers et col. 1990) mais reste piégée par la piste préétablie.

Il est important de noter que la sélection et l'exploitation de la source la plus riche ne nécessitent aucune comparaison directe de la part des ouvrières. Le choix résulte de processus d'amplification reposant sur la piste de phéromones dont le dépôt est modulé par la qualité de la source de nourriture.

Ces résultats obtenus en laboratoire ont été confirmés par une étude de terrain réalisée par Devigne (2003). Cet auteur montre en effet que les colonies de *Lasius niger* focalisent leur activité de fourragement sur les colonies de pucerons les plus populeuses.

II.5.1.3 Dispersion spatiale de la nourriture

Mailleux et col. (2003a) montrent que lorsque la source de nourriture découverte se présente sous forme de plusieurs gouttes de faible volume dispersées sur une petite surface, le pourcentage d'individus déposant leur phéromone de piste est moins élevé que lorsque la

source est unique. Dans les deux cas les fourmis ont la possibilité de se nourrir *ad libitum*. La dispersion des sources diminue donc le pourcentage des fourmis engagées dans le processus de recrutement. Mailleux et col. expliquent cette diminution du pourcentage de fourmis par le départ prématuré de certaines fourmis quittant l'aire de fourragement avant d'avoir atteint leur volume désiré (voir II.5.1.1p100).

II.5.1.4 La nature de la source de nourriture

La nature de la source de nourriture selon si elle est sucrée ou protéique influence les comportements individuels et dès lors les décisions collectives (Portha et col. 2004). La fraction de fourmis qui se nourrissent d'eau sucrée est beaucoup plus importante que lorsque celles-ci sont confrontées à une source protéique liquide. Le recrutement est dès lors beaucoup moins intense lorsque la colonie découvre une source de nourriture protéique. Portha et col. (2004) afin d'expliquer ces résultats, émettent l'hypothèse d'un biais dans le régime alimentaire des *Lasius niger* en faveur des sources à base d'hydrates de carbone qui peuvent également être automatiquement des sources de protéines : les colonies de pucerons.

Lorsque les fourmis ont le choix entre deux sources de nature équivalente, elles présentent un choix beaucoup plus marqué lorsqu'elles sont en présence de deux sources sucrées que lorsqu'elles sont en présence de deux sources protéiques (Portha et col. 2002). Ces auteurs rapprochent les réponses collectives observées à la persistance temporelle de ces différentes sources de nourriture. Dans la nature les ressources protéiques sont éphémères et leur distribution imprédictibles (Schoener 1974) et ne nécessitent donc pas de recruter un grand nombre d'individus. A l'inverse, les ressources sucrées qui sont majoritairement représentées par le miellat des pucerons sont des ressources stables.

Le Breton et Fourcassié (2004) ont montré que les scouts ajustent leur pattern de recherche en fonction de la nature de la nourriture préalablement rencontrée. En effet ces auteurs montrent que la recherche sera plus focalisée si la scout a trouvé du sucre lors d'un précédent voyage. A l'opposé, si la scout a trouvé une proie lors de son retour sur l'aire de fourragement le pattern de recherche sera plus étendu et la probabilité que celle-ci revienne sur le site de la découverte sera plus faible. Ces résultats montrent que les stratégies de recherche sont elles aussi corrélées à la persistance temporelle du type de nourriture rencontrée (Traniello 1988).

II.5.2 Caractéristiques du chemin

II.5.2.1 La longueur du chemin (I.1.6.1.2 p69)

Les expériences réalisées par Beckers et col. (1992b), montrent que les colonies de *Lasius niger* sont presque toujours capables de sélectionner le chemin le plus court lorsqu'on leur propose deux chemins de longueur différente reliant le nid à une source de nourriture. Ces résultats suggèrent que les demi-tours couplés à la modulation de pistage contribuent pour une grande part à la sélection du chemin le plus court, le marquage bidirectionnel couplé au temps de parcours ne jouerait qu'un rôle secondaire. Ces conclusions sont cependant dépendantes des conditions. Ainsi Devigne (2003) par une approche expérimentale et théorique montre que les différences dans les temps de trajet sont suffisantes pour expliquer le choix de la source la plus proche quand la différence de distance entre les sources de nourriture est élevée. De plus, quand les distances sont petites et dès lors quand les différences entre les temps de fourragement sont faibles, la sélection de la source la plus proche peut être améliorée par la modulation du comportement de dépôt de piste en fonction de la distance parcourue.

Ces résultats sont à rapprocher des observations de terrain du même auteur. En effet, Devigne (2003) montre que les colonies de pucerons exploitées sont majoritairement les plus proches du nid. Il faut cependant garder à l'esprit que d'autres événements peuvent faciliter cette exploitation des sources les plus proches et en particulier la probabilité de découverte.

II.5.2.2 Le substrat du chemin (I.1.6.1.4 p72)

Toutes choses égales par ailleurs (conditions climatiques, taille de la colonie, flux d'individus sur les pistes), la nature du substrat en modifiant la persistance de la phéromone peut influencer la dynamique de recrutement et les prises de décisions collectives relatives à l'exploitation des ressources. Aussi est-il important de considérer les interactions entre les phéromones et le substrat. Detrain et col. (2001) ont montré que les propriétés du substrat pouvaient affecter la prise de décision collective chez les fourmis de l'espèce *Lasius niger* lors de la sélection d'une branche parmi deux alternatives disponibles de longueur identique pour accéder à une source alimentaire. Cette étude suggère que les propriétés physico-chimiques du

substrat en altérant le taux de disparition de la phéromone (par évaporation, absorption, etc.) induisent le choix récurrent de la branche présentant le papier de faible grammage.

II.5.3 La durée du jeûne

Il est bien connu que la satiété influence le fourragement et le recrutement alimentaire des fourmis. Une étude réalisée par Mailleux (2001) démontre l'importance de l'état de satiété de la colonie comme paramètre régulateur de l'activité de récolte des sociétés de *Lasius niger*. Après une courte période de jeûne (1jour), le nombre de fourmis quittant la colonie et se nourrissant à une source de nourriture augmente légèrement mais demeure relativement peu important. Après une période de jeûne plus longue (>4 jours), les fourmis se déployant à l'extérieur du nid à la recherche de nourriture sont plus nombreuses. De la même manière, le nombre de fourmis exploitant la source de nourriture est plus grand lorsque le jeûne est prolongé. L'étude montre que les recruteuses très affamées se nourrissent rapidement et emportent plus de nourriture. Néanmoins il est important de noter que, ni la fréquence de dépôt de phéromone, ni la proportion de fourmis recruteuses déposant leur phéromone de piste ne varient significativement avec la durée du jeûne. Les recruteuses semblent donc jouer un rôle secondaire dans la régulation de la récolte alimentaire en fonction de la période de jeûne subi : elles véhiculent la solution sucrée jusqu'à la colonie et déclenchent le départ des fourmis du nid en émettant un signal dont l'intensité n'est pas influencée par la durée du jeûne. Les fourmis du nid percevant ce signal participent à la récolte de nourriture. Mailleux note que la propension de ces résidentes à quitter le nid est plus forte lorsqu'elles sont affamées. La mobilisation plus élevée des ouvrières affamées dans le processus de récolte alimentaire repose donc essentiellement sur les fourmis résidentes. Lorsque le jeûne est prolongé, en dehors de tout recrutement, il y a une augmentation du nombre de fourmis près de la sortie ce qui augmente le potentiel d'individus mobilisables pour le recrutement.

La modulation du recrutement par le jeûne est donc entièrement dépendante du comportement des fourmis résidentes et non de celui des recruteuses.

II.5.4 La taille de la colonie

En comparant les comportements alimentaires collectifs de différentes espèces Beckers et col. (1989) ont mis en évidence un lien entre la taille des colonies de fourmi et les stratégies de récolte utilisées. En particulier, les espèces caractérisées par des colonies de petite taille pratiquent le plus souvent un fourragement individuel sans faire appel au recrutement. Cette tendance semble se vérifier au sein d'une même espèce du moins chez *Lasius niger*.

Mailleux et col. (2003b) montrent qu'une augmentation du nombre d'ouvrières dans une colonie induit une amplification de l'activité de récolte. Lorsque la colonie est de très petite taille, la source de nourriture est exploitée par quelques ouvrières s'orientant essentiellement sans l'aide de piste chimique. La taille de la colonie influence le pourcentage de fourmis déposant une phéromone de piste en revenant à la source et influence ainsi la stratégie de récolte mise en place.

II.5.5 La présence de couvain

La présence de couvain au sein de la colonie renforce le recrutement (Portha et col. 2002). En effet, en absence de couvain lorsque la colonie est confrontée à un choix entre deux sources protéiques, elle se répartit de manière égale sur les deux sources, à l'inverse en présence de couvain la colonie exprime un choix marqué pour une des deux sources. Portha et col. (2004) montrent que le nombre de fourmis qui rentrent au nid en pistant est plus grand lorsque la colonie comprend du couvain, mais l'intensité de pistage reste inchangée en fonction de la présence ou de l'absence de couvain. Les choix résulteraient donc en partie du nombre de fourmis qui « décident » de s'alimenter et donc de revenir au nid en pistant.

II.5.6 Le marquage « home range »

Dans le but d'exploiter une zone de l'environnement plus efficacement, beaucoup d'espèces de fourmis marquent chimiquement les environs de leur nid afin de reconnaître la zone comme leur appartenant et de "signaler" leur présence à leurs compétiteurs. Il existe trois

types de marquage, chacun étant défini en fonction de l'endroit où il est exprimé et du degré de défense de la zone marquée (Hölldobler et Wilson, 1990). Le marquage territorial définit une zone comme appartenant spécifiquement à la colonie et qui est activement défendue par celle-ci (ex. *Ecophylla longinoda* : revue Hölldobler, 1979). Le marquage de l'entrée du nid signale les abords du nid comme appartenant à la colonie et aide les ouvrières dans l'étape finale du retour au nid (*Tetramorium* sp. : Cammaerts et Cammaerts, 2001). Enfin, le marquage du domaine vital ("home-range") désigne la zone comme connue par la colonie mais qui n'est pas activement défendue par celle-ci. Néanmoins, il peut induire un comportement de défense vis-à-vis d'individus hétérospécifiques (*Pheidole pallidula* Cammaerts et Cammaerts 1996, *Lasius niger* Devigne 2003).

Chez *Lasius niger*, le dépôt du marquage est passif, constitué d'hydrocarbures cuticulaires (Yamaoka et Akino, 1994 et Devigne et col. 2002) ce qui implique que sa concentration dans une zone de l'environnement sera directement liée à la fréquentation des ouvrières de la colonie et donc au niveau d'activité de la colonie sur cette zone. Les sources situées sur une zone connue ont un double avantage : non seulement les fourrageuses retournent au nid plus rapidement mais elles présentent un comportement de dépôt de piste plus intense sur un terrain connu que sur un terrain inconnu. Sur un dispositif marqué, les temps de découverte de la source de nourriture diminuent alors que la probabilité pour les éclaireuses de recruter des congénères et de continuer à pister augmente (Devigne et col. 2004). Ainsi, la modulation de la transmission de l'information en fonction de la connaissance de l'environnement permettrait aux colonies de privilégier l'exploitation de sources situées dans des zones connues de la colonie et donc potentiellement plus sûres.

Le nombre plus élevé de demi-tours observés avec l'augmentation de la distance entre le nid et la source de nourriture, augmente les temps de voyage et la durée du cycle de fourrageur. Le marquage du domaine vital agit en réduisant l'impact des demi-tours sur les temps de fourrageur. De plus, l'intensité du dépôt de piste près du nid diminue avec l'augmentation de la distance et l'absence du marquage du domaine vital. Néanmoins, les scouts ne modulent pas le signal de recrutement en fonction d'une évaluation directe de la distance puisque, ni leur probabilité d'arrêter le dépôt de piste, ni l'intensité de leur comportement de dépôt de piste ne sont influencées par la distance. Au contraire, la perception du marquage du domaine encourage les fourmis à maintenir leur comportement de dépôt de piste et le gradient de concentration du domaine vital augmentant à l'approche du nid les incite à reprendre leur comportement de pistage (Devigne 2003).

II.6 RÔLE DE L'ENCOMBREMENT

Comme nous l'avons vu au cours de cette revue de travaux, les expériences concernant l'étude du recrutement alimentaire chez *Lasius niger* sont relativement nombreuses. Toutefois le facteur densité de trafic sur les pistes n'a jamais été abordé et a même souvent été minimisé afin d'isoler le rôle de certains paramètres tel que la richesse d'une source, le substrat, la longueur d'un chemin, etc.

Or, chez une fourmi pratiquant le recrutement de masse il paraît incontestable que des phénomènes d'encombrement sont amenés à se produire lors des déplacements collectifs vers une source de nourriture. En effet les colonies de *Lasius niger* sont populeuses et formées de plusieurs milliers d'ouvrières : 5400 en moyenne (Stradling 1970). Nous pouvons donc aisément imaginer que le trafic résultant d'un processus de recrutement puisse parfois devenir très intense. De plus, la densité de fourmis sur la piste peut être amplifiée par la présence d'hétérogénéités physiques qui pourrait contraindre le déplacement au travers de l'environnement (Figure II-6)



Figure II-6 : Phénomène d'encombrement au niveau d'une hétérogénéité lors du fourrageur chez la fourmi *Lasius niger*.

II.7 OBLECTIFS

Nous allons par conséquent au cours des trois chapitres qui vont suivre tenter de déterminer l'influence que peut avoir l'encombrement sur la dynamique et la mise en place du recrutement.

Dans le premier chapitre nous analyserons l'organisation spatiale des déplacements en fonction de l'encombrement lorsque les fourmis ont la possibilité de choisir entre deux chemins de longueur identique. Nous modifierons la largeur des chemins afin de favoriser l'apparition des encombrements et ainsi déterminer leur rôle dans les prises de décisions collectives.

Au cours du deuxième chapitre nous déterminerons les choix collectifs réalisés par les individus lorsque nous associons le facteur largeur au facteur longueur du chemin. En d'autres termes nous tenterons de déterminer quel est le poids réciproque de la longueur du chemin et de l'encombrement sur les décisions collectives réalisées par la colonie de fourmis.

Enfin, lors du troisième chapitre nous nous intéresserons à l'organisation temporelle des flux en réponse à l'encombrement lorsque les fourmis n'ont qu'un chemin à leur disposition. Pour cela nous ferons varier la largeur du chemin de manière à favoriser les encombrements.

ORGANISATION
SPATIALE DU TRAFIC
CHEZ LA FOURMI
LASIUS NIGER

« N'allez pas où le chemin vous mène, allez au contraire là où il n'y a pas de chemin et laissez une piste. »

Ralph Waldo Emerson

III ORGANISATION SPATIALE DU TRAFIC

RÉSUMÉ

Les sociétés d'insectes, comme les sociétés humaines, sont confrontées dans leurs réseaux de transport et de communication à des problèmes de circulation et d'encombrement. Ceux-ci surviennent par exemple chez les espèces de fourmis qui forment des grandes colonies dont l'activité de récolte est organisée à partir d'un réseau de pistes balisées chimiquement. Pour prévenir et limiter la formation d'embouteillages sur ces pistes, les fourmis utilisent des règles comportementales simples grâce auxquelles l'organisation spatiale des flux s'adapte automatiquement aux contraintes du milieu. Ce travail montre que les mécanismes permettant à une colonie de maximiser l'apport de nourriture au nid reposent sur un bon équilibre entre conflit et coopération.

III.1 INTRODUCTION

Le recrutement alimentaire chez les fourmis est un modèle qui permet d'aborder expérimentalement l'influence de la coopération (dans notre cas le dépôt et le suivi de piste) et des conflits résultant des effets d'encombrement sur l'organisation du groupe.

Le recrutement et la formation de pistes comme nous l'avons vu précédemment (chapitre IIp93) pour *Lasius niger* sont influencés à l'instar de bien d'autres espèces, par de nombreux paramètres, tels que la qualité d'une source (*Solenopsis saevissima* Wilson, 1962 ; *Acanthomyops interjectus* Hangartner 1970 ; *Pogonomyrmex occidentalis* Taylor 1978 ; *Tetramorium caespitum* Pasteels et col. 1987 ; *Myrmica sabuleti* de Biseau et col. 1991 ; *Lasius niger* Beckers et col. 1993) la taille de la colonie (*Pheidole pallidula* Detrain et col. 1991, *Lasius niger* Mailleux et col. 2003b), la longueur du chemin (*Linepithema humile* Goss et col. 1989, *Lasius niger* Beckers et col. 1992b), le substrat (*Lasius niger* Detrain et col. 2001), l'abondance des sources de nourriture (*Messor rufitarsis* Hahn et Maschwitz, 1985 ; *Lasius niger* Mailleux et col., 2000), la présence de compétiteurs (*Pogonomyrmex barbarus* Gordon et Kulig 1996), etc. Tous ces paramètres vont conduire la société à prendre des décisions collectives (revue Detrain et col. 1999). Les fourmis vont par exemple être capables de sélectionner le chemin le plus court lorsque plusieurs chemins de longueur différente sont proposés (*Linepithema humile* Goss et col. 1989, *Lasius niger* Beckers et col. 1992, *Formica rufa* Denny et col. 2001 et Devigne 2003) ou la source la plus riche lorsque plusieurs sources de richesse différente sont offertes (ex : *Tetramorium* sp. Pasteels et col, 1987, *Myrmica sabuleti* de Biseau et col. 1991, *Lasius niger* Beckers et col. 1993). Dans les travaux cités ci-dessus, les prises de décisions collectives ne requièrent aucune comparaison directe entre les valeurs que peuvent prendre les différents paramètres (par ex : comparaison de la qualité de deux sources de nourriture) ni de coordination centrale. L'émergence des décisions collectives repose sur des processus d'amplification qui résultent des interactions entre les individus qui suivent des règles comportementales simples basées sur une information locale et qui modulent leur comportement en fonction des conditions rencontrées (Camazine et col. 2001).

Il demeure cependant un facteur relativement peu étudié qui pourrait influencer les décisions collectives et l'organisation du recrutement à savoir : l'encombrement lié au nombre d'individus occupés à fourrager. La majorité des travaux sur l'approvisionnement alimentaire et en particulier le recrutement de masse, à quelques exceptions près (encombrement à la source :

Wilson 1962, Verhaeghe et Deneubourg 1983, Halley et Elgar 2001, Mailleux et col. 2003a, encombrement sur les pistes : Couzin et Franks 2003, Burd et Aranwela 2003), n'ont pas pris en compte les différents phénomènes d'encombrement qui pourraient se manifester lors des déplacements sur les pistes. Ils ont par conséquent ignoré le rôle des interactions conflictuelles induites par le trafic et l'exploitation des ressources. La majorité des expériences étaient d'ailleurs conçues afin que ces phénomènes ne se manifestent pas et n'influencent pas la dynamique du recrutement et les choix collectifs. En effet, en régulant par exemple le nombre d'individus, les auteurs ont pu isoler le rôle des rétroactions positives telles que la piste chimique sur le recrutement (Camazine et col. 2001).

La plupart des travaux qui se sont intéressés au problème d'encombrement, que ce soit en biologie (occupation de l'habitat en relation avec la densité d'individus) ou dans les sciences humaines (étude des embouteillages autoroutiers, des mouvements de panique chez l'homme), ont privilégié l'étude de situations où l'organisation de la population résultait de rapports de compétition et de conflits interindividuels. Parmi les nombreux exemples, nous pouvons citer le trafic automobile, (Lightill et Whitham 1955, Richards 1956, Prigogine et Herman 1971, Wright et col. 1995a et b, Wright et Roberg 1998, Helbing et Huberman 1998), le transit de données sur Internet (Crowcroft et col. 1998, Huberman et Adamic 1999) et bien évidemment le partage des ressources dans les groupes animaux (Krebs et Davies 1993, Giraldeau et Caraco 2000, Stephens et Stevens 2001). Si nous prenons l'exemple du trafic automobile qui présente de nombreuses analogies avec le problème que nous abordons dans ce travail, la plupart des auteurs limitent les décisions prises par les individus à accélérer, freiner ou doubler un autre véhicule et ne prennent pas en compte d'éventuelles interactions coopératives (par exemple l'ajustement des vitesses entre véhicules allant dans la même direction) (Helbing et Huberman 1998). Celles-ci peuvent pourtant jouer un rôle essentiel dans l'organisation du trafic en situation d'encombrement.

Si dans un certain nombre de problèmes, ces interactions coopératives sont inexistantes ou peuvent être négligées, dans la majorité des sociétés animales, ces interactions sont souvent associées à des communications ou à des perceptions d'indices conduisant à des amplifications. En particulier dans les sociétés d'insectes, ces comportements coopératifs interviennent de manière essentielle dans l'organisation de la population. En effet par l'intermédiaire d'interactions coopératives, les sociétés d'insectes sont capables de résoudre des problèmes de manière flexible (la colonie s'adapte aux brusques changements de l'environnement) et robuste (la colonie peut continuer à fonctionner lorsque certains individus échouent dans

l'accomplissement de leur tâche). Ces problèmes sont nombreux et de nature variée : recherche de nourriture, construction d'un nid, division du travail et allocation des tâches, etc. (Deneubourg et Goss 1989, Theraulaz et Spitz 1997, Detrain et col. 1999, Camazine et col. 2001). L'approvisionnement alimentaire constitue une des activités essentielles dans une société d'insectes. Il met en jeu des phénomènes de régulation sociale complexes qui se traduisent notamment par un ajustement de l'effort global de récolte aux besoins nutritionnels de la colonie.

Notre étude a pour but de déterminer le rôle des limitations imposées au trafic dans la formation des pistes, l'organisation des déplacements et la modulation de la réponse collective dans un dispositif de choix binaire (pont en losange) qui relie une colonie à une source de nourriture.

III.2 OBJECTIFS ET PLAN DU CHAPITRE

Notre objectif est de vérifier si nous pouvons modifier l'organisation du trafic en modulant un paramètre qui, a priori, favorise les effets d'encombrement : la largeur du pont.

Nous pouvons distinguer trois organisations possibles face à l'encombrement (Figure III-1):

- Répartition asymétrique : la sélection d'une branche et par conséquent une réduction du flux en fonction de la largeur du fait de l'encombrement.
- Répartition symétrique : l'utilisation égale des deux branches et de ce fait des valeurs de flux comparables pour les différentes largeur utilisées.
- L'apparition de « sens unique » c'est-à-dire l'utilisation préférentielle d'une branche pour les fourmis se dirigeant vers la source de nourriture et l'utilisation de l'autre branche pour les fourmis revenant au nid.

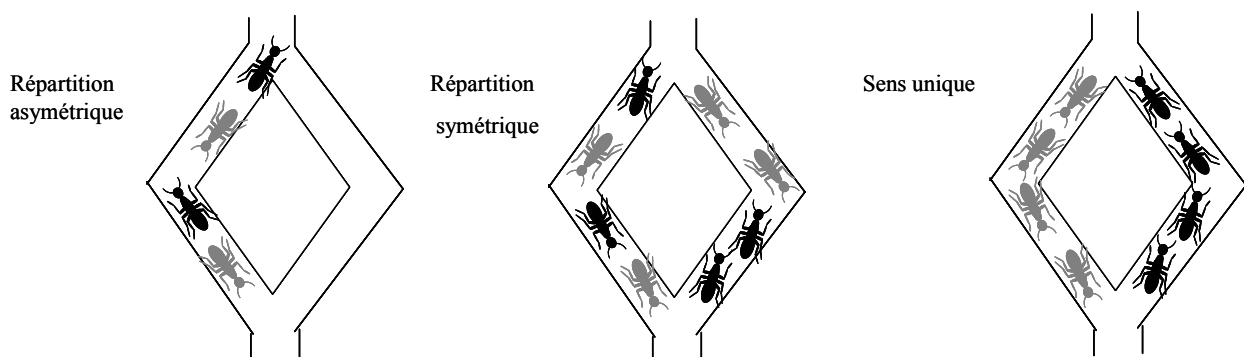


Figure III-1 : Organisation possible face à l'encombrement (les couleurs des fourmis représentent les deux directions de trajet, Noir : aller et Gris : retour).

L'analyse portera en premier lieu sur le niveau collectif :

- Etude de la répartition des flux sur les deux branches en fonction de la largeur du pont.
- Etude de l'influence de la valeur des flux sur l'organisation du trafic.

En second lieu l'analyse se fera au niveau individuel, nous identifierons pour cela les différents comportements individuels impliqués dans cette dynamique collective et nous quantifierons l'influence de la largeur du pont et du flux total sur ces comportements.

Enfin, à partir de la quantification de ces comportements et de la réponse à la piste, nous chercherons à reproduire à l'aide d'un modèle les réponses collectives observées au cours de nos expériences. Ces simulations permettront de déterminer les comportements clefs responsables de l'organisation du trafic.

III.3 MATERIELS ET METHODES

III.3.1 Conditions d'élevage

Nous avons réalisé les expériences sur 5 colonies récoltées sur le campus de la plaine de l'Université Libre de Bruxelles (500 individus en moyenne, sans reine et sans couvain), élevées à température ambiante : 25°C et selon une photophase de 12 heures (7h/19h).

Le nid est composé de trois tubes à essai recouverts de papier transparent rouge donnant sur une aire de fourragement constituée par une boîte de pétri de 100mm de diamètre. Celle-ci est enduite de fluon afin d'éviter la fuite des fourmis. Les dimensions du nid sont réduites au maximum de manière à limiter la taille de l'aire de fourragement et ainsi accélérer le phénomène de recrutement par un effet de confinement.

En dehors des périodes expérimentales les colonies ont accès à des sources de nourriture solide à base d'œuf, d'hydrates de carbone et de vitamines (Bhatkhar & Withcombs 1970) et à de l'eau.

III.3.2 Expériences

Chaque expérience est précédée d'une période de jeûne de quatre jours, l'eau demeurant à disposition. Au début de l'expérience, le nid est connecté par un pont à deux branches à une aire de récolte (6cm²) sur laquelle on dispose 2mL d'eau sucrée (saccharose 1 M) (Figure III-2) dans une cavité creusée dans un bloc de cire. Afin d'éviter les phénomènes d'encombrement à la source, la cavité est en forme d'étoile à 4 branches maximisant ainsi le périmètre et permettant à un grand nombre de fourmis de boire simultanément. L'expérience est entièrement filmée durant une heure. Le temps zéro est déterminé par l'arrivée de la première fourrageuse sur le pont. Nous avons réalisé quatre séries de 12 expériences, chacune des séries se différenciant par le pont utilisé.

Les deux branches du pont forment entre elles un angle de 60° et sont disposées symétriquement par rapport à l'axe du nid. La longueur des ponts reste inchangée (17cm) (Figure III-2), seule la largeur des branches varie selon les expériences : 10mm, 6mm, 3mm et

1.5mm. L'influence des facteurs environnementaux (indices visuels, odeurs, courant d'air, etc.) a été minimisée en isolant le dispositif dans une enceinte blanche ($L \times l \times h : 80 \times 60 \times 60 \text{cm}$) éclairée par une ampoule de 60W.

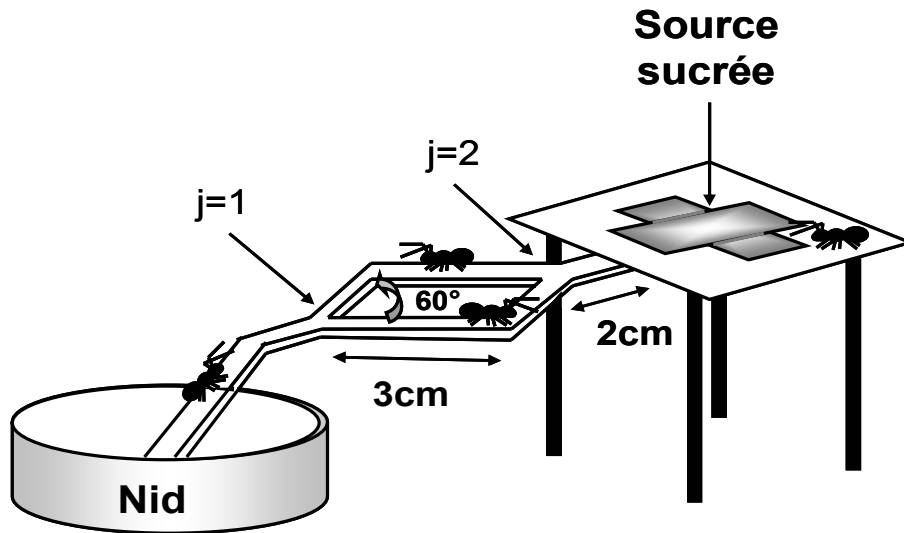


Figure III-2 : Dispositif expérimental, les points de choix sont matérialisés par la lettre j.

III.3.3 Mesures

III.3.3.1 Réponse collective

Nous avons relevé le flux de fourmis parcourant les deux branches du pont dans les deux sens pendant toute la durée de l'expérience (passages/min) :

- aller : du nid à la source
- retour : de la source au nid

Pour étudier si la répartition des flux sur les deux branches du pont est différente de celle donnée par une répartition au hasard, nous avons réalisé un test binomial. Pour tester l'effet de la largeur des branches sur la dynamique du flux, nous avons réalisé une ANOVA à deux facteurs dont un répété (le temps).

III.3.3.2 Comportement individuel

Ces mesures ont été réalisées sur quatre expériences (deux à flux symétriques et deux à flux asymétriques pour les dispositifs 6, 3 et 1.5mm, et quatre à flux symétriques pour le dispositif 10mm : voir résultats), durant les dix premières et les dix dernières minutes de l'expérience. Ceci afin de déterminer si la répartition des flux et le temps modifient l'occurrence des paramètres comportementaux mesurés.

Les relevés effectués lors des dix premières minutes et des dix dernières minutes seront considérés indépendants, c'est-à-dire que l'on négligera l'effet mémoire (Beckers et col. 1992b).

- Nous avons dans un premier temps relevé les paramètres résultant de la sélection d'une branche c'est-à-dire les demi-tours spontanés. Ceux-ci résultent soit de la perception de différences dans l'intensité du marquage chimique des branches (dans le voisinage immédiat du point de choix : zone 1) soit d'un changement de direction par rapport à l'axe du nid (zone 2 et 3) (Beckers et col. 1992b ; Calenbuhr et col. 1992, Calenbuhr et Deneubourg 1992) (Figure III-3)
- Nous avons noté dans un second temps les paramètres liés à l'encombrement qui peuvent s'observer sur les branches (zone 1, 2 et 3 Figure III-3) : contact et demi-tour induit par des contacts.
- Dans un dernier temps nous nous sommes intéressés aux comportements résultant de l'encombrement au niveau des points de choix j (Zone 0) (Figure III-3).

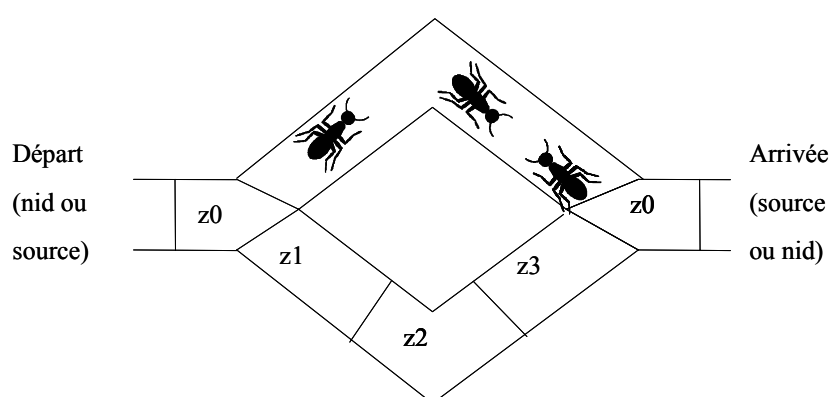


Figure III-3 : Zones d'observations (superficies identiques).

III.3.3.2.1 Comportement résultant de la sélection d'une branche : demi-tours spontanés

Nous avons évalué le nombre de demi-tours spontanés (Figure III-4) pour les différents secteurs de la branche (zone 1, 2 et 3). Nous avons pu ainsi calculer la probabilité de faire demi-tour en fonction du nombre de fourmis engagées sur les branches, ceci pour les quatre largeurs utilisées.

Dans un deuxième temps nous avons estimé la proportion de fourmis regagnant leur point de départ suite à un demi-tour spontané.

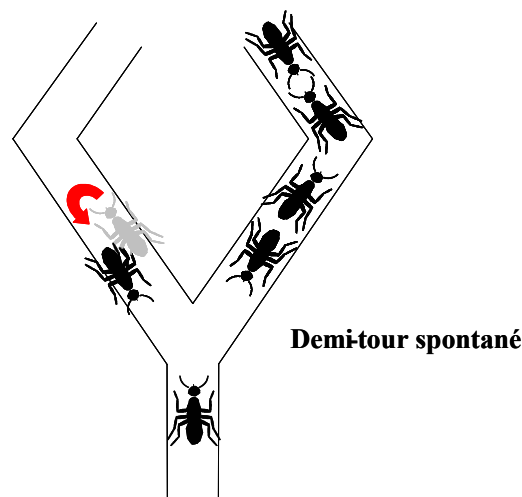


Figure III-4 : Demi-tour spontané, la fourmi grisée correspond à la position initiale de l'individu.

III.3.3.2.2 Comportements résultant de l'encombrement

III.3.3.2.2.1 Probabilité de contact

Nous avons tout d'abord compté le nombre de rencontres avec contact sur la branche et le nombre de fourmis rencontrées mais non contactées (Figure III-5). Ces mesures ont été effectuées au niveau de chaque zone : Z1, Z2 et Z3 lors du trajet jusqu'à la source et lors du retour au nid. A partir de ces valeurs nous avons pu déterminer la probabilité de contact sur les branches selon la largeur considérée.

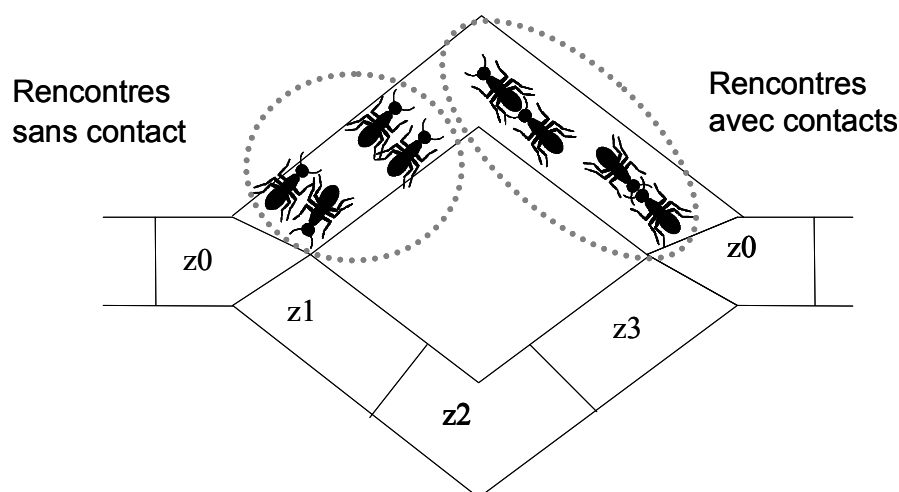


Figure III-5 : Type de rencontres qui ont lieu sur le pont.

III.3.3.2.3 Probabilité d'effectuer un demi-tour induit par un contact

Les demi-tours induits sont le résultat de l'encombrement. C'est le cas d'une fourmi qui fait demi-tour instantanément suite à une rencontre avec contact (Figure III-6).

Lors des observations, nous avons relevé le nombre de demi-tours provoqués par un contact. Ces mesures ont été effectuées au niveau de chaque zone : Z_1 , Z_2 et Z_3 lors du trajet jusqu'à la source et lors du retour au nid.

Connaissant le nombre de contacts, nous avons ainsi pu calculer la probabilité d'effectuer un demi-tour à la suite d'un contact.

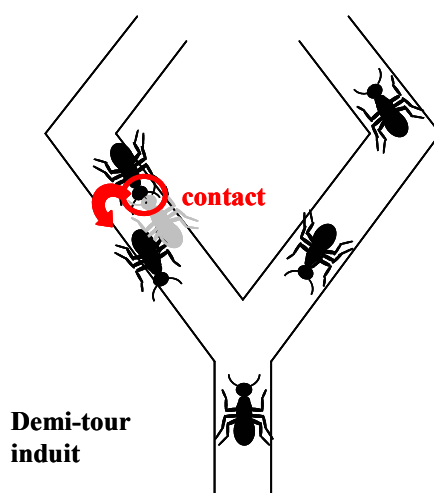


Figure III-6 : Demi-tour induit par un contact, la fourmi grisée correspond à la position initiale de l'individu.

Lors de nos observations, nous avons noté un certain nombre de tentatives de demi-tours. Celles-ci se traduisent par une rotation de la fourmi d'au moins 90° par rapport au sens de parcours mais cependant, à la différence des demi-tours, la fourmi se replace dans l'axe et repart dans la direction initialement choisie.

Nous terminons l'analyse des demi-tours induits par la comparaison des probabilités de retour au point de départ après un demi-tour.

III.3.3.2.4 Probabilité d'être poussée sur une branche

Nous avons comptabilisé les poussées au niveau du point de choix (zone 0). Lors d'une poussée une fourmi venant du nid ou de la source de nourriture et s'apprêtant à s'engager sur une branche, rencontre une de ses congénères venant en sens opposé et est redirigée sur l'autre branche. Ce comportement relève d'un mécanisme comparable à celui des demi-tours induits, en d'autres termes il résulte d'un contact et se solde par un changement de direction (Figure III-7). Dans le but de calculer la probabilité de poussée nous mesurons le nombre de rencontres dans la zone 0.

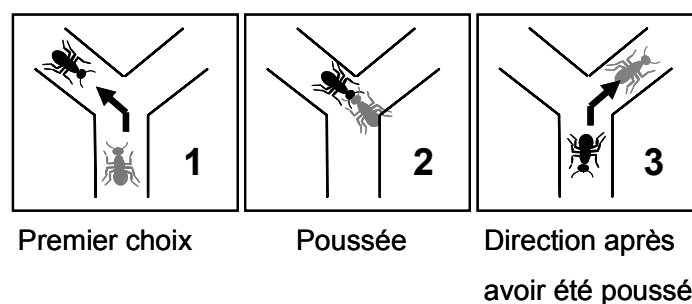


Figure III-7 : une fourmi (grise) est poussée sur une branche après avoir été heurtée par une congénère (noire) à l'entrée de l'autre branche.

III.4 RESULTATS

III.4.1 Quelques exemples

Rappelons que toutes les analyses portent sur les flux aller et retour.

Au cours de ces expériences de choix binaire, nous pouvons distinguer deux types de répartitions des flux.

- Une branche peut être utilisée de manière préférentielle (Figure III-8a)

Au début, chacune des branches est utilisée de manière équivalente. C'est progressivement que le comportement probabiliste des ouvrières détermine la branche qui va être sélectionnée. Il suffit que, par hasard, un peu plus de fourmis s'engagent sur l'une des deux branches pour que celle-ci soit plus marquée par la phéromone et dès lors plus attractive. Ceci aboutit à la sélection d'une branche, en d'autres termes à un trafic asymétrique. Cependant, ce caractère fluctuant peut faire que la sélection d'une branche mette un certain temps à se manifester. Nous estimons que les fourmis sélectionnent un chemin lorsque le flux devient significativement plus élevé sur une des deux branches (test binomial).

- Les deux branches peuvent être utilisées de manière équivalente (Figure III-8b)

Les fourmis se répartissent également sur les deux branches du pont tout au long de l'expérience, il en résulte un trafic symétrique.

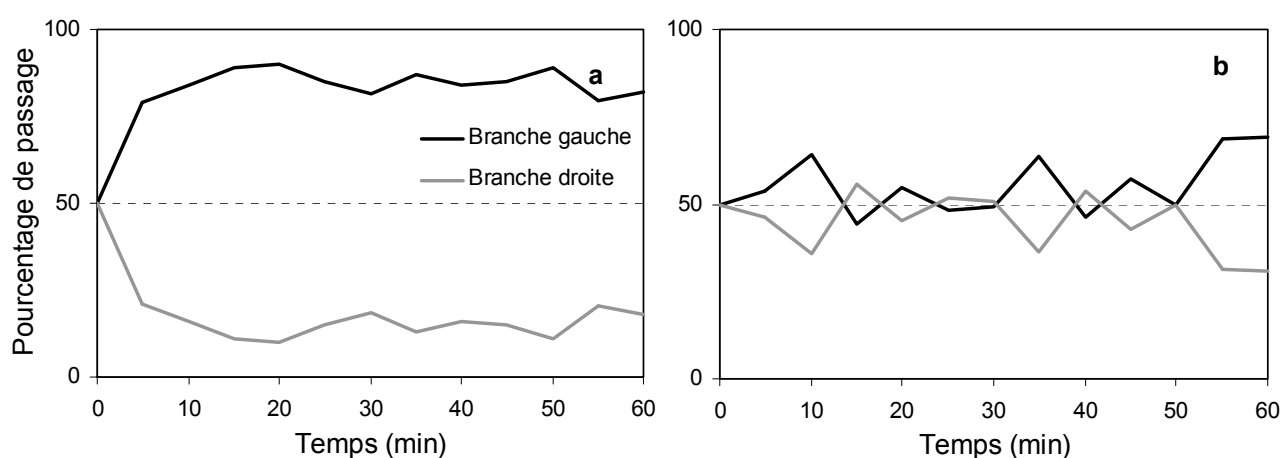


Figure III-8 : Pourcentage de passages des fourmis sur les deux branches en fonction du temps. Illustration par deux exemples correspondant à deux expériences (a) largeur des branches : 10mm et (b) largeur des branches : 3mm.

III.4.2 Dynamique de recrutement

Quel que soit le dispositif considéré, les flux et leurs évolutions temporelles ne sont pas significativement différents (Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) : effet largeur $F_{1,44}=0.083$, $P=0.969$, interaction temps*largeur $F_{36,44}=0.319$, $P=0.943$) (Figure III-9).

En début d'expérience, le flux croît rapidement (effet temps $F_{12,44}=81.06$, $P<0.001$). Après avoir atteint un maximum aux alentours de la dixième minute, il décroît jusqu'à atteindre une valeur stationnaire.

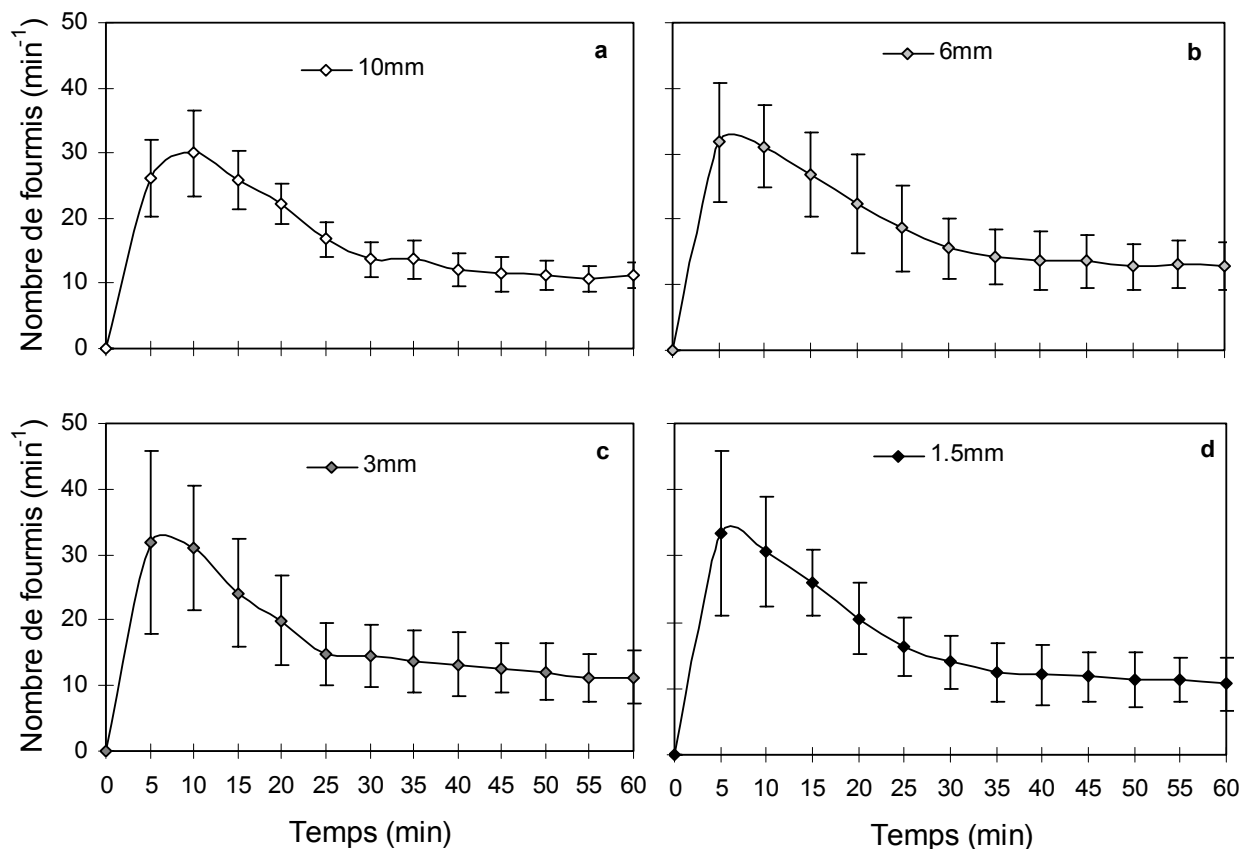


Figure III-9 : Dynamique du recrutement au cours du temps (min). Nombre de passages par minute sur le pont par intervalle de 5 minutes pour les quatre dispositifs utilisés.

Cette évolution du flux est caractéristique des dynamiques de recrutement de masse (Pasteels et col. 1987). En effet, lorsque la première fourrageuse revient au nid, elle dépose une piste chimique qui encourage la sortie de ses congénères. Les ouvrières vont à leur tour renforcer la piste, cette dernière jouant alors le rôle de feed-back positif. Cette amplification est

limitée par différents paramètres tels que le nombre d'individus recrutables disponibles dans le nid et l'encombrement au niveau de la source (Wilson 1962). Cet état stationnaire est atteint lorsque le nombre de fourmis qui quittent la source par unité de temps pour rentrer au nid, est égal au nombre de sorties du nid. Ces rétroactions positives et négatives rendent compte des dynamiques de flux observées.

III.4.3 Réponse collective

III.4.3.1 Organisation du trafic

La proportion de colonies qui choisissent la branche droite est égale à celle qui sélectionnent la branche gauche (Figure III-10a) : ceci confirme l'absence de biais dû au dispositif expérimental.

Lorsque les branches sont larges (10mm), la majorité des fourmis utilisent la même branche, en effet dans 11 expériences sur 12 le trafic se distribue de manière asymétrique.

Si nous considérons les autres largeurs utilisées nous constatons que de nombreuses expériences se soldent par une utilisation égale des deux branches. Les distributions observées pour les largeurs 6, 3 et 1.5mm ne sont pas significativement différentes ($\chi^2 = 1.686$, $ddl=2$, $P=0.430$) et sont respectivement différentes de celle obtenue pour 10mm ($\chi^2 = 12.667$, $ddl=3$, $P=0.005$).

Ceci suggère qu'il existe entre 10mm et 6mm un seuil au-delà duquel nous assistons à une transition d'une distribution asymétrique du trafic à une distribution symétrique.

La Figure III-10b nous permet d'éliminer l'hypothèse du sens unique, en effet nous pouvons voir que les deux branches sont employées de manière identique par le flux aller et le flux retour.

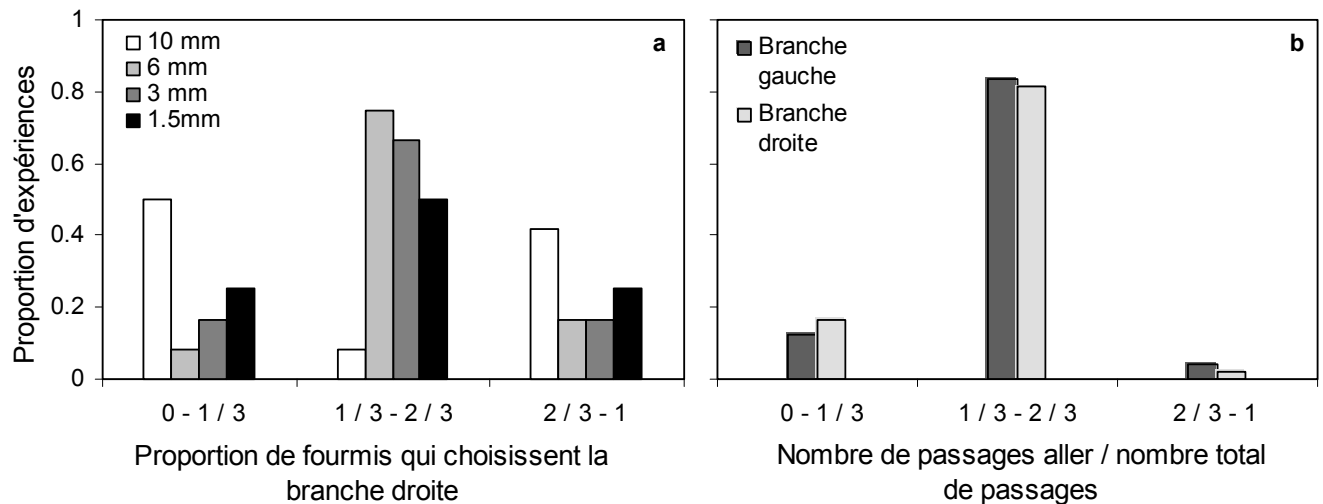


Figure III-10 : (a) Distribution des expériences en fonction de la proportion de fourmis qui choisissent la branche droite en fonction du dispositif utilisé. (b) Distribution des expériences en fonction de la proportion d'aller sur la branche droite et la branche gauche (toutes les expériences ont été rassemblées).

Les résultats obtenus en début d'expérience indiquent qu'il y a déjà une différence entre les réponses obtenues pour les différents dispositifs (Figure III-11a). En effet, la réponse collective pour 10mm est différente de celles observées pour les largeurs de 6, 3 et 1.5mm, ces dernières étant semblables.

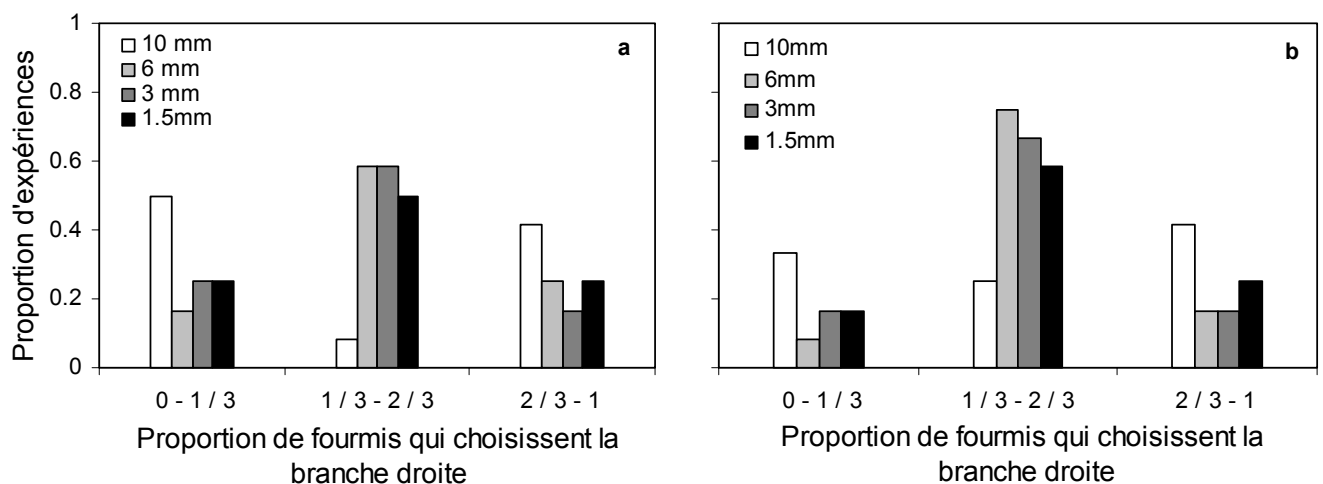


Figure III-11 : Distribution des expériences en fonction de la proportion de fourmis qui choisissent la branche droite en fonction du dispositif utilisé. (a) : dix premières minutes (b) : dix dernières minutes.

Les réponses observées dans les dix dernières minutes sont identiques aux réponses observées durant les dix premières minutes et la totalité de l'expérience. De même, on constate que les résultats obtenus pour une largeur de branche de 10mm sont significativement différents des résultats obtenus pour les autres dispositifs (Figure III-11b).

Nous pouvons donc conclure que les événements qui ont lieu en début d'expérience conditionnent son déroulement. En effet, la répartition des passages sur les deux branches atteint rapidement un état de régime et cette répartition est quasi-constante sur la durée de l'expérience.

III.4.3.2 Influence du flux sur l'organisation du trafic

Lorsque nous comparons, pour des largeurs de pont de 1.5, 3 et 6mm, le nombre total de passages obtenus en fin d'expérience pour des répartitions asymétriques (moyenne $\pm$ écart-type 755 ± 260) et symétriques (1150 ± 610), nous notons que les effectifs obtenus pour les expériences symétriques sont significativement plus élevés (Mann et Whitney $z=2$ $p=0.046$) que ceux obtenus lors des expériences où il y a sélection d'une branche. Cela suggère que lorsque le nombre de passages devient supérieur à une valeur critique le trafic bascule vers la symétrie.

La Figure III-12 nous montre que plus le nombre de passages est important plus le nombre d'expériences qui se soldent par une distribution symétrique du trafic augmente ($\chi^2=4.6$, $ddl=2$, $P=0.04$).

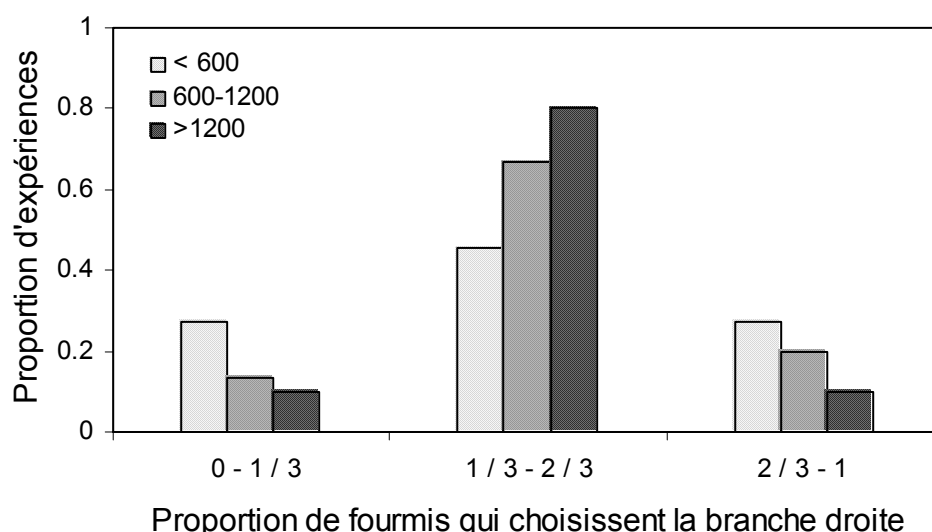


Figure III-12 : Distribution des expériences en fonction de la proportion de fourmis qui choisissent la branche droite en fonction du nombre de passages total obtenus en fin d'expériences (pour les largeurs 6, 3 et 1.5mm).

III.4.3.3 Résumé

- La dynamique du flux est similaire quel que soit le dispositif utilisé et correspond à une dynamique classique de recrutement de masse par piste chimique.
- Répartition asymétrique des flux pour une largeur de branche de 10mm.
- Répartition symétrique des flux pour des largeurs de branches de 6, 3 et 1.5mm.
- La réponse collective est identique lors des dix premières et des dix dernières minutes.
- La répartition du trafic sur les branches varie en fonction de son intensité.

III.4.4 Comportements individuels

III.4.4.1 Probabilité de demi-tour spontané

De nombreux demi-tours spontanés sont observés dans nos expériences. Beckers et col. (1992b) ont montré que ces demi-tours ont surtout lieu sur le chemin non sélectionné par la colonie. Ceux-ci s'expliquent par les mécanismes utilisés par les fourmis pour s'orienter sur les pistes : lorsque les fourmis perçoivent une diminution de la concentration en phéromone, elles font demi-tour (par ex. : Pasteels et col, 1986). Nous allons dans un premier temps nous intéresser aux branches non sélectionnées dans le cas d'une distribution asymétrique du trafic. Dans un deuxième temps nous nous intéresserons aux branches sélectionnées lors d'une distribution asymétrique et à celles utilisées dans le cas d'une distribution symétrique (il n'y a pas de branche non sélectionnée lorsque la distribution du trafic est symétrique).

III.4.4.1.1 Branches non sélectionnées

III.4.4.1.1.1 Demi-tours spontanés et temps

La proportion de fourmis effectuant un demi-tour spontané est identique en début et en fin d'expérience (10mm $\chi^2=0.36$ ddl=1 $P=0.55$, 6mm $\chi^2=0.03$ ddl=1 $P=0.86$, 3mm $\chi^2=0.25$ ddl=1

$P=0.61$, $1.5\text{mm } \chi^2=0.55$ $\text{ddl}=1$ $P=0.46$) Ceci laisse supposer que la proportion de demi-tours relevée reste constante sur la totalité de l'expérience.

III.4.4.1.1.2 Demi-tours spontanés et largeur

La proportion de fourmis effectuant un demi-tour n'est pas fonction de la largeur des branches utilisées ($\chi^2=0.5$ $\text{ddl}=3$ $P=0.91$). On regroupera donc les différents relevés expérimentaux en une seule droite de régression. Nous notons que le nombre de demi-tours spontanés augmente linéairement avec le nombre de fourmis engagées sur la branche ($F_{1,19}=266.09$, $P<0.001$). Nous pouvons donc affirmer que la proportion de fourmis effectuant un demi-tour est constante quel que soit le nombre de fourmis engagées.

La pente de la droite de régression (Figure III-13) nous donne la probabilité pour une fourmi de faire demi-tour spontanément. Nous pouvons donc noter qu'approximativement une fourmi sur deux fait demi-tour lorsqu'elle s'engage sur la branche non sélectionnée, celle-ci s'avère être par conséquent la branche la moins marquée par la phéromone de piste.

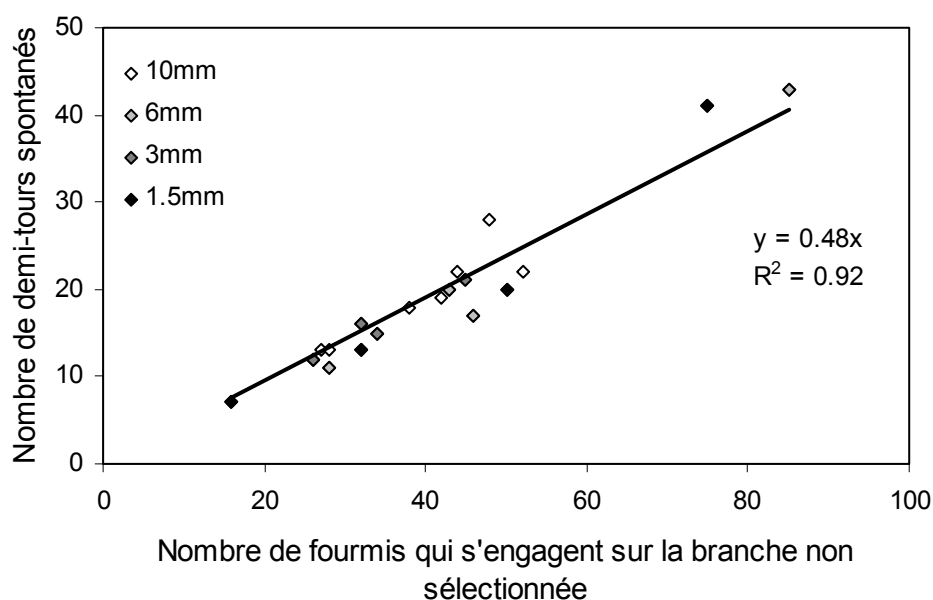


Figure III-13 : Nombre de fourmis qui font un demi-tour spontané en fonction du nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche non sélectionnée.

III.4.4.1.1.3 Demi-tours spontanés et zones

La probabilité de rebrousser chemin diminue significativement avec la distance parcourue (ANOVA : $F_{2,29} = 69.39$, et $P < 0.001$) (Figure III-14). En effet, la majorité des demi-tours a lieu juste après le point de choix (test post-hoc Bonferroni zone 1 vs zone 2 $P < 0.001$, zone 1 vs zone 3 $P < 0.001$, zone 2 vs zone 3 $P = 0.217$). Ce résultat nous indique que ces demi-tours sont principalement dus à une perception de la diminution de concentration en phéromone (Beckers et col. 1992b) car ils se produisent principalement près du point de choix (« demi-tours courts » Beckers et col. 1992b)

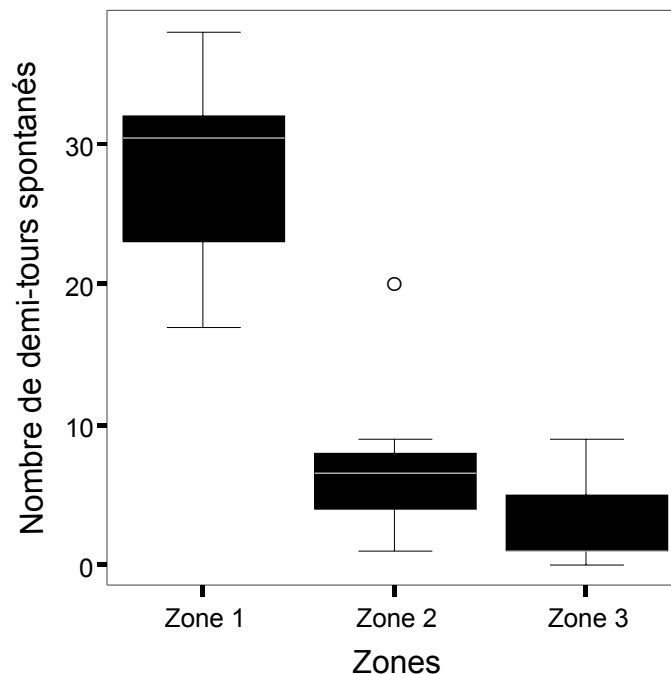


Figure III-14 : Nombre de demi-tours spontanés (noté durant un intervalle de 10min) selon les zones de la branche (N=16 pour chaque zone).

La ligne blanche représente la médiane, les limites de la boîte les premiers quartiles, Les moustaches situées aux extrémités de la boîte indiquent la distance entre le bord de la boîte et les valeurs extrêmes situées à moins d'une longueur et demie de boîte. Les ronds évidés représentent les valeurs éloignées.

III.4.4.1.1.4 Retour au point de départ après un demi-tour spontané

La droite de régression (Figure III-15) nous indique que le nombre de retours au point de départ augmente linéairement avec le nombre de demi-tours spontanés ($F_{1,19} = 255.6$, $P < 0.001$).

Nous pouvons donc affirmer que la proportion de fourmis qui reviennent au point de départ est constante quel que soit le nombre de demi-tours considérés. La pente de cette droite nous donne la probabilité qu'une fourmi revienne au point de départ après un demi-tour. Nous pouvons également en déduire la probabilité que la fourmi prenne l'autre branche après un demi-tour ($=1 -$ la pente). La figure nous indique ainsi que 19% des fourmis reviennent à leur point de départ après un demi-tour et que par conséquent 81% des fourmis reviennent au point de choix et choisissent l'autre branche qui du fait du marquage par la phéromone de piste est plus attractive.

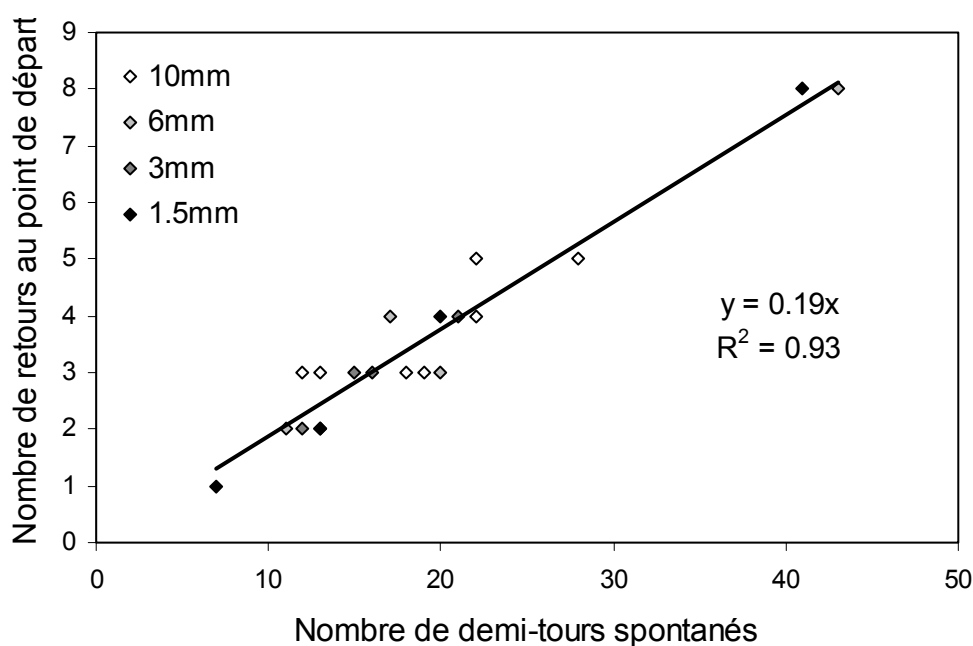


Figure III-15 : Nombre de retours au point de départ en fonction du nombre de demi-tours spontanés.

III.4.4.1.2 Branches sélectionnées

III.4.4.1.2.1 Demi-tours spontanés et temps

La proportion de fourmis effectuant un demi-tour spontané est identique en début et en fin d'expérience (10mm $\chi^2=2.55$ ddl=1 $P=0.11$, 6mm $\chi^2=3.26$ ddl=1 $P=0.07$, 3mm $\chi^2=1.41$ ddl=1 $P=0.23$, 1.5mm $\chi^2=2.17$ ddl=1 $P=0.14$). Ceci laisse supposer que la proportion de demi-tours relevée reste constante sur la totalité de l'expérience.

III.4.4.1.2.2 Demi-tours spontanés et largeur

La proportion de fourmis effectuant un demi-tour spontané n'est pas fonction de la largeur des branches utilisées ($\chi^2=1.66$ ddl=3 $p=0.64$). De plus, nous notons qu'il n'y a pas de différence significative entre la branche sélectionnée lorsque le trafic est asymétrique et les branches utilisées lorsque le trafic est symétrique. On regroupera donc les différents relevés expérimentaux en une seule droite de régression. Nous notons que le nombre de demi-tours spontanés augmente linéairement avec le nombre de fourmis engagées sur la branche ($F_{1,41}=59.13$, $P<0.001$ Figure III-16). La pente de cette droite de régression nous indique la probabilité pour une fourmi de faire demi-tour spontanément. La probabilité pour une fourmi de faire demi-tour sur une branche sélectionnée est relativement faible (0.04) comparée à une branche non sélectionnée (0.48). Cette différence trouve son origine dans la différence de marquage entre les deux branches. Une fourmi progressant sur une branche fortement marquée aura une propension à faire demi-tour relativement faible du fait de la forte concentration en phéromone de piste qui va guider l'individu (osmotropotaxie).

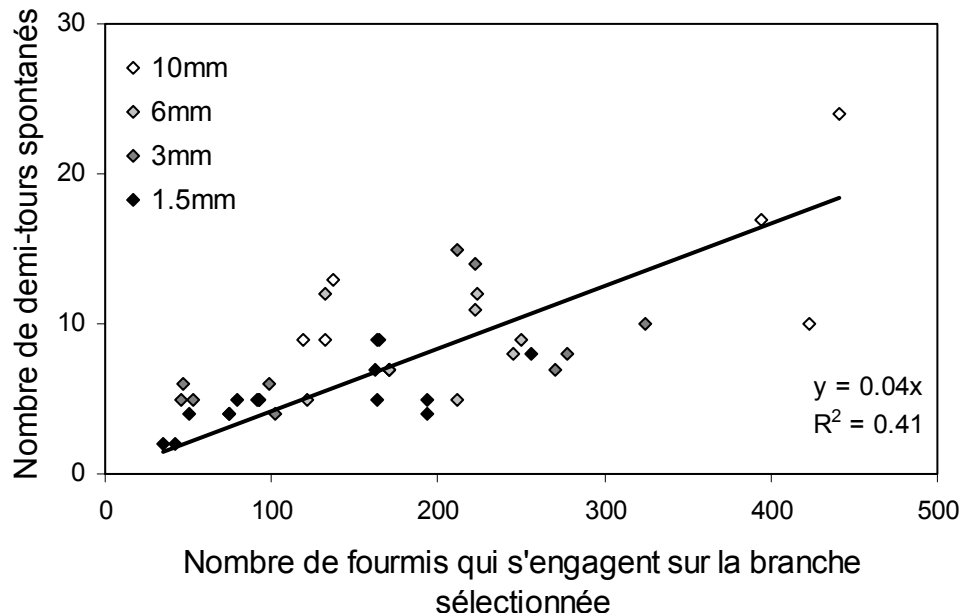


Figure III-16 : Nombre de fourmis qui font un demi-tour spontané en fonction du nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche sélectionnée.

III.4.4.1.2.3 Demi-tours spontanés et zones

La proportion de fourmis qui rebrousse chemin diminue significativement avec la distance parcourue (ANOVA : $F_{2,65} = 24.25$, et $P < 0.001$) (Figure III-17). En effet, la majorité des demi-tours a lieu juste après le point de choix (test post-hoc Bonferroni zone 1 vs zone 2 $P = 0.006$, zone 1 vs zone 3 $P < 0.001$, zone 2 vs zone 3 $P = 0.001$).

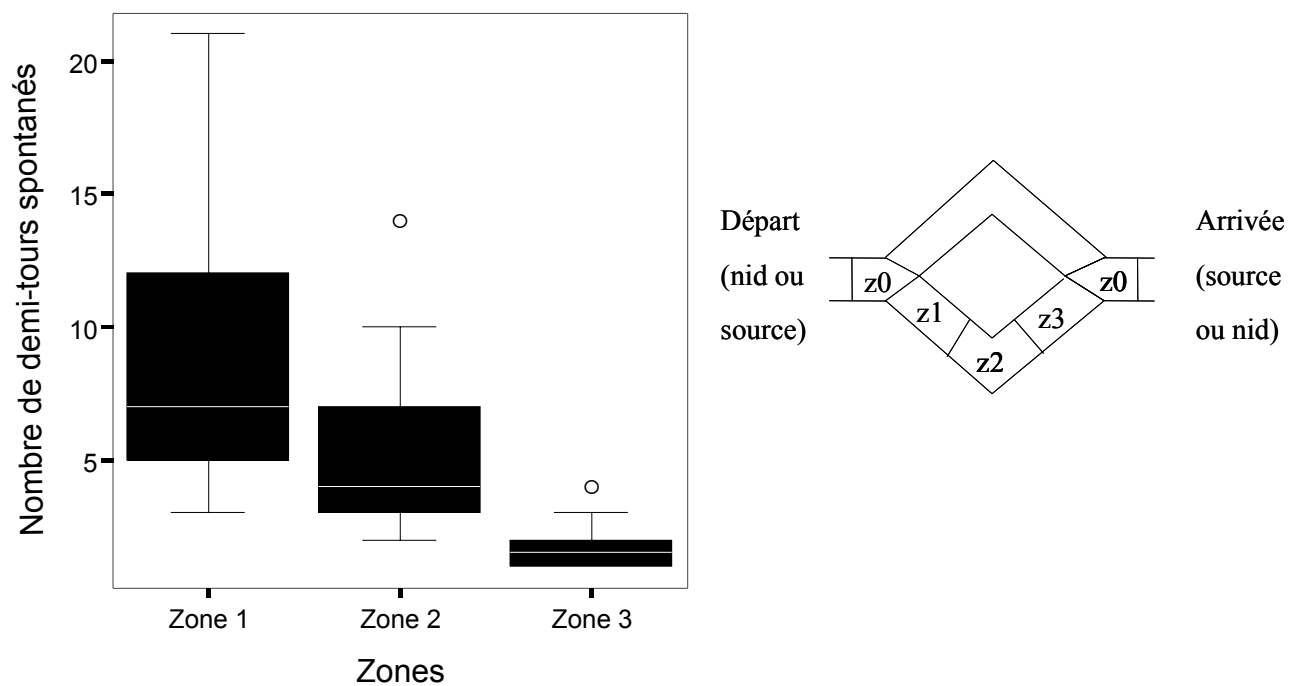


Figure III-17 : Nombre de demi-tours spontanés (noté durant un intervalle de 10min) selon les zones de la branche.

III.4.4.1.2.4 Retour au point de départ après un demi-tour spontané

La droite de régression (Figure III-18) nous indique que le nombre de retours au point départ augmente linéairement avec le nombre de demi-tours spontanés ($F_{1,41} = 1470$, $P < 0.001$). La pente de cette droite nous donne la probabilité qu'une fourmi revienne au point de départ après un demi-tour. La figure nous indique ainsi que 89% des fourmis reviennent à leur point de départ après un demi-tour et que par conséquent seulement 11% des fourmis reviennent au point de choix et choisissent l'autre branche. Ce résultat correspond à l'opposé de celui obtenu pour la branche non sélectionnée. En effet lorsqu'une fourmi fait demi-tour sur la branche

sélectionnée elle ne sera pas attirée par la branche non sélectionnée car celle-ci est moins marquée par la phéromone de piste.

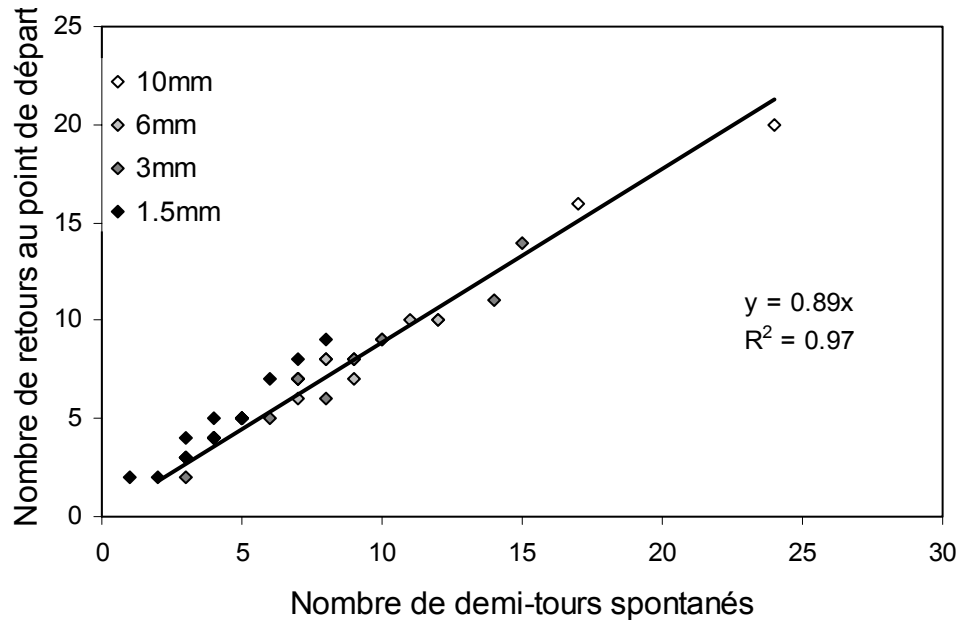


Figure III-18 : Nombre de retours au point de départ en fonction du nombre de demi-tours induits.

III.4.4.1.3 Résumé

- La probabilité de demi-tour spontané n'est pas significativement différente en début et en fin d'expérience.
- La probabilité de demi-tour spontané ne varie pas en fonction de la largeur des branches que ce soit pour des branches sélectionnées ou non sélectionnées.
- La probabilité de demi-tour spontané est significativement plus élevée sur les branches non sélectionnées que sur les branches sélectionnées.
- La probabilité de demi-tour spontané obtenue pour les branches utilisées lors d'une répartition symétrique du flux est identique à celle obtenue pour la branche sélectionnée lors d'une répartition asymétrique des flux.

- La probabilité de demi-tour spontané est significativement plus grande dans la zone 1, près du point de choix, ce qui nous autorise à conclure que ces demi-tours sont dus à la différence dans l'intensité de marquage de la piste.
- La probabilité de retour au point de départ est plus importante sur les branches sélectionnées que sur les branches non sélectionnées.

III.4.4.2 Probabilité de contact

III.4.4.2.1 Contacts et temps

Etant donné que la proportion de fourmis rentrant en contact avec une de ses congénères est identique durant les dix premières et les dix dernières minutes, et ce quelle que soit la répartition du trafic sur le pont (10mm : $\chi^2=1.25$ ddl=1 P=0.26, 6mm : $\chi^2=0.54$ ddl=11 P=0.46, 3mm : $\chi^2=1.01$ ddl=1 P=0.31, 1.5mm : $\chi^2=0.81$ ddl=1 P=0.36), nous regrouperons les données afin de pouvoir comparer les proportions obtenues selon les dispositifs utilisés.

III.4.4.2.2 Contacts et largeur de branche

Le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres pour les 4 largeurs de branches (10mm : $F_{1,8}=738$, $p<0.001$; 6mm : $F_{1,12}=1446$, $P<0.001$; 3mm : $F_{1,12}=2098$, $P<0.001$; 1.5mm : $F_{1,12}=1183$, $P<0.001$), le coefficient directeur de la droite nous donne la probabilité de contact. Nous constatons que la probabilité de contact diminue significativement lorsque l'on augmente la largeur des branches (Figure III-19) (ANCOVA effet largeur : $F_{3,43}=12.451$, $P<0.001$; interaction largeur*rencontre : $F_{3,43}=46.921$, $P<0.001$, effet rencontre : $F_{1,43}=2124.5$, $P<0.001$).

Cela est dû au fait que, lorsque la branche est plus large les fourmis s'évitent plus facilement. En effet, pour les branches de largeur 1.5 et 3mm, les fourmis qui se croisent sont inévitablement face à face. Néanmoins, lors de nos observations, nous avons noté que sur les branches de 1.5mm, un certain nombre de fourmis avaient tendance à cheminer sur les bords extérieur et intérieur de la branche. Ce phénomène pourrait vraisemblablement expliquer que les probabilités obtenues dans les conditions 1.5 et 3mm soient quasiment identiques.

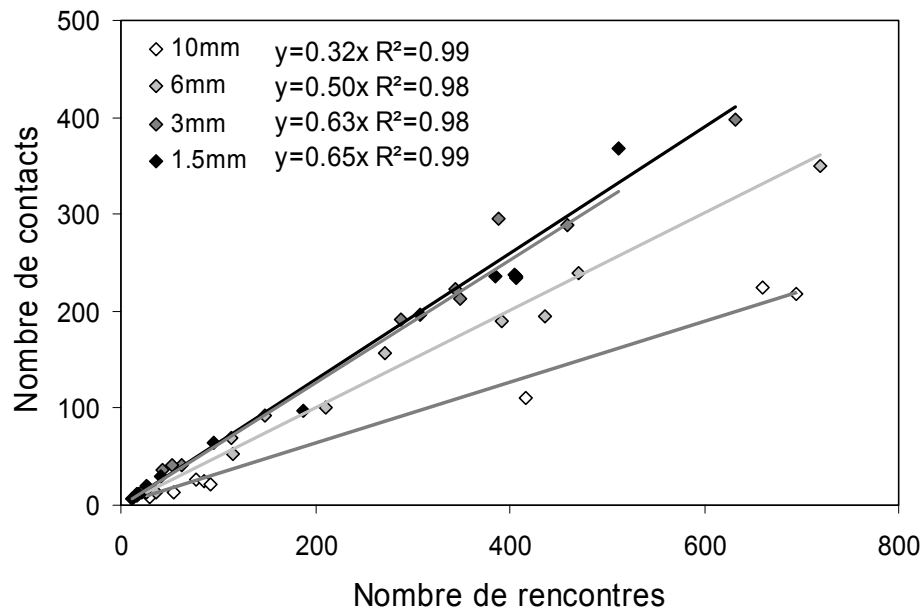


Figure III-19 : Nombre de contacts en fonction du nombre de rencontres pour les quatre largeurs de branche utilisées.

III.4.4.2.3 Contacts et zone

La probabilité de contact diffère significativement selon les zones de la branche (ANOVA à deux facteurs, effet zone : $F_{2,131}=3.74$, $P=0.03$) (Figure III-20a), la géométrie de la zone 2 étant à l'origine de cette différence (Test Post hoc Bonferroni : zone 1 vs zone 2 $P=0.04$, zone 2 vs zone 3 $P=0.04$ et zone 1 vs zone 3 $P=0.99$). Les fourmis se croisant dans cette zone sont orientées différemment les unes par rapport aux autres, ce qui va favoriser les contacts. Ce n'est pas le cas pour les deux autres zones (1 et 3) (Figure III-20b). Celles-ci étant de dimension et de forme identiques, il n'est pas surprenant que les probabilités de contact ne soient pas significativement différentes.

La répartition des contacts sur la branche ne dépend pas du dispositif utilisé (interaction zone*largeur : $F_{6,131}=0.04$, $P=0.99$). En effet, nous retrouvons strictement la même répartition quelles que soient les largeurs de branches considérées (effet largeur : $F_{3,131}=0.473$, $P=0.702$).

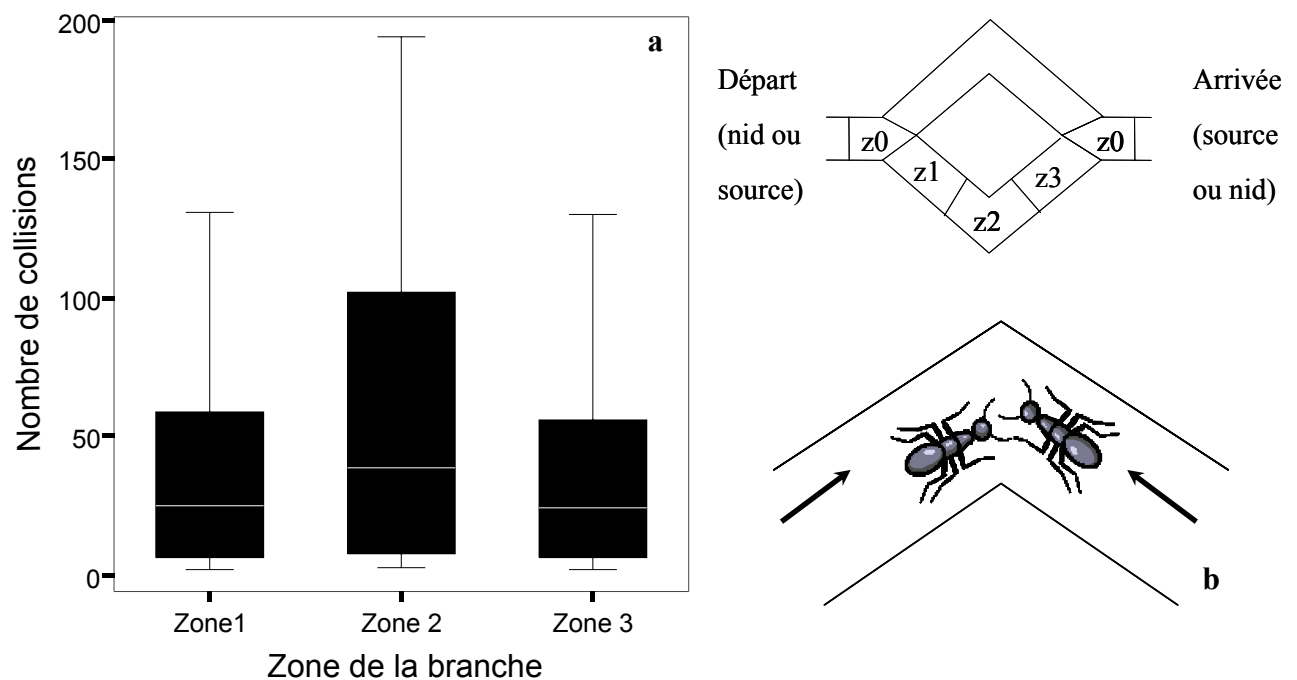


Figure III-20 : (a) nombre de contacts (noté durant une intervalle de 10 minutes) en fonction de la zone considérée (N=16 pour chaque zone) (b) fourmis se rencontrant dans la zone 2.

III.4.4.2.4 Résumé

- La probabilité de contact est constante au cours du temps.
- Le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres.
- La probabilité de contact est fonction de la largeur des branches.
- La probabilité de contact est plus élevée dans la zone 2.

III.4.4.3 Probabilité de demi-tour induit par une contact

Dans nos expériences nous observons un nombre non négligeable de fourmis qui, après être entrées en contact avec une congénère, rebrousse chemin.

III.4.4.3.1 Demi-tours induits et temps

La probabilité de demi-tour par contact est égale au début et à la fin de l'expérience (10mm : $\chi^2=0.94$ ddl=1 P=0.33, 6mm : $\chi^2=2.34$ ddl=1 P=0.13, 3mm : $\chi^2=0.54$ ddl=1 P=0.46, 1.5mm : $\chi^2=1.55$ ddl=1 P=0.21). Ceci suggère que la proportion de demi-tours relevée reste constante sur la totalité de l'expérience

III.4.4.3.2 Demi-tours et direction de trajet

Nous constatons qu'il n'y a aucune différence significative entre la proportion de demi-tours induits à l'aller et au retour sur la totalité de la branche. Ceci indique qu'aucune direction n'est prioritaire sur l'autre. En d'autres termes, lors d'un contact, les fourmis qui se dirigent vers la source ou qui rentrent au nid ont la même probabilité d'effectuer un demi-tour (10mm : $\chi^2=0$ ddl=1 P=1, 6mm : $\chi^2=1.18$ ddl=1 P=0.29, 3mm : $\chi^2=1.62$ ddl=1 P=0.20, 1.5mm : $\chi^2=3.44$ ddl=1 P=0.06)

III.4.4.3.3 Demi-tours induits et largeur de branche

Le nombre de demi-tours induits augmente linéairement avec le nombre de contacts pour les 4 largeurs de branches (10mm : $F_{1,8}=26.2$, $p=0.002$; 6mm : $F_{1,12}=111.3$, $P<0.001$; 3mm : $F_{1,12}=150.34$, $P<0.001$; 1.5mm : $F_{1,12}=100.6$, $p<0.001$), le coefficient directeur de la droite nous donne la probabilité de faire demi-tour suite à un contact.

Nous pouvons noter que la probabilité de demi-tour induit par un contact augmente avec la largeur des branches excepté pour la largeur 10mm pour laquelle les demi-tours deviennent négligeables (ANCOVA, effet largeur : $F_{3,31}=4.5$, $P=0.01$; interaction largeur*contact : $F_{3,31}=58.9$, $P<0.001$; effet contact : $F_{1,31}=344.5$, $P<0.001$) (Figure III-21). Nous pouvons émettre l'hypothèse qu'une largeur suffisamment importante peut permettre aux fourmis de contourner plus aisément leurs congénères. Ceci pourrait expliquer que la proportion de demi-tours sur les branches de largeur 6mm soit plus importante que celle obtenue sur 10mm.

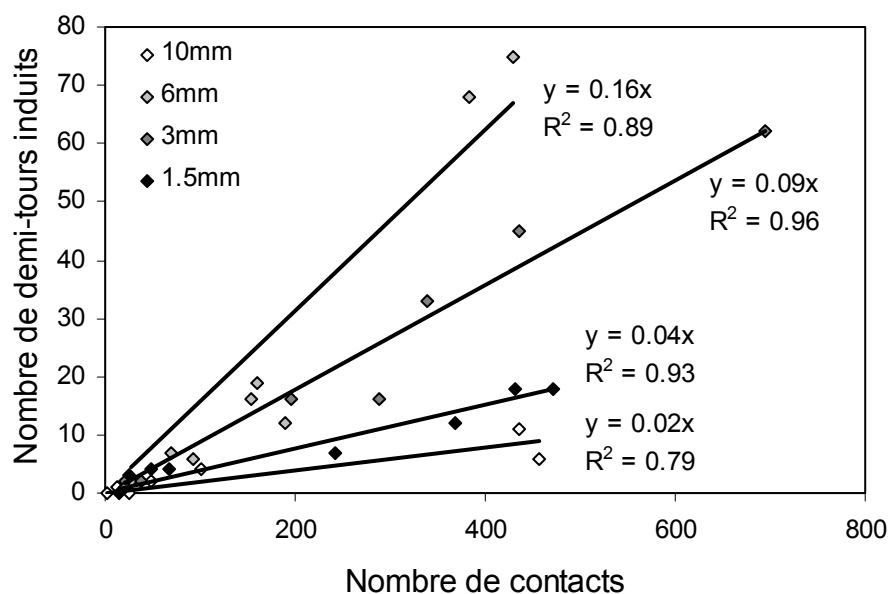


Figure III-21 : Nombre de demi-tours induits par un contact en fonction de nombre de contacts pour les quatre largeurs de branche utilisées.

Lors de nos observations, nous avons remarqué que les branches étroites limitaient la possibilité de faire demi-tour. En effet, nous avons noté de nombreuses tentatives de demi-tour suite à un contact sur les branches de largeurs 1.5 et 3mm. De telles observations n'ont pas été faites sur des branches de 6 et 10mm.

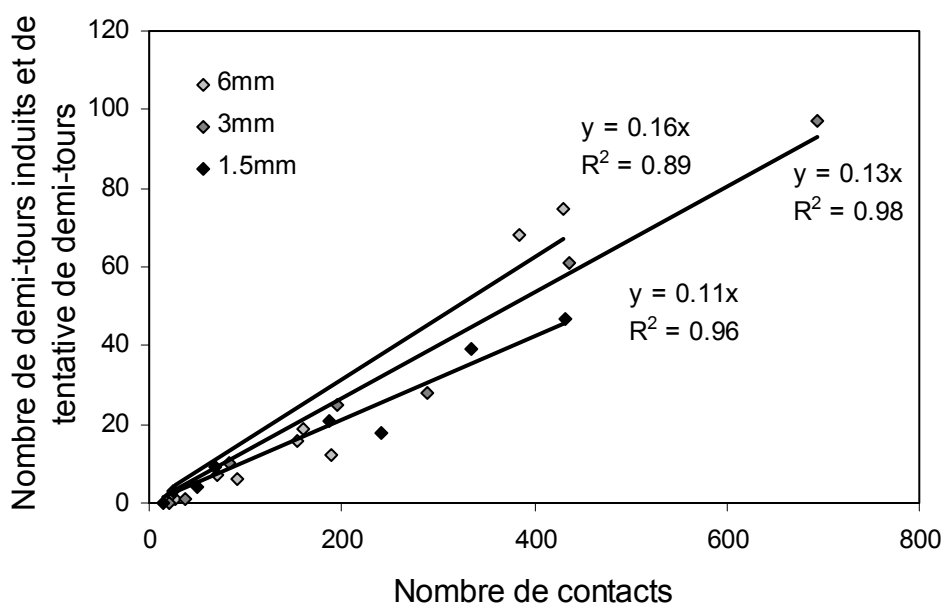


Figure III-22 : Nombre de demi-tours et de tentatives de demi-tour induits par un contact en fonction du nombre de contacts pour les branches de largeur 6, 3 et 1.5mm.

Si nous cumulons les demi-tours et les tentatives de demi-tours nous retrouvons pour des largeurs de 1.5 et 3mm une probabilité de faire demi-tour comparable à celle observée pour une largeur de 6mm (Figure III-22) (ANCOVA, interaction largeur*contact : $F_{2,23}=1.12$, $P=0.347$; effet largeur : $F_{2,23}=0.665$, $P=0.527$; effet contact : $F_{1,23}=240.47$, $P<0.001$). Ceci confirme l'hypothèse énoncée précédemment, selon laquelle des branches trop étroites accentueraient les difficultés à se déplacer et par conséquent limiteraient le nombre de demi-tours.

III.4.4.3.4 Demi-tours induits et zone

Le nombre des demi-tours induits est le plus important dans la première zone (Figure III-23). La probabilité de faire demi-tour diminue lorsque les fourmis progressent sur la branche (ANOVA, effet zone : $F_{2,128}=8$, $P=.001$; zone*largeur : $F_{6,128}=0.921$, $P=0.482$; effet largeur : $F_{3,128}=11.13$, $P<0.001$). Il semble concevable que plus une fourmi est près du but (nid ou source), moins elle aura tendance à rebrousser chemin. Nous constatons qu'il n'y a pas de différence significative entre la proportion de demi-tours dans la zone 1 et la zone 2, ceci pouvant être dû une nouvelle fois à la géométrie de la zone 2 (Test Post hoc Bonferroni : zone 1 vs zone 2 $P=0.85$, zone 2 vs zone 3 $P=0.003$ et zone 1 vs zone 3 $P=0.002$).

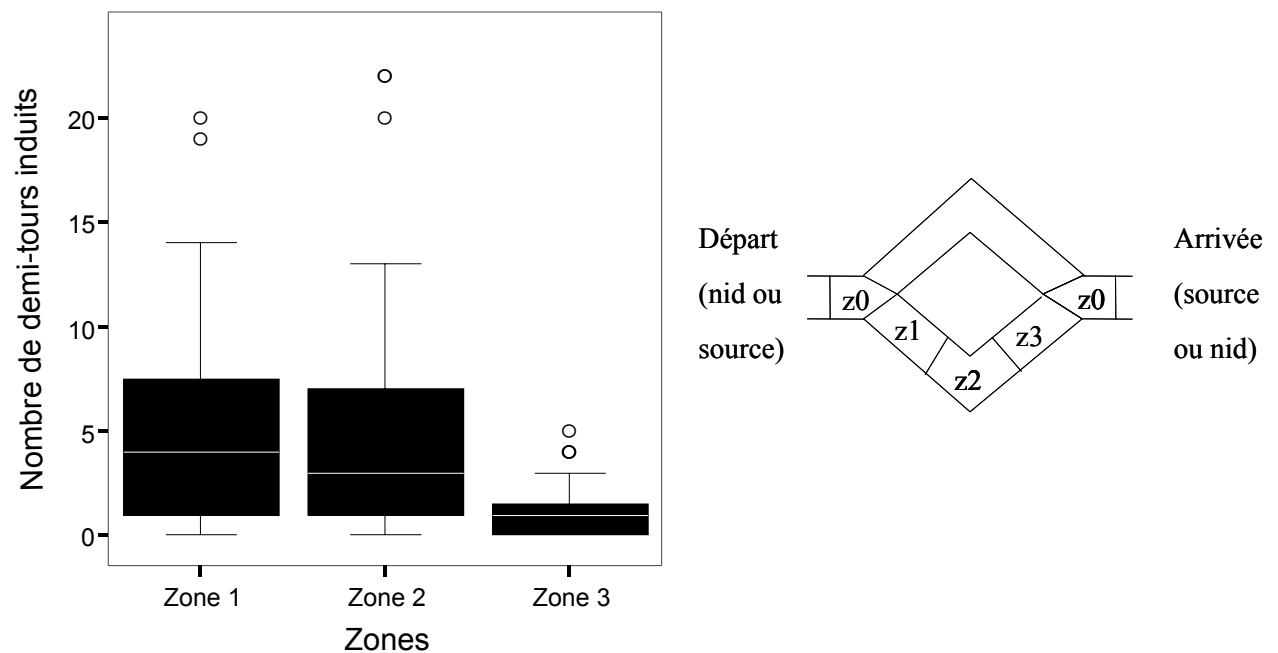


Figure III-23 : Distribution du nombre de demi-tours (noté durant un intervalle de 10 minutes) en fonction de la zone considérée (N=16 pour chaque zone).

III.4.4.3.5 Retour au point de départ après un demi-tour induit

La majorité des fourmis qui font demi-tour à la suite d'un contact reviennent à leur point d'origine (nid ou source). Les pentes des droites de régression de la Figure III-24 nous donne la probabilité pour une fourmi de retourner au point de départ (branche commune vers le nid ou la source) après un demi-tour induit par un contact. Cependant il existe une différence significative entre les pentes (ANCOVA, largeur*demi-tour $F_{3,31}=30.8$ $P<0.001$, effet largeur $F_{3,31}=1.15$, $P=0.350$, effet du nombre de demi-tour $F_{1,31}=1458$ $P<0.001$). La largeur 6mm permet aux fourmis de changer de branche, tandis que les largeurs 3 et 1.5mm limitent la possibilité de rejoindre l'autre branche, manifestement en raison de l'encombrement.

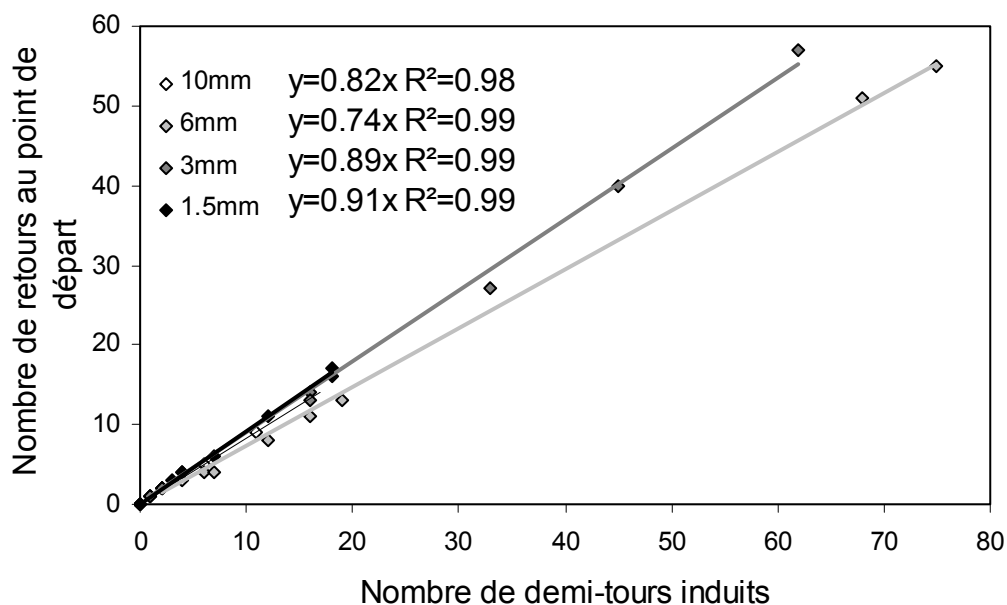


Figure III-24 : Nombre de retours au point de départ en fonction du nombre de demi-tours induits.

III.4.4.3.6 Résumé

- La probabilité de faire demi-tour à la suite d'un contact ne varie pas entre le début et la fin de l'expérience.
- Il n'y a aucune différence de probabilité de demi-tour induit selon la direction de trajet que l'on considère.

- Le nombre de demi-tours induits par un contact augmente linéairement avec le nombre de contacts.
- La probabilité de demi-tour induit augmente avec la largeur des branches excepté pour une largeur de 10mm.
- Si nous considérons les tentatives de demi-tour, la probabilité de demi-tour induit devient équivalente quel que soit le dispositif (1.5, 3 et 6mm).
- La probabilité de demi-tour induit diminue avec la progression des fourmis sur la branche.
- La majorité des fourmis retournent au point de départ après avoir rebroussé chemin.

III.4.4.4 Probabilité d'être poussée suite à un contact

Les poussées sont le phénomène le plus étonnant que nous ayons rencontré lors de nos observations, d'autant plus que leur fréquence d'apparition est importante. Les poussées n'ont été observées que sur des branches de 6, 3 et 1.5mm c'est-à-dire là où l'encombrement est maximal.

III.4.4.4.1 Poussées et temps

La proportion de fourmis qui sont poussées n'est pas significativement différente en début et en fin d'expérience (6mm : $\chi^2=1.52$ ddl=1 $P=0.21$, 3mm : $\chi^2=0.94$ ddl=1 $P=0.5$, 1.5mm : $\chi^2=2.73$ ddl=1 $P=0.1$). Ceci laisse à penser que la proportion de poussées relevée reste constante sur la totalité de l'expérience

III.4.4.4.2 Poussées et largeur de branche

Le nombre de poussées augmente linéairement avec le nombre de croisements pour les trois largeurs de branches utilisées (6mm : $F_{1,8}=187.5$, $P<0.001$; 3mm : $F_{1,7}=62.9$, $P<0.001$;

1.5mm : $F_{1,10} = 120.3$, $P < 0.001$). La comparaison des trois droites de régression (ANCOVA, effet largeur : $F_{2,28} = 0.145$, $P = 0.866$; effet croisement : $F_{1,28} = 274.9$, $P < 0.001$; et largeur*croisement : $F_{2,28} = 2.825$, $P = 0.08$) nous montre qu'il n'y a pas d'effet largeur et que les pentes ne sont pas significativement différentes. Nous représenterons par conséquent une seule droite de régression (Figure III-25).

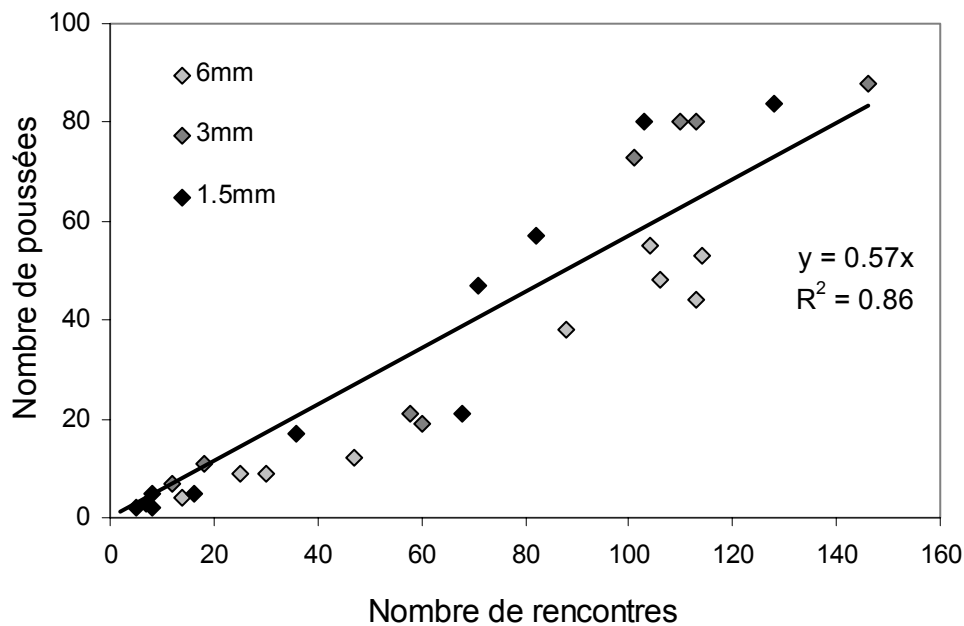


Figure III-25 : Nombre de poussées en fonction du nombre de rencontres. La droite de régression correspond à l'ensemble des points.

III.4.4.4.3 Résumé

- Le nombre de poussées augmente linéairement avec le nombre de rencontres.
- La probabilité d'être poussée ne varie pas entre le début et la fin de l'expérience.
- La probabilité d'être poussée est identique pour des branches étroites 6, 3 et 1.5mm.

III.4.5 Modèle

Nous avons utilisé et modifié un modèle de suivi de piste pour tester le rôle des différents comportements individuels dans l'émergence de la réponse collective (Beckers et col. 1992b). Le modèle avait été développé pour un dispositif similaire (pont en losange) à celui que nous avons utilisé.

III.4.5.1 Rappel du modèle de base

Les modèles les plus couramment utilisés se rapportent à l'évolution dans le temps des concentrations de phéromones C_{ij} sur les pistes i ($i=1,2$) menant à la source à partir des points de choix j ($j=1,2$ Figure III-2). Celles-ci sont à leur tour liées au trafic des fourmis sur les pistes. D'une manière générale, nous pouvons dire que cette évolution mettra en jeu un terme d'apport et un terme de disparition.

III.4.5.1.1 Terme d'apport

Le terme d'apport rend compte de l'attractivité relative d'une piste par rapport à l'autre, cette attractivité s'écrit sous la forme (Deneubourg et Goss 1989) :

$$F_{ij} = \frac{(k + C_{ij})^n}{(k + C_{ij})^n + (k + C_{i'j})^n} = 1 - F_{i'j} \quad \text{avec} \quad i' = 3 - i \quad (1)$$

k est une concentration limite au-dessus de laquelle la phéromone déposée devient effective. Ce paramètre correspond à l'attractivité intrinsèque pour une branche.

n est un paramètre de coopérativité qui mesure la sensibilité du processus de choix d'une piste particulière à la concentration de phéromone C_{ij} . (plus n est grand plus la fonction (1) s'approche d'une fonction « tout ou rien »)

La fonction (1) qui est une forme de stimulus-réponse a été quantifiée pour *Lasius niger* (Beckers et col. 1992a, 1992b, 1993) : $k=6$ et $n=2$

Le terme d'apport est par ailleurs proportionnel au flux de fourmis s'engageant sur les branches après le point de choix j : ϕ_j (ϕ_1 désigne le flux aller et ϕ_2 le flux retour) et à la quantité de phéromone déposée q_i ($q_1=q_2$) sur les pistes.

$$\text{➤ Il s'écrit donc : } q\phi_j F_{ij} + q\phi_{j'} F_{ij'} \quad \text{avec} \quad j' = 3 - j \text{ et } i' = 3 - i$$

On s'attend à ce qu'il soit décrit par une fonction qui croît avec les valeurs de C_{ij} mais sature à une valeur plateau lorsque C_{ij} atteint une valeur limite.

III.4.5.1.2 Terme de perte

Le terme de perte correspond à la disparition de la phéromone sur la piste i due notamment, à l'évaporation.

Il sera décrit ici par un terme linéaire : νC_{ij}

où ν est l'inverse du temps moyen pendant lequel la phéromone est accessible aux fourmis ($\nu = \text{inverse de la demi-vie de la phéromone} \times \ln 2$).

III.4.5.1.3 Bilan

En résumé, les évolutions dans le temps des concentrations de phéromones C_{ij} sur les pistes i menant à la source à partir des points de choix j s'écrivent sous la forme :

$$dC_{ij} / dt = q\phi_j(t)F_{ij}(t) + q\phi_{j'}(t)F_{ij'}(t - \tau) - \nu C_{ij}(t) \quad \text{avec} \quad j' = 3 - j \text{ et } i' = 3 - i$$

où τ est le temps moyen nécessaire pour aller d'un point de choix à un autre (temps de parcours sur la branche)

Nous voyons que le modèle tient compte de trois types de feedbacks :

- Un feedback non linéaire positif de la piste i sur elle-même.
- Un feedback linéaire négatif de la piste i sur elle-même due à la disparition de la phéromone.
- Un feedback non linéaire négatif de la piste i' sur la piste i associé à la compétition.

III.4.5.2 Simulations

Comme nous l'avons souligné dans la partie modélisation (I.3.2 p81) la méthode de Monte Carlo consiste à simuler directement un processus, et non pas à résoudre les équations d'évolution probabiliste des variables sous-jacentes (Gillespie, 1992) dans notre cas les équations d'évolution des concentrations C_{ij} . Elle peut être perçue comme complémentaire à l'analyse en valeurs moyennes (résolutions analytiques) puisqu'elle tient compte des fluctuations et des effets probabilistes. Cette approche est fondamentale si l'on s'intéresse à la fréquence de sélection de l'une ou l'autre solution, information que le modèle déterministe est incapable de nous fournir. Pour le problème qui nous concerne, l'algorithme peut se décomposer selon les étapes suivantes :

- Condition initiale : la concentration de phéromone et le nombre de fourmis sont égaux à zéro.
- Processus de décision : deux processus de décisions sont impliqués : l'arrivée au point de choix et le choix de l'une des pistes.
 - Le premier processus est simulé par une probabilité donnée par la valeur normalisée du paramètre ϕ_j qui correspond au flux de fourmis par seconde, dans notre expérience $\phi_j = 0.5$. Nous avons utilisé des flux égaux et constants de sortie et de retour (NB).
 - Le second processus de décision est quant à lui simulé par la fonction de choix (1). Une fourmi arrivant par exemple du nid, se présente au premier point de choix $j=1$. A cet endroit, elle a une probabilité F_{ij} de choisir la branche i . Ces probabilités sont fonction de la concentration de phéromone sur chaque branche C_{ij} . A l'instant

initial, c'est-à-dire en l'absence de marquage par la phéromone de piste, la probabilité de choisir la branche i est égale à la probabilité de choisir la branche i' mais dès qu'un chemin a été marqué, le choix de celui-ci est favorisé.

NB : Il est important de signaler qu'en réalité le flux est une fonction de la quantité de phéromone et du nombre de recruteuses à l'intérieur du nid. Ces deux variables étant fortement corrélées, ϕ peut prendre la forme d'une équation empirique dépendant uniquement de la concentration de phéromone sur la piste (Beckers et col. 1992b). L'augmentation de cette concentration au temps t est alors proportionnelle au flux de fourmis. Les délais entre le départ de la source de nourriture, l'augmentation de la concentration de la piste aux abords du nid et dès lors des sorties vers la source sont à l'origine de phénomènes périodiques. On observe dans ces cas-là de faibles oscillations (Verhaeghe et Deneubourg, 1983). Cependant au niveau des choix, la prise en compte de l'évolution temporelle du flux de sortie ne modifie guère les résultats. De plus, dans notre situation expérimentale, le flux de recrutement ne varie qu'au début du phénomène et atteint assez rapidement une valeur de régime qui se maintient ensuite sur l'ensemble de la durée de l'expérience. Par la suite, nous nous contenterons de prendre le paramètre de flux comme une constante puisque le délai (minutes) avant l'obtention de l'état stationnaire est négligeable comparé à l'échelle de temps du processus (heures).

- Evolution dans le temps : dès qu'une fourmi choisit une branche i , elle augmente d'une quantité q la concentration totale de phéromone C_{ij} . Dans nos simulations, nous avons considéré que la fraction de pisteuses est de $1/3$. Il s'agit d'une simplification car cette fraction évolue au cours du temps (Mailleux 2001). Cette phéromone s'évapore et son temps de vie est pour *Lasius niger* de 2400 sec (Beckers et col. 1992b). En empruntant une branche, la fourmi dépose une unité de phéromone. La fourmi parcourt une branche en 3 sec et en la quittant (en arrivant au second point de choix) dépose également une unité de phéromone. La concentration C_{ij} subit une disparition de sorte que, à un temps $t + 1$, $C_{ij}(t+1)$ est proportionnelle à $C_{ij}(t)$ et au facteur $(1 - \nu)$. A chaque pas de temps, les concentrations de phéromone sur chaque piste sont mises à jour et introduites dans la fonction de choix (1).

Pour chaque condition, le nombre de réalisations a été fixé à 1000. Par la suite, les résultats obtenus seront analysés à l'aide d'un indice : la fraction des individus ayant emprunté une piste i pendant la totalité de l'expérience.

Dans le cas où il n'y a pas d'encombrement (modèle de base), ce sont les seuls événements que le modèle prend en compte.

III.4.5.3 Modification du modèle

Nous avons modifié le modèle pour y inclure les différents comportements que nous avons observés. Deux versions du modèles ont été testées : la première prend uniquement en compte les demi-tours sur les branches et la seconde les poussées. Nous avons effectué 1000 simulations pour chaque condition.

III.4.5.3.1 Modèle incluant les demi-tours

Cette première version ignore les phénomènes de poussée à l'entrée des branches et ne prend en compte que les rencontres sur la branche et les demi-tours. Nous pouvons en effet suggérer que si les demi-tours induits par un contact se produisent sur les deux branches simultanément, la colonie pourrait être incapable de mettre en place la piste sur un seul chemin. Ce phénomène serait d'autant plus amplifié si les fourmis après un demi-tour ne revenaient pas au point de départ mais s'engageaient sur l'autre branche.

Dans ce modèle, comme dans la version de base, les fourmis qui arrivent au point de choix j s'engagent sur la branche i avec une probabilité F_{ij} . Les modifications apportées sont les suivantes : sur la branche, lorsque deux fourmis se rencontrent, elles ont une probabilité de se contacter et chacune d'elles a alors une probabilité d'effectuer un demi-tour et de retourner à son point d'origine (nid ou source). Suite au demi-tour, elles reviennent au point de départ sans pister. Cette hypothèse de non pistage suite à un demi-tour est basée sur une observation de Beckers et col. (1992b).

Les simulations que nous avons réalisées avec cette version, n'ont jamais pu reproduire nos observations, et ce pour l'ensemble des plages de valeurs de probabilités testées.

La majorité des simulations se soldent par une distribution asymétriques des flux et ce, quelle que soit la valeur de ceux-ci (environ 80% des simulations ont plus de 80% du trafic total sur une des branches). De plus, en augmentant les probabilités de rencontre et de demi-tour (en montant jusqu'à 0.9), nous n'avons pas obtenu les résultats escomptés où la majorité des simulations seraient caractérisées par des flux égaux sur les branches.

Ceci nous conduit à penser que ces demi-tours sur la branche jouent sans doute un rôle dans l'organisation du trafic, mais que celui-ci est secondaire.

III.4.5.3.2 Modèle incluant les poussées

Dans la seconde version du modèle, nous avons négligé les contacts sur la branche et uniquement pris en compte les poussées. Celles-ci ont été modélisées de la manière suivante.

Une fourmi se présente au point de choix et s'engage sur l'une des branches avec une probabilité F_{ij} . Si, dans le même intervalle de temps, une fourmi arrive à contresens sur la branche choisie, elle peut entrer en contact avec la fourmi qui effectue son choix de branche. Nos observations montrent que les fourmis arrivant à contresens sur la branche n'effectuent pas de demi-tour et dès lors dans le modèle nous avons considéré qu'elles continuaient leur mouvement. Au contraire, l'ouvrière qui s'engage sur la branche a une probabilité γ d'être poussée et de s'engager sur l'autre branche.

La Figure III-26 donne la distribution des flux sur une branche dans la situation où la probabilité d'être poussée est nulle, ceci correspondant à la situation 10mm. Dans ce cas, pour les plages de flux testées, nous obtenons des distributions en U caractéristiques des phénomènes de choix collectifs et qui sont similaires à notre distribution expérimentale pour 10mm. Ces simulations nous montrent également la stabilité de la réponse (sélection et distribution en U) face à des modifications de flux (Figure III-26b).

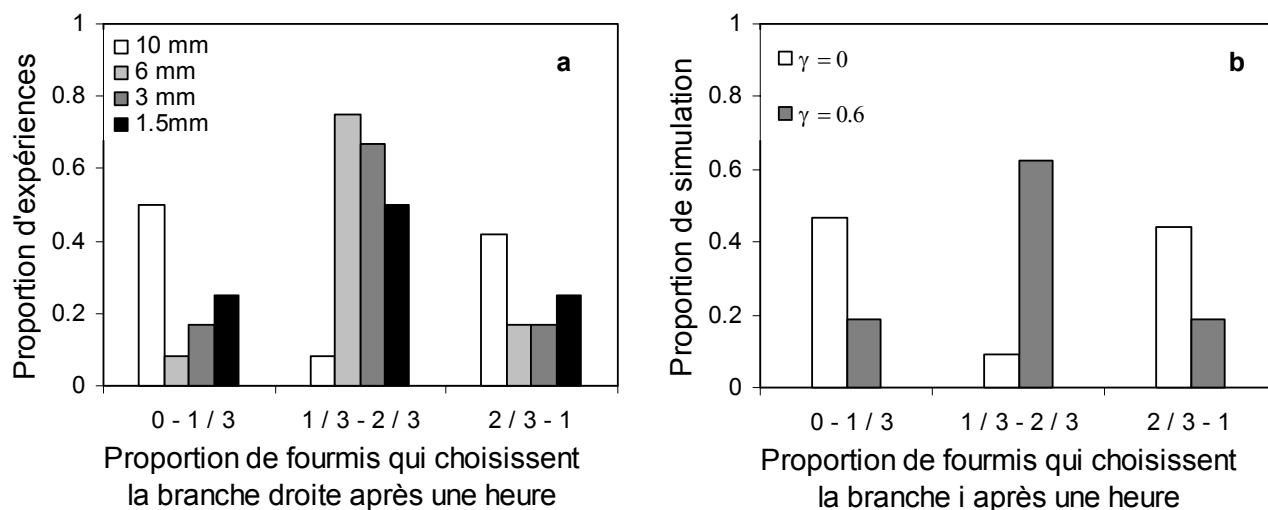


Figure III-26 : (a) Distribution des expériences en fonction de la proportion de fourmis qui choisissent la branche droite en fonction de la largeur de branche considérée. (b) Répartition des simulations en fonction de la proportion des fourmis circulant sur une des branches pour deux valeurs de probabilité de poussée. Durée de la simulation 1h.

Le second groupe de simulations a été réalisé pour une même plage de flux mais avec une probabilité de poussée de $\gamma = 0.6$. Cette valeur correspond à la situation pont étroit flux

symétriques (Figure III-26b). Les simulations montrent une progression vers une distribution de plus en plus symétrique en fonction de l'augmentation du flux (Figure III-27).

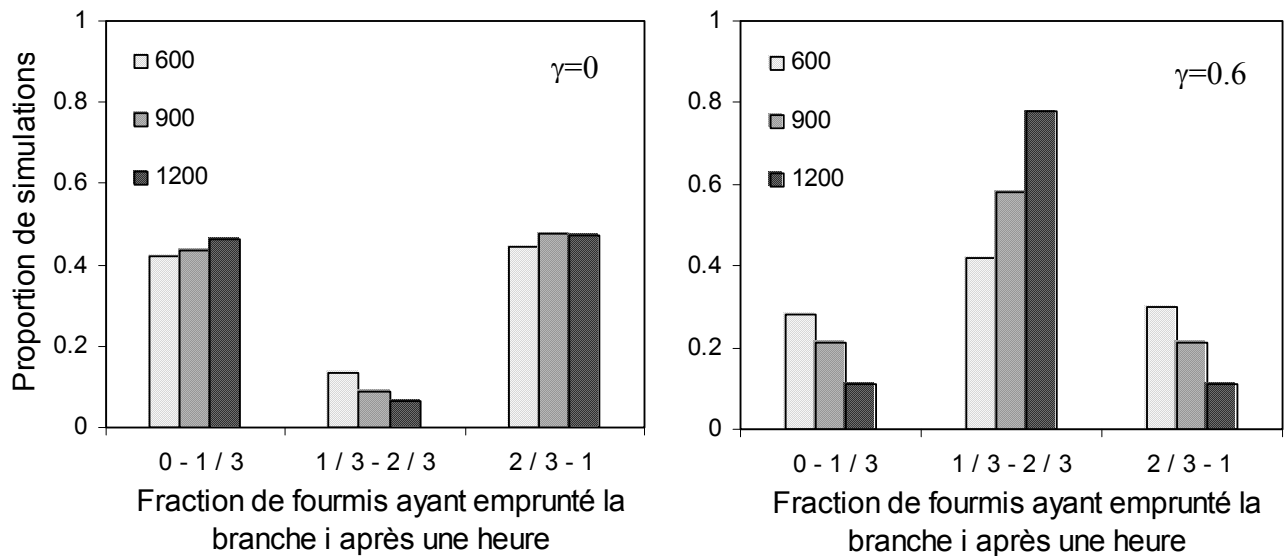


Figure III-27: répartition des simulations en fonction de la proportion des fourmis circulant sur une des branches pour trois valeurs de flux différentes. (0.16 fourmi/sec correspondant à 600 passages par heure ; 0.33 fourmi/sec correspondant à 1200 passages ; 0.5 fourmi/sec correspondant à 1800 passages) et deux valeurs de probabilité d'être poussée ($\gamma=0$ et $\gamma=0.6$). Durée de la simulation 1h

D'un point de vue qualitatif, il y a un bon accord entre nos simulations et nos expériences. Bien que le modèle soit très schématique, ces résultats suggèrent fortement que ce sont les poussées à l'entrée des branches qui jouent un rôle essentiel dans la réorganisation du trafic en fonction de l'effectif et de la largeur de la branche.

III.4.5.3.3 Résumé

- Le modèle incluant les demi-tours induits ne permet pas de reproduire les réponses collectives.
- Le modèle incluant les poussées reproduit des réponses collectives semblables à celles obtenues au cours de nos expériences.
- Le comportement de poussée semble être le mécanisme nécessaire et suffisant pour expliquer les choix collectifs observés.

III.5 DISCUSSION

III.5.1 Réponse collective

Nos résultats mettent en évidence le rôle de l'encombrement, contrôlé par la largeur des branches et par l'importance du flux, dans l'organisation du trafic sur des pistes de recrutement alimentaire. Nous avons montré que, pour des largeurs réduites (6, 3 et 1.5mm) et des flux importants, les deux branches du pont sont utilisées de manière identique. A l'opposé, pour des flux équivalents mais pour des largeurs de branches plus importantes (10 mm), on retrouve les résultats obtenus par d'autres auteurs avec des dispositifs similaires (Goss et col. 1989, Beckers et col. 1992b), à savoir la sélection de l'une des deux branches. Au vu des résultats obtenus pour les différents dispositifs, on peut conclure que la réponse collective est identique pour 6, 3 et 1.5mm. Nous avons également mis en évidence la stabilité de l'organisation du trafic, celle-ci étant la même en début et en fin d'expérience.

Franks et col. (1991) suggèrent que la densité d'individus et les contacts interindividuels qui en résultent permettent de structurer le flux. En effet ils notent que les fourmis ont une forte tendance à progresser dans la direction choisie par la majorité des individus. Couzin et Franks (2003) montrent chez les fourmis légionnaires du genre *Eciton* que l'organisation en files de déplacement unidirectionnelles dépend de deux paramètres :

- La distance de perception de la fourmi qui va influencer la distance à laquelle une fourmi peut détecter l'approche de l'une de ses congénères.
- L'amplitude de la déviation angulaire entraînée par une rencontre.

L'asymétrie observée dans l'angle de déviation angulaire selon la direction de trajet considérée est à elle seule capable de générer l'apparition de ligne unidirectionnelle.

Hors contrairement à ce que l'on observe chez les fourmis légionnaires (Gotwald 1995, Couzin et Franks 2003) et chez les piétons (Helbing et col. 2001), dans nos expériences nous ne voyons pas apparaître une structuration avec des flux unidirectionnels, et par conséquent l'émergence de sens unique. En effet dans nos expériences, nous aurions la majorité du flux aller qui serait sur une seule branche et le retour sur l'autre.

La différence fondamentale entre les deux exemples cités et les résultats obtenus chez *Lasius niger* réside sans doute dans les valeurs de flux. Nous pouvons en effet aisément imaginer que pour des flux plus importants et une arrivée constante des fourmis nous pourrions obtenir des sens uniques. En effet si le point de choix était toujours occupé nous pourrions obtenir une asymétrie au niveau des poussées. En d'autres termes les fourmis arrivant du nid seraient toujours poussées sur la même branche et les fourmis provenant de la source seraient par conséquent poussées sur l'autre branche. Or, dans nos expériences, les intervalles de temps séparant deux fourmis s'avèrent parfois suffisamment longs pour empêcher toute mise en place d'asymétrie au niveau des poussées. Néanmoins, nous avons observé une telle tendance, en fin d'expérience, à quatre reprises (2 fois pour une largeur de branche de 3mm, 1 fois pour 1.5mm et 1 fois pour 6mm).

III.5.2 Comportements individuels

Les observations réalisées au niveau individuel nous ont permis d'isoler les différents comportements qui interviennent dans ces cinétiques et régulations. Nous avons pu identifier le lien existant entre ces comportements individuels, la réponse à la piste et l'organisation du trafic.

Au niveau des demi-tours spontanés, nos observations confirment des observations antérieures qui montraient que ceux-ci étaient essentiellement associés au comportement de suivi de piste (Beckers et col. 1992b). Ils trouvent essentiellement leur origine dans les capacités d'orientation chimique de la fourmi. La fourmi pourrait percevoir qu'elle s'est écartée d'une piste chimique, ce qui l'amènerait à modifier son déplacement pour la retrouver (osmotropotaxie) (Hangartner 1967, 1970, Calenbuhr et Deneubourg 1992). Ces demi-tours sont fonction des quantités relatives de phéromone de piste sur les deux branches et se produisent dès lors près du point de choix, en particulier dans les situations où nous avons des différences de concentration importantes entre les deux branches.

Nos analyses ont montré que les différents comportements résultant de l'encombrement et leur fréquence étaient principalement fonction de la largeur du dispositif.

En effet, les limitations imposées par la largeur des branches influencent la probabilité de contact sur les branches. La fréquence de contacts sur la branche diminue lorsque sa largeur augmente, et pour une largeur donnée, ce nombre de contacts est proportionnel au flux.

De même, on a mis en évidence l'effet de la largeur des branches sur la probabilité de demi-tour induit et de poussée. Nos observations ont également montré qu'une direction n'avait pas priorité sur l'autre. En effet, lors d'un contact, les fourmis qui rentrent au nid ont la même probabilité de faire demi-tour que les individus se rendant à la source. Cependant, il est important de noter que la fourmi qui arrive au point de choix donne toujours la priorité à la fourmi qui vient du pont lorsqu'elles sont engagées dans une poussée. Il apparaît comme naturel que ce soit la fourmi qui a la possibilité de changer aisément de branche qui laisse la voie libre au profit de la fourmi qui n'en a pas l'alternative.

En résumé, au niveau individuel comme au niveau collectif, les comportements individuels induits par les largeurs 1.5, 3 et 6mm sont relativement similaires, à la différence du dispositif 10mm où les effets d'encombrement peuvent être négligés.

III.5.3 Modèle

On peut supposer au vu de ces résultats que les poussées, au même titre que les demi-tours induits, participent à l'émergence d'une symétrie au niveau du flux. Ces comportements résultent de densités élevées de fourmis et contribuent à la régulation de l'encombrement. On peut envisager qu'au-delà d'une certaine valeur de flux, le système, par l'intermédiaire des poussées et des demi-tours induits, bascule vers une distribution symétrique des passages sur les deux branches. Ceci est confirmé par les simulations que nous avons réalisées.

Un modèle nous a permis de mieux préciser le rôle, d'une part de ces différents comportements et événements, et d'autre part, de la largeur des ponts dans l'organisation du flux. Un premier groupe de simulations où nous ne prenions en compte que les rencontres et les demi-tours sur la branche, ne donne pas de résultats en accord avec nos observations, les flux étant en majorité asymétriques. Au contraire, le second groupe de simulations prenant en compte les poussées génèrent des réponses collectives en accord avec nos observations : lorsque les flux sont importants et les branches étroites l'utilisation égale des branches est

privilégiée. Ces résultats théoriques démontrent l'importance du phénomène de poussée dans la régulation de l'encombrement.

Il est important de noter que le modèle (quels que soient les conditions et les événements pris en compte) nous montre une variabilité de la réponse collective pour une même condition. En effet, pour une même largeur et un même flux, certaines simulations conduisent à une sélection et d'autres à une utilisation égale des branches. Ceci nous conduit à penser que la variabilité observée dans les expériences peut largement s'expliquer par les caractéristiques de la dynamique de recrutement et les aléas qui y sont associés telles que les fluctuations dans les flux. Les différences comportementales entre les individus d'une expérience à l'autre ne contribueraient qu'à augmenter cette variabilité.

III.5.4 Hypothèse alternative : saturation de pistes

Une autre hypothèse peut être avancée pour expliquer le lien entre l'organisation du trafic et le flux total. Le passage de l'asymétrie vers la symétrie pourrait trouver son origine dans des effets de saturation de pistes. En d'autres termes, nous pouvons supposer que pour de fortes concentrations de phéromone, associées à des flux importants, la discrimination et la sélection collective d'une branche serait plus difficile voire impossible (Pasteels et col. 1986, Aron et col. 1989). Il en résulterait une utilisation équivalente des deux branches pour des flux importants. A l'inverse, pour des flux moyens, il y aurait sélection d'une branche. Nos observations nous permettent d'éliminer cette hypothèse car pour des flux comparables, c'est-à-dire pour des quantités de phéromone semblables, la largeur du pont permet ou pas la sélection d'une branche. De plus, dans les cas où nous avons un choix, la concentration en phéromones est beaucoup plus élevée sur la branche choisie et la majorité des fourmis s'y engagent sans hésitation. On remarque également que les fourmis qui empruntent l'autre branche sont en majorité des fourmis poussées.

D'autre part, les expériences qui ont mis en évidence des effets de saturation au niveau de la perception de la phéromone sont caractérisées par des valeurs de trafic et de quantités de phéromone déposées largement supérieures à celles considérées ici. Par exemple, les expériences sur le suivi de piste ont montré que la quantité de phéromone nécessaire pour observer des effets de saturation sont bien au delà des quantités qui caractérisent une piste de recrutement alimentaire (Pasteels et col. 1986).

L'hypothèse d'un effet de saturation dû à la piste chimique ne semble donc pas pouvoir expliquer les résultats de nos expériences. Il n'est cependant pas exclu que la phéromone de piste intervienne dans d'autres situations. Par exemple, les expériences de Bruinsma (1979) sur la régulation de la largeur des galeries de récolte chez *Macrotermes* (galeries construites autour des pistes de fourragement) semblent montrer un tel effet.

III.5.5 Signification biologique du phénomène mis en évidence

Le dispositif utilisé lors de nos expériences ne fait varier systématiquement qu'un seul paramètre qui est la largeur des branches. Dans la nature, l'optimisation porte sur un grand nombre de paramètres. Ayant clarifié ces points, nous pourrions aborder les questions d'optimisation dans des environnements complexes et des situations multifactorielles. En effet, le dispositif utilisé peut apparaître artificiel et relativement éloigné des situations naturelles. Il apparaît évident que si la colonie a la possibilité d'élargir sa piste, cette solution a toutes les chances d'être privilégiée. Chez les fourmis découpeuses de feuilles *Atta colombica*, Shepherd (1982) a noté que lorsque le flux augmente les fourmis ont tendance à écarter les débris se trouvant sur les bords de la piste dans le but d'élargir celle-ci et cet auteur affirme que ce comportement n'est jamais observé lorsque le flux est relativement faible. Berghoff et col. (2002) montrent également chez les fourmis légionnaires *Dorylus laevis* un ajustement de la largeur des pistes souterraines en fonction du flux. Le suivi de la piste et les comportements de poussée seraient sans doute suffisants pour produire et ajuster la largeur de la piste à l'intensité du trafic. Bruinsma (1979) met également en évidence des phénomènes similaires chez les termites.

Cependant, les insectes se déplacent souvent dans un environnement hétérogène : les galeries du nid, les réseaux de pistes dans la végétation, où les comportements thigmotactiques peuvent contraindre les flux. *Lasius niger* est une espèce qui exploite des ressources importantes (colonies de pucerons) sur les branches des plantes (y compris les arbres). Elle ne pourra donc pas être toujours en mesure d'élargir les pistes. De même, lorsque les fourmis se déplacent sur le sol, certaines discontinuités peuvent provoquer des encombrements sur une piste.

D'autre part, l'élargissement d'une galerie, que ce soit par des fourmis ou des termites, pour adapter sa largeur au flux qui l'emprunte est un phénomène qui se déroule à une échelle de

temps nettement plus grande que celle caractérisant le phénomène que nous avons étudié (Rasse 1999, Buhl et col. 2004). Notre dispositif apparaît dès lors comme une idéalisation de ces situations naturelles.

III.5.6 Autorégulation

L'utilisation des deux branches en fonction de leurs caractéristiques et des flux qui y circulent semble être une réponse efficace. L'organisation du trafic est optimale dans la mesure où elle permet de maintenir des flux de fourmis élevés, et donc de ne pas réduire le taux d'arrivée de la nourriture au nid. Pour des flux moyens, un seul chemin est sélectionné avec les bénéfices qui y sont associés notamment en terme d'orientation et de défense de la piste (Pasteels et col. 1987).

Lorsque des contraintes apparaissent, en se distribuant sur les deux branches, les fourmis de la colonie évitent les phénomènes de « bouchon » et de ralentissement. De ce point de vue, les poussées contribuent à distribuer les flux avant que les fourmis ne s'engagent sur le pont, ce qui paraît être une solution optimale. (Voir développement du modèle analytique ANNEXE 1).

Les poussées constituent « des forces de dispersion » qui non seulement s'opposent aux puissantes forces d'attraction entre fourmis, mais en résultent : l'augmentation du trafic favorise l'apparition de ces poussées qui contribuent à redistribuer le trafic et ainsi à éviter les encombrements. Ce système simple dans sa logique a une remarquable capacité régulatrice. Le suivi de piste génère sa propre régulation et intègre donc automatiquement les limitations imposées par les caractéristiques du milieu. Les poussées permettent d'éviter les effets préjudiciables qui se manifesteraient très certainement si la densité continuait d'augmenter. Des forces de dispersion équivalentes sont mises en jeu chez d'autres espèces sociales lorsque l'encombrement entre individus entraîne des dysfonctionnements trop importants. Rasse (1999) montre que l'émergence d'une nouvelle galerie chez *Lasius niger* semble répondre à des mécanismes similaires. En invoquant deux processus : des mécanismes d'amplification locale qui encouragent les fourmis à creuser à un endroit où des individus ont déjà creusé et des processus qui au contraire favorisent l'élargissement du site de creusement. Cet élargissement régulier du site qui précède l'apparition de la bifurcation c'est-à-dire la construction d'une deuxième galerie à partir de la première, est causé par l'encombrement résultant de la surpopulation locale au niveau du front de creusement. Le site rendu inaccessible aux ouvrières

les contraint à creuser sur les bords. De par la géométrie du site et le mécanisme de focalisation, les hétérogénéités s'amplifient jusqu'à l'émergence de deux galeries ou plus. Nous pouvons également invoquer le mécanisme de poussée dans l'émergence des branchements de pistes observés chez les fourmis pratiquant la chasse collective (*Leptogenys proccessionalis* Ganeshaiah et Veena 1991, Fourmis légionnaires Franks 1989 et Gotwald 1995), en effet les fourmis revenant du front pourraient contraindre les fourmis se dirigeant vers la source de nourriture à s'écarter de la piste principale et ainsi conduire à l'émergence d'une seconde piste. Hors nous constatons que les travaux réalisés sur les réseaux de piste, négligent fréquemment ces phénomènes d'encombrement assurément fréquents chez des espèces pratiquant la chasse collective.

Des phénomènes de régulation équivalents à ceux présentés dans ce chapitre, ont été décrits chez les termites au cours de la construction des piliers formant les nids (O'Toole et col. 1999). Les termites déposent des phéromones sur les boulettes de matériel (sable, mortier, etc.) utilisées pour la construction des piliers. Cette phéromone va encourager les congénères à également déposer leurs boulettes au même endroit. Avec l'accumulation de matériel le signal est de plus en plus fort et attire de plus en plus de termites (approche théorique : Deneubourg 1977, approche expérimentale : Grassé 1959, Bruinsma 1979). L'accumulation d'individus au niveau des sites de construction va provoquer des encombrements qui constitueront un feedback négatif encourageant la dispersion des individus et la construction dans le voisinage du pilier. La compétition entre l'attractivité de la phéromone et l'encombrement permettra la construction de plusieurs piliers d'égale hauteur sans qu'il soit nécessaire aux individus de procéder à un ajustement.

L'expérience présentée dans ce chapitre constitue sans doute un modèle de fonctionnement largement répandu dans le vivant où une activité à caractère amplifiant est à l'origine de sa propre régulation.

ROLE DE
L'ENCOMBREMENT
DANS LA SELECTION
D'UN CHEMIN
CHEZ LA FOURMI
LASIUS NIGER

« Combien de fois abandonnons-nous notre chemin, attirés par l'éclat trompeur du chemin d'à côté ? »

Paulo Coelho

IV ROLE DE L'ENCOMBREMENT DANS LA SELECTION D'UN CHEMIN

RÉSUMÉ

Il a été montré d'une part que les fourmis étaient capables de sélectionner le chemin le plus court pour se rendre à la source (Beckers et col. 1992) et d'autre part qu'elles pouvaient répondre de manière efficace à l'encombrement lié à l'étroitesse d'un chemin (chapitre III p111). Dans ce chapitre nous nous sommes intéressés à l'intégration de ces deux paramètres à savoir la longueur et la largeur d'un chemin. Nous avons pour cela offert à la colonie le choix entre un chemin court et étroit favorisant les encombrements et un chemin long et large où les encombrements sont inexistantes mais contraignant les individus à effectuer un détour. Préalablement nous nous sommes assurés que la colonie privilégie un chemin large au dépend d'un chemin étroit de longueur identique.

Les analyses réalisées au niveau collectif nous ont montré que les fourmis sélectionnent majoritairement le chemin large même si celui-ci est plus long que le chemin étroit.

Les observations réalisées au niveau individuel nous ont permis d'isoler les différents comportements qui interviennent dans ces cinétiques et régulations. Il s'agit des contacts sur les branches et des demi-tours qu'elles induisent, et des demi-tours spontanés. Ces différents comportements et leur fréquence sont fonction de la largeur du chemin. En effet, les limitations imposées par la largeur influencent la probabilité de collision et par conséquent la probabilité de demi-tour.

Nous avons pu identifier le lien existant entre ces comportements individuels, la réponse à la piste et l'organisation du trafic. On peut supposer au vu de ces résultats que les demi-tours induits participent à l'émergence du choix du chemin large. Ces comportements résultent de densités élevées de fourmis et contribuent à la régulation de l'encombrement. Ceci est confirmé par les simulations que nous avons réalisées. Celles-ci nous ont permis de préciser le rôle de ces différents comportements sur l'organisation du trafic.

IV.1 INTRODUCTION

L'organisation de la récolte alimentaire constitue un des principaux problèmes des sociétés d'insectes et les stratégies d'approvisionnement doivent être ajustées en fonction des différents facteurs internes à la société (le nombre de fourrageuses disponibles, la quantité de couvain, la nourriture nécessaire et disponible, etc.) mais également en fonction des facteurs externes de l'environnement (la disponibilité et la distribution spatio-temporelle de la nourriture ou le risque de prédation qui est associé à la recherche alimentaire). Les sociétés de fourmis utilisent plusieurs stratégies de fourragement qui vont de la récolte purement individuelle (ex *Pachycondyla apicalis* Fresneau 1985, Beckers et col. 1989, *Pseudomyrmex termitarius* Jaffe 1990) à une chasse collective où l'individu est entièrement intégré dans un réseau de communication chimique (fourmis légionnaires Gotwald 1995). Cette tendance est accompagnée d'une augmentation de la taille des sociétés (Beckers et col. 1989).

Notre travail est tout d'abord axé sur l'étude des propriétés du recrutement par piste. La structuration du recrutement alimentaire est permise par la nature autocatalytique de la communication chimique et définit ainsi un système de prise de décision décentralisée, caractérisé par l'émergence de structure et de décision complexe au niveau de la colonie. La mise en place d'une piste de fourragement résulte des interactions entre les individus d'une part, et entre les individus et l'environnement d'autre part.

Chez de nombreuses espèces, le comportement individuel de dépôt de la phéromone de piste est un événement qui constitue la base d'un système de communication décentralisé qui permet d'amplifier les informations locales et qui conduit finalement au choix collectif d'une source de nourriture ou d'un chemin (*Linepithema humile* Goss et col. 1989, *Myrmica sabuleti* de Biseau et col. 1991, *Lasius niger* Beckers et col. 1992b, 1993, *Monomorium pharaonis* Sumpter et Beekman 2003). Cette boucle de rétroaction positive, présente dans le recrutement par piste (répétition du comportement de dépôt après avoir trouvé de la nourriture), définit un processus de nature autocatalytique qui permet le renforcement rapide d'une piste.

Une première caractéristique du recrutement par piste est la focalisation de l'activité de la colonie sur une seule source ou chemin alors qu'une ou plusieurs autres alternatives identiques sont disponibles. Cet effet a été mis en évidence lors de l'exploitation de deux sources de nourriture de même qualité (de Biseau et col. 1991) ou par le recrutement sur un pont à deux branches de même longueur (Beckers et col. 1993). Ce phénomène est une propriété inhérente

du recrutement par piste et trouve son origine dans le jeu entre le comportement probabiliste des fourrageuses et la nature autocatalytique de la communication chimique (un recrutement de nature autocatalytique ne conduisant pas automatiquement à des ruptures de symétrie) qui engendre des croissances différentielles des pistes.

La deuxième caractéristique de ce mode de recrutement réside dans la sélection quasi-systématique de la source la plus riche ou du chemin le plus court. Pour qu'un tel choix apparaisse au niveau de la colonie, le simple mécanisme de dépôt de piste est insuffisant. Il est nécessaire de faire appel une certaine complexification du comportement individuel. Les fourrageuses de nombreuses espèces de fourmis (*Solenopsis geminata* Wilson 1962, *Monomorium* sp., *Tapinoma* sp. Szlep et Jacobi 1967, *Acanthomyops interjectus* Hantgartner 1969, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Formica oreas* Crawford et col. 1983, *Myrmica sabuleti* de Biseau et col. 1991, *Lasius niger* Beckers et col. 1993, *Linepithema humile* Halley et Elgar 2001) modulent leur comportement de dépôt de phéromone en fonction de la concentration en sucre de la source. Ainsi, lors de l'introduction simultanée de deux sources de solutions sucrées de différentes concentrations chez *Lasius niger* (Beckers et col. 1993), la piste menant à la source la plus concentrée sera davantage renforcée ce qui conduira par amplification à l'exploitation de la source optimale. Une caractéristique de ces phénomènes de recrutement est l'amplification de ces capacités de modulation. Dans le cas cité ci-dessus la modulation est relativement faible au niveau individuel, de l'ordre du simple au double pour des concentrations en saccharose qui sont d'un ordre de grandeur différent (1M versus 0.1 M). Un tel mécanisme permet une exploitation efficace des sources « pauvres » lorsqu'elles sont seules à être découvertes et un abandon de ces sources lorsque des sources plus riches sont découvertes en même temps.

Concernant la sélection du chemin court, une asymétrie du dispositif expérimental produit par des branches de longueurs inégales, entraîne une réaction individuelle différente des ouvrières qui sera à l'origine de la sélection du chemin le plus court (Beckers et col. 1992b). Les ouvrières font appel à leur capacité d'orientation en rebroussant chemin (*Lasius niger* Beckers et col. 1992b) et modulent leur comportement de dépôt de phéromone en fonction de l'angle d'écartement par rapport à l'axe central nid-source (*Lasius niger* Beckers et col. 1992b). De plus, des études ont montré qu'il pouvait y avoir une modulation du comportement de dépôt de phéromone en fonction de la distance parcourue (*Solenopsis geminata* Hantgartner 1969, *Paraponera clavata* Fewell et col. 1996, *Lasius niger* Devigne et col. 2003). Chez d'autres espèces le temps de parcours sur chacune des branches et le marquage bidirectionnel

(*Linepithema humile* Goss et col. 1989) sont suffisants pour expliquer la sélection du chemin le plus court. Cette capacité, si elle est spectaculaire en terme de simplicité comportementale est cependant nettement moins robuste que la procédure décrite ci-dessus et basée sur la modulation individuelle.

La troisième caractéristique du recrutement par piste a été démontrée dans le chapitre précédent et réside dans les capacités d'autorégulation de ce système de communication. Nous avons vu que la largeur des chemins était un paramètre déterminant dans l'émergence des choix collectifs. Les réponses collectives observées étant un équilibre entre le suivi de piste générateur d'encombrement et les comportements de poussées qui en résultent.

Les dispositifs utilisés dans les expériences décrites précédemment ne faisaient varier systématiquement qu'un seul paramètre, la richesse d'une source, la longueur d'un chemin ou bien sa largeur. Dans la nature, les choix à résoudre portent sur un grand nombre de paramètres. Différentes observations (*Lasius pallitarsis* Nonacs et Dill 1988, 1991) et modélisations (revue Detrain et col. 1999) montrent que le recrutement par piste possède des capacités intrinsèques à moduler la réponse coloniale lorsque plusieurs paramètres interviennent de façon antagoniste, en intégrant par exemple le risque et la richesse des sources.

Il a été montré d'une part que les fourmis étaient capables de sélectionner le chemin le plus court pour se rendre à la source (Goss et col. 1989, Beckers et col. 1992b) et d'autre part qu'elles pouvaient répondre de manière efficace à l'encombrement lié à l'étroitesse d'un chemin. Comment la colonie va-t-elle pouvoir intégrer ces différents paramètres : un chemin long non encombré va-t-il être préféré à un chemin plus court mais encombré ?

Nous allons tenter de répondre à cette question dans le présent chapitre. Pour cela il nous faudra dans un premier temps ne faire varier qu'un seul paramètre : la largeur. En effet, dans les expériences décrites dans le chapitre précédent les dispositifs utilisés restaient symétriques, en d'autres termes les deux branches étaient d'égale largeur. Nous utiliserons pour cela un pont offrant deux branches de longueur identique mais de largeur différente. Dans un deuxième temps nous intégrerons ces deux paramètres en utilisant un pont offrant des branches de longueur et largeur différentes.

IV.2 OBJECTIFS ET PLAN DU CHAPITRE

L'analyse portera en premier lieu sur le niveau collectif :

- Etude de la répartition des flux sur les deux branches en fonction de la largeur du pont et de la longueur des branches.
- Etude de l'influence de la valeur des flux sur l'organisation du trafic.

En second lieu l'analyse se fera au niveau individuel :

- Identifier les différents comportements individuels impliqués dans les réponses collectives.
- quantifier l'influence de la largeur et de la longueur des branches sur la fréquence d'apparition de ces différents comportements.

Enfin, à partir de la quantification de ces comportements et de la réponse à la piste, nous chercherons à reproduire à l'aide d'un modèle les réponses collectives observées au cours de nos expériences. Ces simulations permettront de déterminer les comportements clefs responsables de l'organisation du trafic observée.

IV.3 MATERIELS ET METHODES

IV.3.1 Condition d'élevage

Nous avons réalisé les expériences sur 4 colonies récoltées sur le campus de l'Université Paul Sabatier à Toulouse en 2002, chacune subdivisée en sous groupes expérimentaux de 1000 individus en moyenne, sans reine et sans couvain, élevées à température ambiante (25°C) et selon une photophase de 12 heures (8h/20h). Les ouvrières, la reine et le couvain restants sont conservés et serviront de « stock » dans le but de maintenir constant l'effectif de nos groupes expérimentaux.

Les nids sont composés d'une boîte ronde de 100mm de diamètre dont le fond est couvert par une fine couche de plâtre maintenu humide par une mèche de coton plongeant dans un réservoir d'eau placé sous la boîte (Figure IV-1). Les nids sont connectés à une aire de fourragement constituée par une boîte de 130mm de diamètre dont les bords sont enduits de Fluon® afin d'éviter que les fourmis ne s'échappent. Les dimensions des nids utilisées sont réduites au maximum de manière à limiter la taille de l'aire de fourragement et ainsi accélérer le phénomène de recrutement par un effet de confinement.

En dehors des périodes expérimentales les groupes expérimentaux sont nourris *ad libitum* et ont accès à des sources de nourriture solides à base d'œuf, d'hydrates de carbone et de vitamines (Bhatkhar et Withcombs 1970), à des vers de farine (*Tenebrio molitor*) et à de l'eau.

IV.3.2 Expériences

Chaque expérience est précédée d'une période de jeûne de cinq jours, l'eau demeurant à disposition. Au début de l'expérience, le nid est connecté par un pont à une aire de récolte (6cm²) sur laquelle on dispose 5mL d'eau sucrée (1 M) (Figure IV-1) dans une cavité creusée dans un bloc de cire. Afin d'éviter les phénomènes d'encombrement à la source, la cavité est en forme d'étoile à 6 branches maximisant ainsi le périmètre et permettant à un grand nombre de fourmis de boire simultanément. L'expérience est entièrement filmée durant une heure. Le temps zéro est déterminé par l'arrivée de la première fourrageuse sur le pont.

Pour chaque type de pont, les deux branches forment entre elles un angle de 60° au niveau de la bifurcation et sont disposées symétriquement par rapport à l'axe du nid. L'influence des facteurs environnementaux (indices visuels, odeurs, courant d'air, etc.) a été minimisée par l'emploi d'une enceinte blanche ($L \times l \times h = 100 \times 80 \times 80 \text{ cm}$) éclairée par quatre néons de 60W.

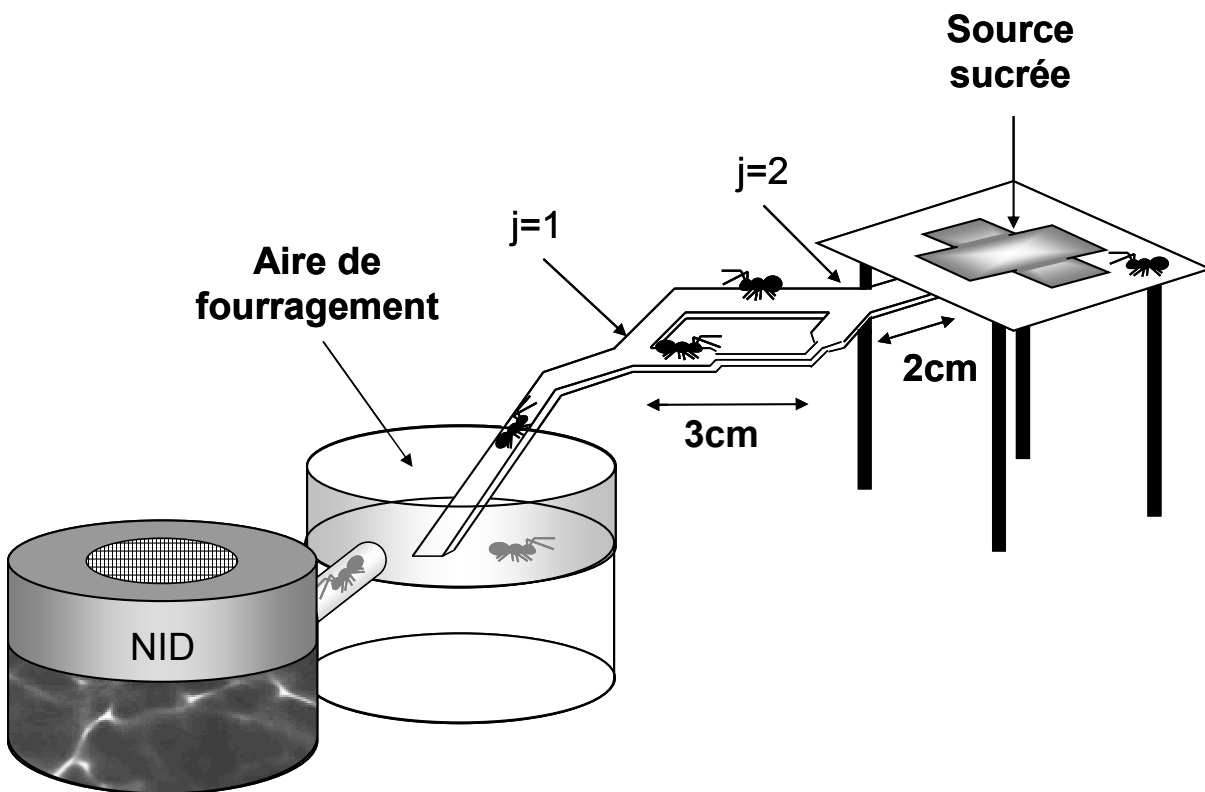


Figure IV-1: Dispositif expérimental, les points de choix sont matérialisé par la lettre j.

Nous avons utilisé deux ponts différents (Figure IV-2) :

- Un pont avec deux branches de longueur identique (80mm) mais de largeur différente :
 - La branche large (10mm) qui limite les encombrements.
 - La branche étroite (3mm) qui favorise les encombrements.

Notre hypothèse étant que les fourmis vont sélectionner le chemin le plus large afin d'éviter les ralentissement résultant de l'encombrement sur la branche étroite.

- Un pont avec deux branches de longueur et de largeur différentes :

- La branche longue (120mm) et large (10mm) qui limite les encombrements mais contraint les fourmis à dévier de l'axe nid-source.
- La branche courte (80mm) et étroite (3mm) qui favorise les encombrements mais évite de dévier de l'axe nid-source.

Ce dispositif nous permettra de spécifier si les fourmis sélectionnent le chemin le moins encombré même si cela les contraint à faire un détour.

Nous avons réalisé 15 répétitions pour chaque dispositif expérimental. Nous avons alterné la position des branches entre la droite et la gauche afin d'éviter tout effet d'apprentissage à long terme. Les deux séries d'expériences ont été réalisées en parallèle pour qu'elles bénéficient des mêmes conditions (taille de la colonie, variation climatique, etc.)

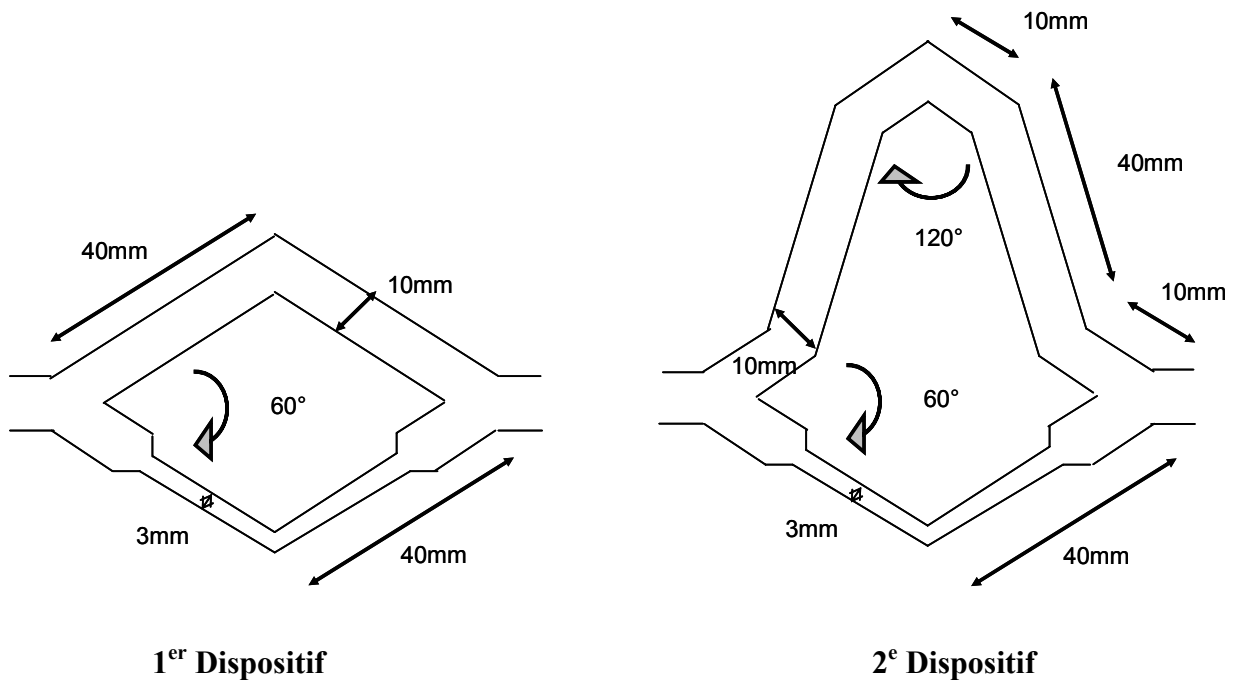


Figure IV-2: Dispositifs expérimentaux utilisés afin d'étudier les choix collectifs en fonction de la largeur et de la longueur des branches.

IV.3.3 Mesures

IV.3.3.1 Réponse collective

Le trafic sur le pont a été mesuré pendant une minute toutes les trois minutes pendant une heure. Le comptage commence dès qu'une fourmi a découvert le pont. Nous avons mesuré le

flux sur les deux branches et ceci dans les deux sens : sens nid-source (flux aller) et sens source-nid (flux retour). Ces mesures ont été réalisées un centimètre après le point de choix j (Figure IV-1). Nous avons réalisé une Anova à deux facteurs avec un facteur répété (le temps) dans le but de comparer l'effet du dispositif utilisé et l'effet de la variable temps.

Une expérience peut être caractérisée par deux types de réponses collectives possibles :

- La sélection d'une branche : le flux est réparti de manière asymétrique sur le pont.
- L'utilisation égale des deux branches : le flux se distribue de manière symétrique.

Nous avons effectué un test binomial pour chaque expérience afin de déterminer si le « choix » effectué par les fourmis est significatif.

IV.3.3.2 Modèle

Nous avons utilisé un modèle de suivi de piste pour tester le rôle des différents comportements individuels dans l'émergence de la réponse collective (Aron et col. 1990). Le modèle a été développé dans le chapitre III.4.5 p145 pour un dispositif similaire (pont en losange) à celui que nous avons utilisé ici.

Comme nous l'avons vu au cours du chapitre III.4.5 p145, les choix collectifs dépendent des évolutions dans le temps des concentrations de phéromones C_{ij} sur les pistes i menant à la source à partir des points de choix j . Les variations de concentrations au cours du temps peuvent être écrites sous la forme :

$$dC_{ij} / dt = q\phi_j(t)F_{ij}(t) + q\phi_{j'}(t)F_{ij'}(t - \tau_i) - \nu C_{ij}(t) \quad \text{avec} \quad j' = 3 - j \quad (1)$$

avec

$$F_{ij} = \frac{(k + C_{ij})^n}{(k + C_{ij})^n + (k + C_{i'j})^n} = 1 - F_{i'j} \quad \text{avec} \quad i' = 3 - i \quad (2)$$

Rappel :

k : concentration limite au-dessus de laquelle la phéromone déposée devient effective, en d'autres termes ce paramètre correspond à l'attractivité intrinsèque pour une branche non marquée

n : paramètre de coopérativité qui mesure la sensibilité du processus de choix d'une piste particulière à la concentration de phéromone C_{ij} . (plus n est grand plus la fonction (1) s'approche d'une fonction « tout ou rien »)

v : inverse du temps moyen pendant lequel la phéromone est accessible aux fourmis (inverse de la demi-vie de la phéromone)

τ_i : temps moyen nécessaire pour aller d'un point de choix à un autre (temps de parcours sur la branche). Ce temps est fonction de la longueur et des différentes interactions sur le pont qui peuvent ralentir la fourmi.

ϕ_j : flux de fourmis s'engageant sur les branches après le point de choix j (ϕ_1 sera le flux aller et ϕ_2 le flux retour)

q_i : quantité de phéromone déposée sur les pistes.

Dans notre expérience les paramètres qui peuvent varier d'un dispositif à l'autre et qui par conséquent entraîneraient des réponses collectives différentes sont les suivants :

- le temps de parcours τ_i : Goss et col. (1989) ont montré que lorsqu'une colonie de *Linepithema humile* est confrontée à deux chemins de longueur différente, la sélection du chemin le plus court pouvait s'expliquer en terme de différences dans les temps de parcours et grâce à l'importance de cette différence de temps. De plus l'encombrement provoqué par la largeur des branches pourrait également avoir un effet sur les temps de parcours.
- Le nombre d'interactions : comme nous l'avons vu dans le chapitre IIIp111, les contacts, selon les comportements qu'ils induisent, peuvent avoir un rôle dans les choix collectifs réalisés par la colonie.
- Les demi-tours : Beckers et col. (1992b) ont constaté chez *Lasius niger* que les demi-tours contribuent à la sélection du chemin le plus court lorsque deux chemins sont proposés.

Nous avons donc réalisé des observations pour déterminer le ou les paramètres responsables des choix collectifs observés. Pour cela nous avons réalisé des mesures au niveau individuel.

IV.3.3.3 Comportements individuels

Nous avons choisi de focaliser nos analyses sur des expériences caractérisées par des flux équivalents et correspondant à la valeur moyenne obtenue pour la totalité des expériences (approximativement 80 fourmis par minute).

Nous avons déterminé le lien existant entre le temps parcouru, la longueur d'un chemin et les interactions résultant de l'encombrement.

Nos analyses individuelles ont porté sur les trois types de branches utilisées par les fourmis : la branche courte large, la branche courte et étroite, la branche longue et large. Nous avons par conséquent choisi d'analyser les expériences suivantes :

- Une expérience pour laquelle la branche large a été sélectionnée (1^{er} dispositif) Figure IV-2
- Une expérience pour laquelle la branche étroite a été sélectionnée (1^{er} dispositif) Figure IV-2
- Une expérience pour laquelle la branche longue et large a été sélectionnée (2^e dispositif) Figure IV-2

Les observations ont été réalisées 10 minutes après le début de l'expérience lorsque le choix collectif est clairement établi dans les directions aller et retour pour chacune des branches sélectionnées de nos trois expériences.

Nous avons relevé sur un échantillon de 100 fourmis :

Le temps de parcours nécessaire pour aller d'un point de choix j à l'autre (80mm pour les branches courtes et 120mm pour la branche longue). La précision de nos vidéos (24 images/sec) nous autorise une précision de $1/24 = 0.04 \text{ sec}$. Les différents types d'interactions possibles : rencontres avec contacts et rencontres sans contacts entre deux individus allant dans le même sens ou en sens opposé sur les branches (

Figure IV-3).

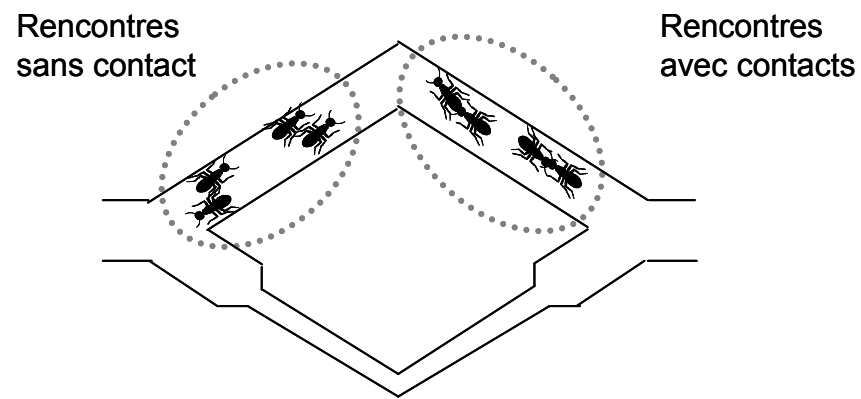


Figure IV-3: Rencontres possibles entre deux fourmis.

IV.4 RESULTATS

IV.4.1 Réponse collective

IV.4.1.1 Dynamique de recrutement

Les dynamiques de recrutement obtenues sur les deux dispositifs utilisés sont comparables (Figure 4, Anova à deux facteur dont un facteur répété (temps) : effet dispositifs $F_{1,28}=0.001$, $P=0.974$) et leurs évolutions temporelles restent identiques (interaction temps*largeur : $F_{19,28}=0.497$, $P=0.964$). En début d'expérience, le flux croît rapidement (effet temps : $F_{19,28}=17.268$, $P<0.001$). Après avoir atteint un maximum entre 10 et 15 minutes, il décroît jusqu'à atteindre une valeur stationnaire. Cette évolution du flux est caractéristique des dynamiques de recrutement (Pasteels 1987). En effet, lorsque la première fourrageuse revient au nid, elle dépose une piste chimique qui encourage la sortie de ses congénères. Les recrutées vont à leur tour renforcer la piste, cette dernière jouant alors le rôle de feed-back positif. Cette amplification est limitée par différents paramètres tels que le nombre d'individus recrutables disponibles et l'encombrement au niveau de la source (Wilson 1962). Cet état stationnaire est atteint lorsque le nombre de fourmis qui quittent la source par unité de temps pour rentrer au nid, est égal au nombre de sorties du nid. Ces rétroactions positives et négatives rendent compte des dynamiques de flux observées (Figure IV-4).

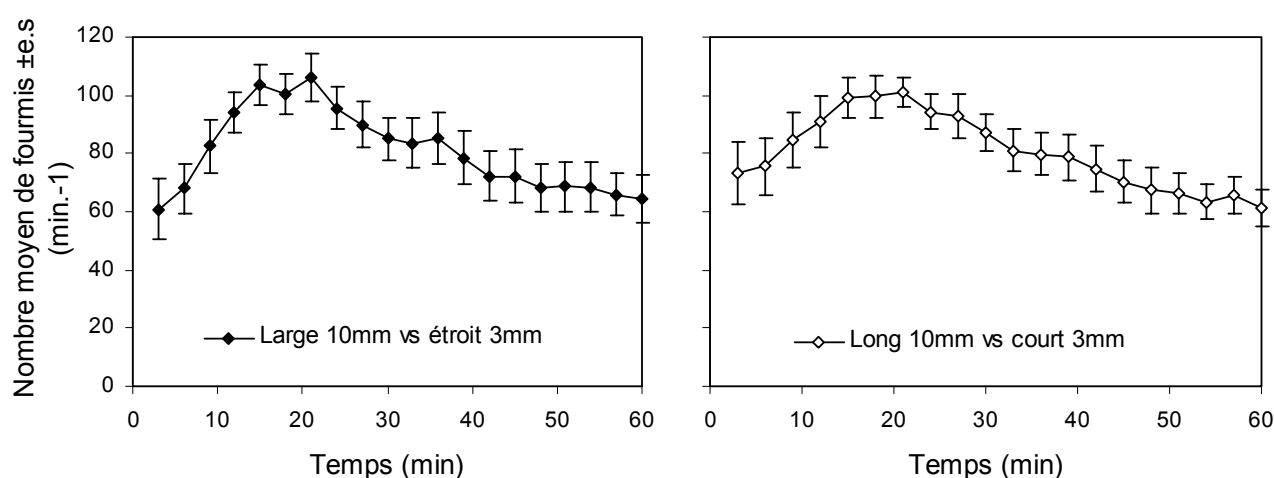


Figure IV-4 : Nombre moyen de fourmis par minute qui traversent les deux branches du pont dans les deux directions toutes les 3min. (large 10mm vs étroit 3mm N=15, long 10mm vs court 3mm N=15).

IV.4.1.2 Choix collectifs

IV.4.1.2.1 Organisation du trafic

Les fourmis empruntent majoritairement une des deux branches proposées pour les deux dispositifs utilisés (tests binomiaux significatifs pour 29 expériences sur 30)

Lorsque les fourmis sont confrontées à deux branches de longueur identique mais de largeur différente elles sélectionnent la branche large dans 11 expériences et la branche étroite dans 3 expériences (Figure IV-5a). Le nombre d'expériences qui se soldent par la sélection de la branche large n'est pas l'effet d'un choix aléatoire ($\chi^2=4.57$ ddl=1 $P=0.03$).

Lorsque les fourmis sont confrontées à deux branches de longueur et de largeur différentes, elles sélectionnent la branche longue et large dans 12 expériences et la branche courte et étroite dans 3 expériences (Figure IV-5b). Les fourmis empruntent majoritairement la branche longue et large aux dépens de la branche courte et étroite ($\chi^2=5.4$ ddl=1 $P=0.02$).

En considérant les deux dispositifs nous constatons que la largeur est le facteur prépondérant dans le choix effectué par la colonie, En effet au vu de nos résultats les longueurs utilisées ne semblent pas affecter la réponse collective ($\chi^2=0.009$ ddl=1 $P=0.924$).

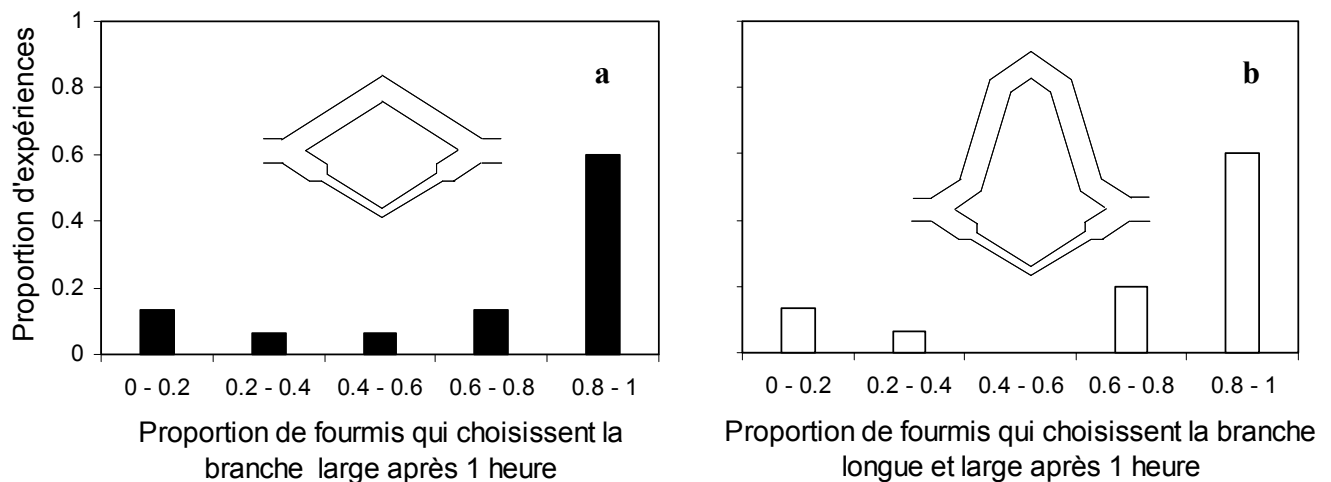


Figure IV-5 : Distribution des fréquences de proportion de fourmis qui choisissent (a) la branche large (N=15) lorsque les fourmis sont confrontées à deux branches de longueur identique et (b) la branche longue et large lorsque les fourmis sont confrontées à deux branches de longueur différente (N=15), un heure après le début de l'expérience.

IV.4.1.2.2 Influence du flux sur l'organisation du trafic

Dans le but d'évaluer l'importance du flux sur le choix d'une branche large que celle-ci soit longue ou courte, nous avons regroupé les données concernant les deux types de dispositif.

Lorsque nous comparons le nombre total de passages obtenus en fin d'expérience quand les fourmis sélectionnent la branche étroite (moyenne $\pm$ écart-type 4030 ± 818) et quand elles sélectionnent la branche large quelle que soit la longueur (5457 ± 1692), nous constatons une différence significative (Mann et Whitney $U=34$ $P=0.049$). Ceci suggère que lorsque le nombre de passages devient supérieur à une valeur critique les fourmis choisissent la branche la plus large.

La Figure IV-6 nous montre que lorsque le nombre de passages est supérieur à 5000 fourmis la quasi-totalité des expériences se soldent par la sélection de la branche large.

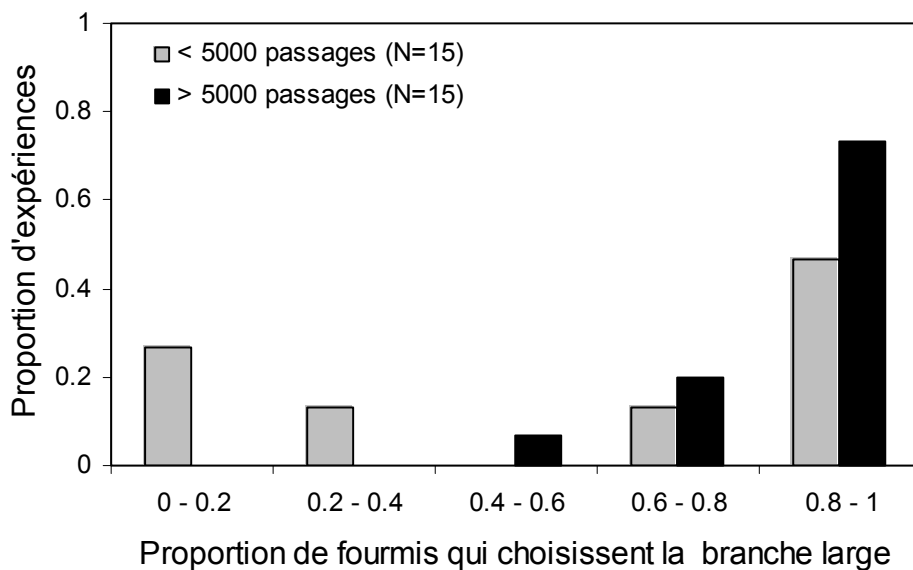


Figure IV-6: Distribution de la proportion de fourmis qui choisissent la branche large en fonction du nombre de passages obtenu en fin d'expériences. La valeur 5000 correspondant à la médiane de notre échantillon.

IV.4.1.2.3 Résumé

- La dynamique du flux est similaire quel que soit le dispositif utilisé et correspond à une dynamique classique de recrutement.
- Répartition asymétrique des flux pour les deux dispositifs.

- Choix de la branche large lorsque les fourmis sont confrontées à deux branches de largeur différente.
- La longueur de la branche large n'a pas d'influence sur le choix collectif.
- La répartition du trafic sur les branches varie en fonction de son intensité.

IV.4.2 Comportements individuels

IV.4.2.1 Probabilité de contact

Dans le but de comparer les probabilités de contact selon la direction de trajet et la largeur de branche considérée, nous avons utilisé le modèle de régression multiple suivant :

Nombre de Contacts = constante + b_1 branche + b_2 rencontre + b_3 direction + b_4 int1 + b_5 int2 + b_6 int3 + b_7 int4

Int1 : interaction entre largeur des branches et direction de trajet

Int2 : interaction entre largeur et nombre de rencontres

Int3 : interaction entre direction de trajet et nombre de rencontres

Int 4 : interaction entre direction de trajet, nombre de rencontres et largeur.

b_1 , b_2 , b_3 , b_4 , b_5 , b_6 et b_7 sont les coefficients de régression du modèle.

Les variables indépendantes catégorielles (largeur et direction) sont recodées en associant un nombre entier à chacune des modalités, la moyenne des nombres choisis devant être nulle (10mm=1 et 3mm=-1).

La variable indépendante continue (nombre de rencontres) est recodée sous une forme centrée, ceci est réalisé en soustrayant à chaque valeur la moyenne de la variable (Aiken et West 1991)

IV.4.2.1.1 1^{er} dispositif : Branche courte et large vs branche courte et étroite

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{7,313}=882.17$, $P<0.001$) et rend compte de 95.3% de la variance. Nous pouvons voir sur le Tableau IV-1 qu'il n'y a pas d'effet significatif de la direction de trajet sur le nombre de contacts. Les deux autres variables indépendantes : largeur de branche et nombre de rencontres ont un effet significatif sur le nombre de contacts. Quelle que soit la largeur de la branche, le nombre de contacts augmente

linéairement avec le nombre de rencontres. Pour un nombre de rencontres donné, le nombre de contacts est plus grand sur une branche étroite que sur une branche large.

De plus l'interaction entre largeur de branche et nombre de rencontres est significative ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression représentées sur la Figure IV-7 sont significativement différentes.

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

$$\text{Nombre de contacts} = 5.18 - 1.82 \text{ branche} + 0.55 \text{ rencontres} - 0.23 \text{ branche} * \text{rencontres}$$

Largeur : 1(10mm) ou -1(3mm)

Rencontre : nombre de rencontres – moyenne du nombre de rencontres

	Coefficient non standardisé: B	Coefficient standardisé β	t	P
Constante	5.18		41.70	<0.001
Direction de trajet	-0.11	-0.02	-0.88	0.38
Branche	-1.82	-0.28	-14.67	<0.001
Nombre de rencontres	0.55	0.68	34.72	<0.001
Rencontre * Branche	-0.23	-0.20	-14.88	<0.001
Direction * Rencontre	-0.02	-0.03	-1.53	0.13
Direction * Branche	0.01	0.00	0.08	0.94
Branche * Direction * Rencontre	-0.01	-0.02	-0.92	0.36

Tableau IV-1: Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le nombre de contacts, le nombre de rencontres, la direction du trajet et la largeur des branches.

Une analyse de régression supplémentaire est effectuée pour les jeux de données de chaque largeur ($F_{1,130}=6032.96$, $P<0.001$ et $F_{1,183}=898.57$, $P<0.001$ respectivement pour la branche étroite et la branche large). La pente des droites de régression (Figure IV-7) correspond à la probabilité de contact, ainsi on constate sur la figure que la probabilité de contact sur une branche étroite ($0.70 \pm IC_{0.95} 0.18$) est bien plus importante que sur une branche large ($0.31 \pm IC_{0.95} 0.19$). Lorsque la branche est plus large les fourmis s'évitent plus aisément, alors que sur la branche étroite elles sont pour ainsi dire inévitablement face à face.

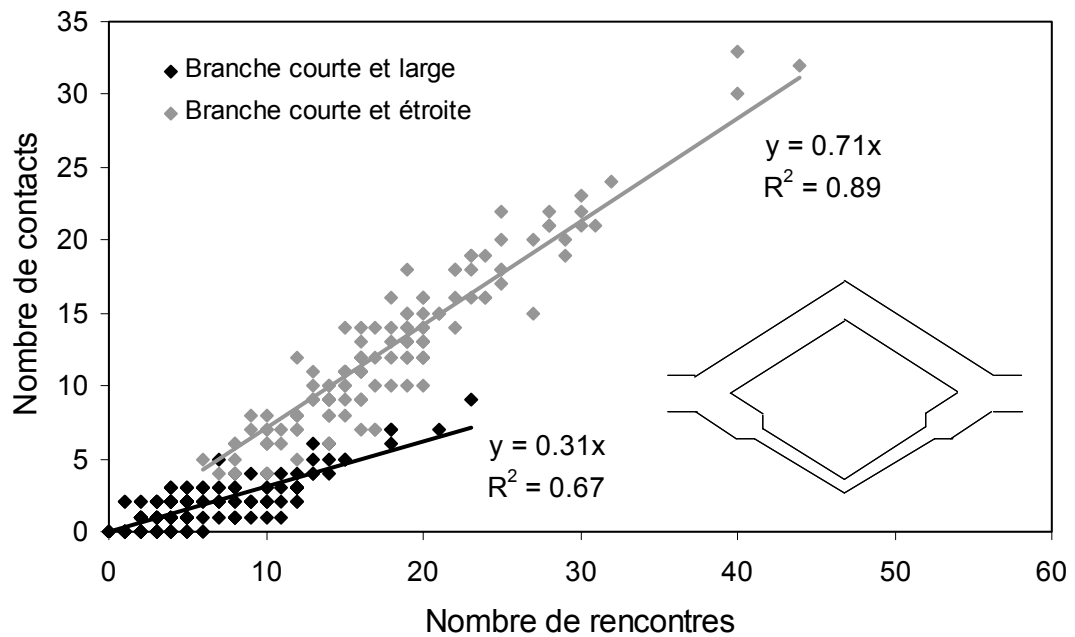


Figure IV-7 : Nombre de contacts par fourmis en fonction du nombre de fourmis rencontrées pour les deux largeurs de branche utilisées.

IV.4.2.1.2 2^e Dispositif : Branche longue et large vs branche courte et étroite

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{7,292}=925.91$, $P<0.001$) et rend compte de 95.8% de la variance. Nous pouvons voir sur le Tableau IV-2 qu'il n'y a pas d'effet significatif de la direction de trajet sur le nombre de contacts. Les deux autres variables indépendantes : largeur et longueur de branche et nombre de rencontres ont un effet significatif sur le nombre de contacts. Quelle que soit le type de branche, le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres. Pour un nombre de rencontres donné, le nombre de contacts est plus grand sur une branche étroite que sur une branche large.

De plus l'interaction entre le type de branche et le nombre de rencontres est significative ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression représentées sur la Figure IV-8 sont significativement différentes.

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

$$\text{Nombre de contacts} = 5.55 - 2.11 \text{ branche} + 0.55 \text{ rencontres} - 0.23 \text{ branche} * \text{rencontre}$$

Largeur et longueur : 1 (10mm et 120mm) ou -1 (3mm et 80mm)

Rencontre : nombre de rencontres – moyenne du nombre de rencontres

	Coefficient non standardisé: B	Coefficient standardisé β	t	P
Constante	5.55		48.68	<0.001
Direction de trajet	0.00	0.00	0.04	0.97
Branche	-2.11	-0.32	-18.50	<0.001
Nombre de rencontres	0.55	0.68	38.66	<0.001
Direction * Branche	0.13	0.02	1.16	0.25
Direction * Rencontre	0.00	0.00	0.18	0.86
Branche * Rencontre	-0.23	-0.20	-15.92	<0.001
Branche * Direction * Rencontre	0.01	0.01	0.85	0.39

Tableau IV-2: Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le nombre de contacts, le nombre de rencontres, la direction du trajet et la largeur des branches.

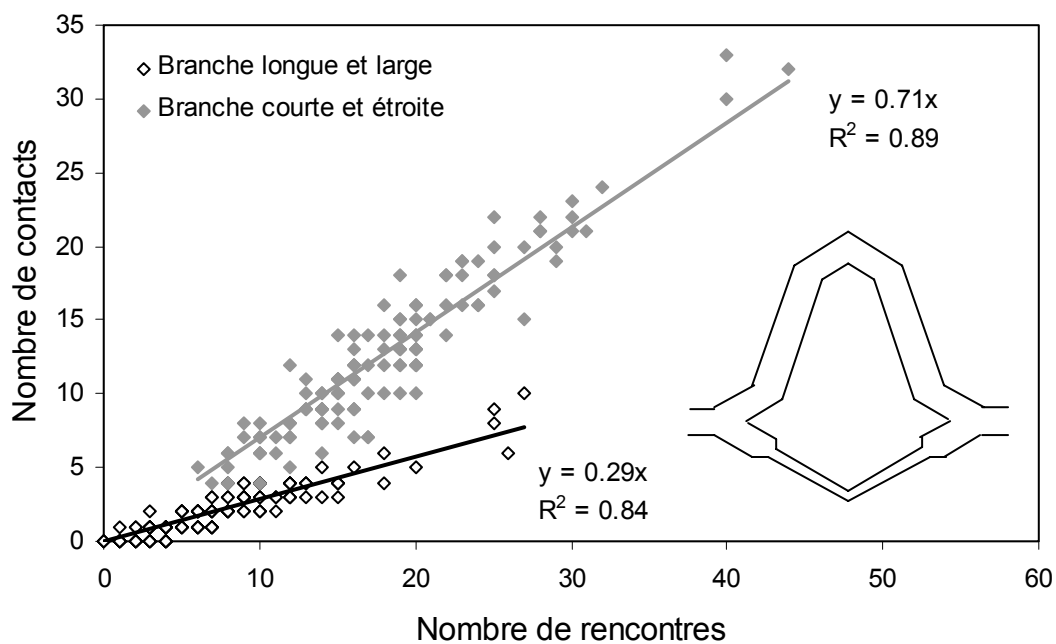


Figure IV-8: Nombre de contacts par fourmi en fonction du nombre de fourmis rencontrées pour les deux largeurs de branche utilisées.

Une analyse de régression supplémentaire est effectuée pour les jeux de données de chaque largeur ($F_{1,130}=6032.96$, $P<0.001$ et $F_{1,183}=1970.05$, $P<0.001$ respectivement pour la branche courte et étroite et la branche longue et large). La pente des droites de régression (Figure IV-8) correspond à la probabilité de contact, ainsi on constate sur la figure que la

probabilité de contact sur une branche courte et étroite ($0.71 \pm IC_{0.95} 0.18$) et bien plus importante que sur une branche longue et large ($0.29 \pm IC_{0.95} 0.13$).

IV.4.2.1.3 Effet longueur

Bien qu'il nous semble évident que la largeur soit le facteur responsable du nombre de contacts, nous ne pouvons conclure que la longueur n'a aucun rôle à jouer concernant la probabilité de contact.

Dans le but d'identifier l'effet longueur nous avons réalisé un nouveau modèle de régression multiple, au travers duquel nous avons comparé la branche longue et large et la branche courte et large :

$$\text{Contact} = \text{intersection} + b_1 \text{branche} + b_2 \text{rencontre} + b_3 \text{direction} + b_4 \text{int1} + b_5 \text{int2} + b_6 \text{int3} + b_7 \text{int4}$$

Int1 : interaction entre branche et direction de trajet

Int2 : interaction entre branche et nombre de rencontres

Int3 : interaction entre direction de trajet et nombre de rencontres

Int 4 : interaction entre direction de trajet, nombre de rencontres et branche.

$b_1, b_2, b_3, b_4, b_5, b_6$ et b_7 sont les coefficients de régression du modèle.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{7,344}=165.78, P<0.001$) et rend compte de 77.5% de la variance. Nous pouvons voir sur le Tableau IV-3 qu'il n'y a pas d'effet significatif de la direction de trajet sur le nombre de contacts.

Les deux autres variables indépendantes : longueur de branche et nombre de rencontres ont un effet significatif sur le nombre de contacts. Quelle que soit la longueur de la branche, le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres. Pour un nombre de rencontres donné, le nombre de contacts est plus grand sur une branche courte que sur une branche longue.

Néanmoins l'interaction entre longueur de branche et nombre de rencontres est non significative ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression représentées sur la Figure IV-9a (branche courte et large) et la Figure IV-9b (branche longue et large) ne sont pas significativement différentes. Nous pouvons donc conclure que les probabilités de

contact matérialisées par les pentes de la droite de régression sont identiques ($0.29 \pm IC_{0.95} 0.13$ et $0.31 \pm IC_{0.95} 0.19$ respectivement pour la branche courte et large et la branche longue et large).

	Coefficient non standardisé: B	Coefficient standardisé β	t	P
Constante	1.78		40.58	<0.001
Direction de trajet	0.07	0.04	1.53	0.13
Branches	-0.13	-0.07	-2.88	<0.001
Nombre de rencontres	0.32	0.89	33.14	<0.001
Direction * Branche	-0.01	-0.01	-0.27	0.79
Direction * Rencontre	-0.01	-0.03	-1.23	0.22
Branche * Rencontre	0.01	0.02	0.68	0.50
Branche * Direction * Rencontre	0.03	0.07	2.77	<0.001

Tableau IV-3: Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le nombre de contacts, le nombre de rencontres, la direction du trajet et la longueur des branches.

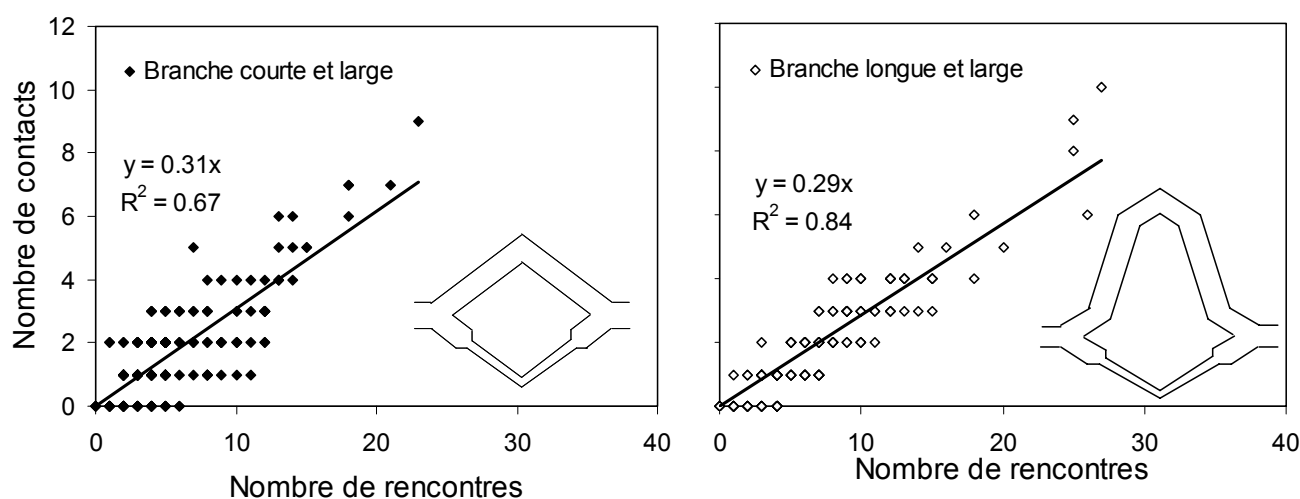


Figure IV-9 : Nombre de contacts par fourmi en fonction du nombre de fourmis rencontrées pour les deux longueurs de branche utilisées : courte (a) et longue (b).

Toutefois nous voyons sur le Tableau IV-3 qu'il y a un léger effet de l'interaction d'ordre 2 lorsque toutes les variables indépendantes sont considérées, néanmoins au vu des coefficients

de régression standardisés l'effet de cette interaction reste faible ($\beta=0.07$) comparé à l'effet du nombre de rencontres ($\beta=0.89$).

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

Nombre de contacts = $1.78 + 0.32\text{rencontres} - 0.13\text{branche} + 0.03\text{branche}*\text{direction}*\text{rencontre}$

Longueur : 1 (80mm) ou -1 (120mm)

Rencontre : nombre de rencontres – moyenne du nombre de rencontres

IV.4.2.1.4 Résumé

- Le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres.
- Le sens de déplacement qu'il soit vers le nid ou vers la source n'affecte nullement la probabilité de contact quelle que soit la branche considérée.
- La probabilité de contact est deux fois plus importante sur une branche étroite que sur une branche large que celle-ci soit longue ou courte.
- La longueur des branches n'a aucune influence sur la probabilité de contact.

IV.4.2.2 Temps de parcours

Le temps de parcours sur la branche dépend indubitablement de l'encombrement rencontré autour de la progression sur la branche, cet encombrement se matérialisant par le nombre de fourmis contactées tout au long du trajet.

IV.4.2.2.1 Effet de la direction de trajet

Nous avons dans un premier temps examiné si la durée du trajet varie en fonction de la direction de déplacement de la fourmi (vers le nid ou vers la source) et du nombre de fourmis contactées. Pour cela, nous avons utilisé le modèle de régression multiple suivant pour chaque branche utilisée (courte et large, courte et étroite, longue et large)

Temps de parcours = constante + $b_1\text{contact} + b_2\text{direction} + \text{contact} * \text{direction}$

b1, b2, b3 sont les coefficients de régression du modèle.

La variable indépendante catégorielle (direction) est recodée en associant un nombre entier à chacune des modalités. La variable indépendante continue (nombre de contacts) est recodée sous une forme centrée, ceci est réalisé en soustrayant à chaque valeur la moyenne de la variable.

Les modèles de régression linéaire multiple sont significatifs ($F_{3,181}=286.88$, $P<0.001$; $F_{3,128}=266.29$, $P<0.001$ et $F_{3,160}=178.22$, $P<0.001$) et rendent compte de 82.9%, 86.5% et 77.3% de la variance respectivement pour la branche courte et large, la branche courte et étroite et la branche longue et large.

Nous pouvons voir sur les Tableau IV-4, Tableau IV-5 et Tableau IV-1 qu'il n'y a pas d'effet significatif de la direction de trajet. Seul le nombre de contacts a un effet significatif sur le temps de parcours. De plus les interactions entre direction de trajet et nombre de contacts sont non significatives ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression pour chacune des directions de trajet ne sont pas significativement différentes.

Nos modèles de régression multiple peuvent s'écrire :

Temps de parcours = $4.14 + 0.82\text{contact}$ pour la branche courte et large

Temps de parcours = $13.5 + 0.84\text{contact}$ pour la branche courte et étroite

Temps de parcours = $6.13 + 0.81\text{contact}$ pour la branche longue et large

(Contact : nombre de contacts – moyenne du nombre de contacts)

Les fourmis qui se rendent à la source et celles qui en reviennent ont par conséquent des vitesses de déplacement équivalentes quel que soit le type de branche sur lequel elles se déplacent.

	Coefficient non standardisé: B	Coefficient standardisé β	t	P
constante	4.14		96.38	<0.001
Direction de trajet	-0.07	-0.05	-1.58	0.12
Nombre de contacts	0.82	0.91	29.03	<0.001
Contact * Direction	0.03	0.03	1.02	0.31

Tableau IV-4: Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le temps de parcours, le nombre de contacts et la direction du trajet pour la branche courte et large.

	Coefficient non standardisé: B	Coefficient standardisé β	t	P
constante	13.50		72.22	<0.001
Direction de trajet	-0.10	-0.02	-0.53	0.60
Nombre de contacts	0.84	0.94	27.73	<0.001
Contact * Direction	-0.04	-0.04	-1.24	0.22

Tableau IV-5: Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le temps de parcours, le nombre de contacts et la direction du trajet pour la branche courte et étroite.

	Coefficient non standardisé: B	Coefficient standardisé Bêta	t	P
constante	6.13		97.98	<0.001
Direction de trajet	-0.10	-0.06	-1.52	0.13
Nombre de contacts	0.81	0.87	22.92	<0.001
Contact * Direction	-0.02	-0.03	-0.69	0.49

Tableau IV-6: Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le temps de parcours, le nombre de contacts et la direction du trajet pour la branche longue et large.

IV.4.2.2.2 Effet branche

La distribution de nos données ne nous permet pas d'évaluer directement l'effet branche au travers d'un modèle de régression multiple. Nous constatons en effet sur la Figure IV-10 que le nuage de points correspondant aux données de la branche courte et étroite, est totalement disjoint des deux autres nuages de points qui correspondent respectivement aux branches larges courte et longue. Nous ne remplissons donc pas les conditions requises pour employer le modèle de régression multiple.

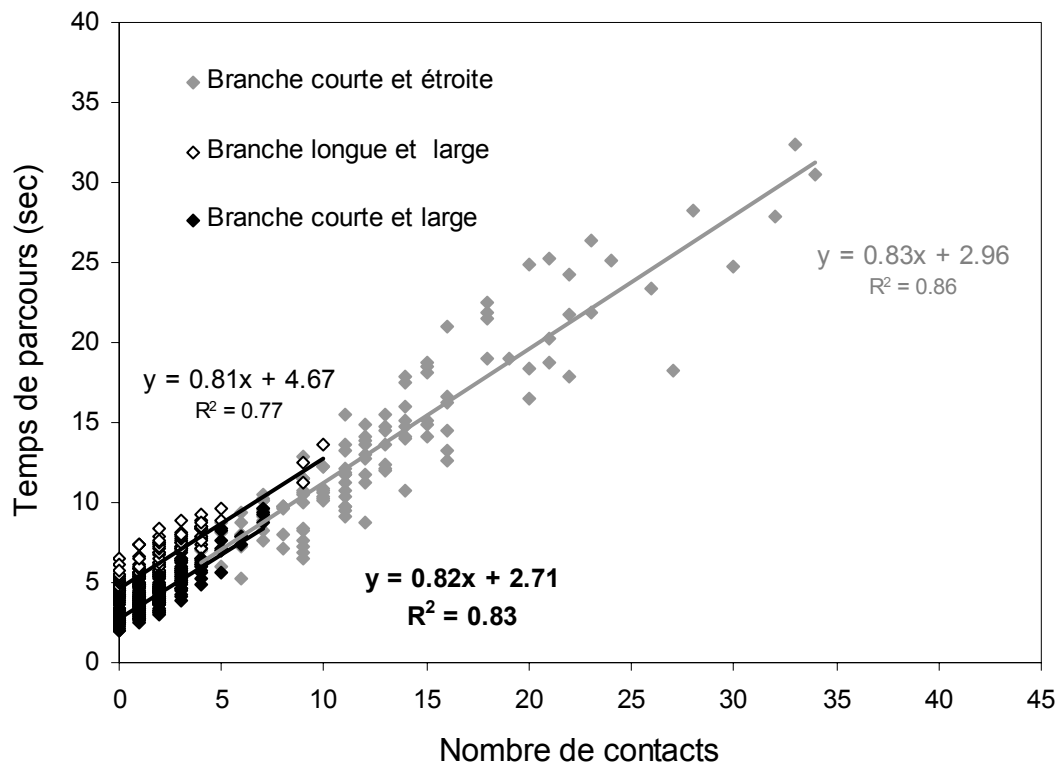


Figure IV-10: Temps de parcours des fourmis en fonction du nombre de contacts pour les 3 branches considérées (N=129 pour la branche courte et étroite N=182 pour la branche courte et large et N=161 pour la branche longue et large).

Par conséquent, une analyse de régression est effectuée pour les jeux de données de chaque largeur ($F_{1,128}=798.42$, $P<0.001$; $F_{1,181}=849.73$, $P<0.001$ et $F_{1,160}=529.22$, $P<0.001$ respectivement pour la branche courte et étroite, la branche courte et large et la branche longue et large). Les pentes des droites de régression (Figure IV-10) correspondent au temps perdu par interaction. Ainsi on constate sur la Figure IV-10 que le temps perdu par contact est identique quelle que soit la branche considérée ($0.83 \pm IC_{0.95} 0.06$, $0.82 \pm IC_{0.95} 0.06$ et $0.81 \pm IC_{0.95} 0.07$ respectivement sur une branche courte et étroite, une branche courte et large et une branche longue et large). Les temps de parcours sans contact (intersection de la droite de régression avec l'axe des ordonnées) sont identiques lorsque les branches sont de largeur différente mais de longueur égale ($b=2.96 \pm IC_{0.95} 0.82$ et $b=2.71 \pm IC_{0.95} 0.13$ respectivement pour la branche courte et étroite et la branche courte et large). La branche longue est caractérisée par un temps de parcours sans interaction plus long ($b=4.67 \pm IC_{0.95} 0.18$). Le temps minimal de parcours (sans contact) est proportionnel à la longueur : le rapport de ces temps minimaux (sans contact) est égal au rapport des longueurs.

IV.4.2.2.3 Résumé

- Le temps de parcours est linéairement relié au nombre de contacts.
- Le temps perdu par interaction est le même quelle que soit la longueur et la largeur de la branche.
- Le temps de parcours minimal (en l'absence de contact) est proportionnel à la longueur et ne dépend pas de la largeur de la branche.

IV.4.2.3 Modèle à partir des temps de parcours

IV.4.2.3.1 En théorie

Nous avons montré précédemment que le temps de parcours était directement relié au nombre de rencontres avec contact subies par la fourmi au cours de son trajet sur la branche.

En combinant les équations du temps du trajet en fonction du nombre de contacts et l'équation du nombre de contacts au nombre de rencontres, il apparaît immédiatement que quelle que soit le nombre de rencontres le temps de trajet sur la branche courte et large est toujours inférieur au temps sur la courte et étroite et sur la longue et large. Par contre pour un nombre de rencontres supérieur à 5, le temps de trajet sur la longue et large devient inférieur au temps sur la courte et étroite.

Théoriquement, pour un nombre de rencontres donné par exemple 10, si nous reprenons les droites de régression obtenues précédemment concernant la probabilité de contact, les nombres de contacts seraient : 6.8, 2.9 et 3.1 (Figure IV-11) respectivement pour une branche courte et étroite, pour une branche courte et large et pour une branche longue et large. Par conséquent, si on considère la relation qui lie le temps de parcours au nombre de contacts, les temps de parcours obtenus seraient respectivement égal à : 8.6, 5.2 et 7sec (Figure IV-12). Le temps de parcours sur une branche longue et large serait donc moins long que sur une branche courte et étroite.

Toutefois, si nous résolvons de la même manière les équations des droites de régression pour un nombre de rencontres égal à 5, les temps de parcours seraient égaux à 5, 5.8 et 5.8sec

respectivement pour une branche courte et étroite, pour une branche courte et large et pour une branche longue et large. Le temps de parcours serait donc pour cet exemple identique sur une branche courte et étroite et sur une branche longue et large.

De plus pour un nombre de rencontres égal à 1, les temps de parcours seraient respectivement égaux à 3.5, 3 et 4.9sec pour une branche étroite, pour une branche courte et large et pour une branche longue et large. Le temps de parcours serait donc présentement plus court sur une branche courte et étroite que sur une branche longue et étroite.

Le nombre de rencontres étant directement corrélé au flux, en raisonnant sur les temps de parcours τ nous pourrions éventuellement expliquer les réponses collectives obtenues en fonction du nombre de passages total.

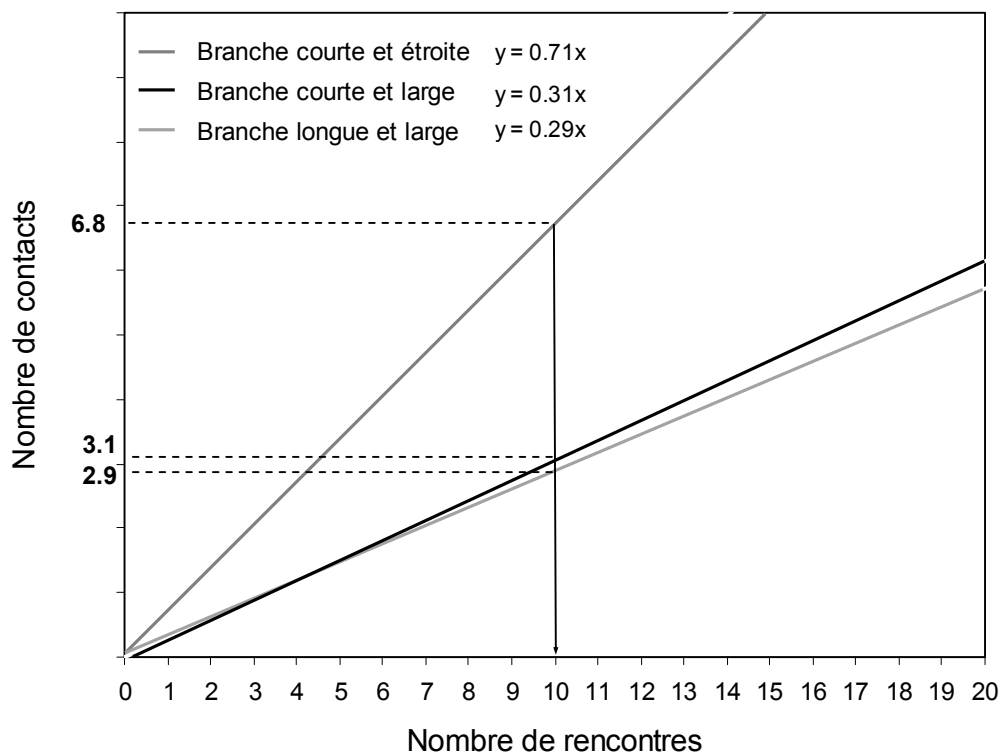


Figure IV-11 : Nombre de fourmis contactées en fonction du nombre de rencontres (fixé à 10 dans l'exemple traité) pour les trois branches utilisées.

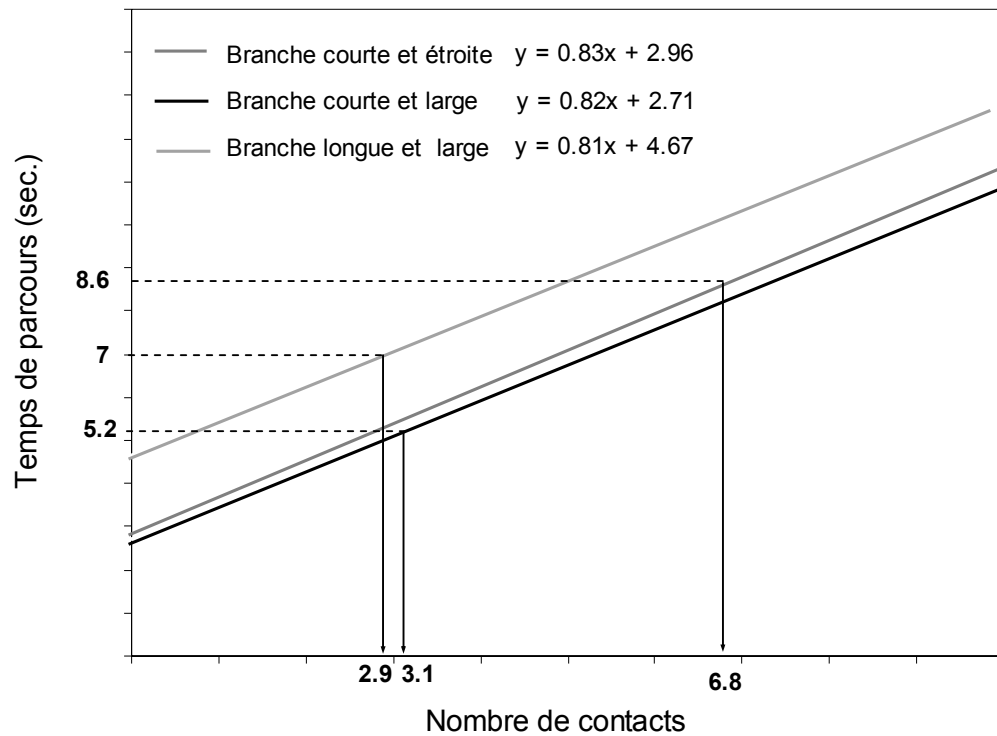


Figure IV-12 : Temps de parcours en fonction du nombre de contacts (obtenu pour 10 rencontres dans cet exemple) pour les trois branches utilisées.

IV.4.2.3.2 Simulations

IV.4.2.3.2.1 Paramètres considérés

Pour cela nous avons réalisé des simulations à partir de la fonction de choix en attribuant à chaque branche considérée un temps de parcours minimum (Figure IV-10): intersection des droites de régression avec l'axe des ordonnées):

$\tau = 3$ sec pour une branche courte étroite

$\tau = 2.7$ sec pour une branche courte large

$\tau = 4.7$ sec pour une branche longue et large

Nous avons également attribué une probabilité de contact ς à chaque branche :

$\varsigma = 0.7$ pour une branche courte étroite (Figure IV-9)

$\varsigma = 0.3$ pour une branche courte, large ou longue et large. (Figure IV-8 et Figure IV-9)

Chaque fourmi perd 0.8sec lors de chaque rencontre avec contact.

Nous avons utilisé des flux égaux et constants de sortie et de retour $=0.8$ fourmi par seconde. Ce flux correspondant au flux moyen obtenu pour la totalité de nos expériences.

Les autres paramètres pris en compte (fraction de pisteuse, temps d'évaporation, etc.) sont identiques à ceux utilisés au chapitre III.4.5 p145.

IV.4.2.3.2.2 Résultats des simulations

Lorsque nous réalisons des simulations prenant en compte simultanément le temps de parcours minimal requis pour traverser le pont ainsi que les probabilités de rencontres avec contact nous ne retrouvons pas des résultats conformes à ceux obtenus expérimentalement. En effet nous pouvons constater sur Figure IV-13a que dans les simulations la branche large est quasiment autant choisie que la branche étroite. Nous remarquons également sur la Figure IV-13b que la branche longue n'est pas sélectionnée de manière préférentielle comme nous l'avons observé lors de nos expériences.

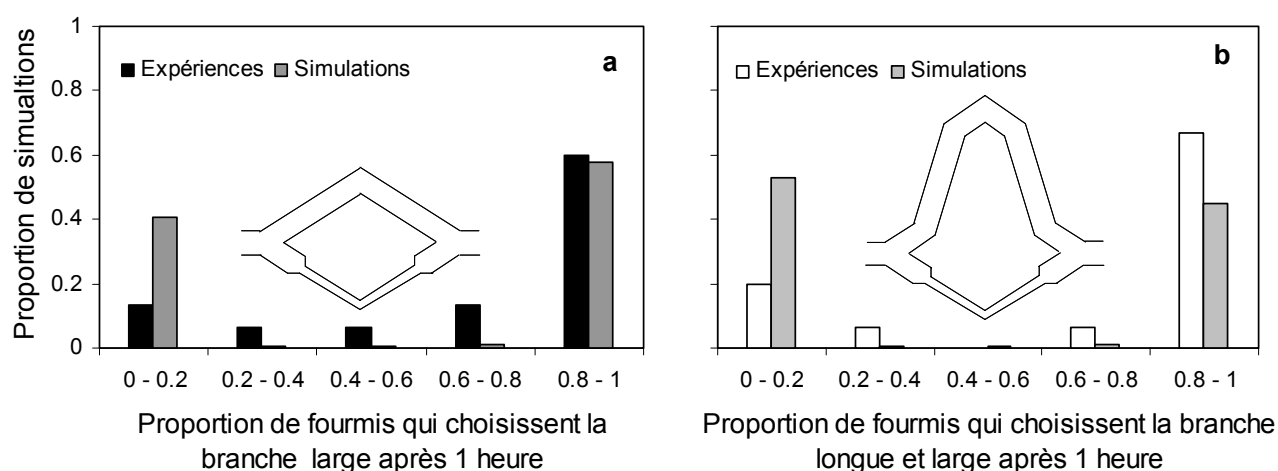


Figure IV-13: Résultats des simulations (N=10000 réalisations pour chaque condition expérimentale). Proportion de simulations qui se soldent par la sélection de la branche large lorsque les fourmis sont confrontées à deux branches de même longueur (a) et la branche longue et large lorsque les fourmis sont confrontées à deux branches de longueur différente (b).

IV.4.2.3.2.3 Conclusion

Le modèle ne permet pas de reproduire les réponses collectives observées, ceci suggérant que les temps de parcours ne sont pas suffisants pour expliquer les choix observés au cours de nos expériences. La suite de ce chapitre sera donc consacrée à l'identification des comportements qui sont responsables des réponses collectives relevées.

IV.4.3 Mise en place du choix collectif

IV.4.3.1 Mesures

Nous avons suivi la mise en place du choix collectif dans le but d'identifier les comportements individuels responsables de la réponse collective observée.

Nos analyses ont porté sur quatre expériences caractérisées par un choix collectif représentatif de la réponse collective observée pour nos 15 répétitions :

- Deux expériences (exp1 et exp2) pour lesquelles la branche large a été sélectionnée (premier dispositif)
- Deux expériences (exp3 et exp4) pour lesquelles la branche longue et large a été sélectionnée (deuxième dispositif)

Durant les dix première minutes de chaque expérience nous avons relevé les paramètres comportementaux suivants dans les deux directions aller et retour :

- Le temps correspondant au moment où la fourmi s'engage sur l'une des deux branches.
- Les contacts subis dans chaque zone du pont (Figure IV-14).
- Les demi-tours courts : demi-tours qui se produisent dans le voisinage immédiat du point de choix. Ils résultent de la perception de différences dans l'intensité de marquage chimique des branches (Beckers et col 1992b). Ces demi-tours sont considérés dans la zone d'entrée de la branche, 1.5cm après le point de choix.
- Les demi-tours longs : demi-tours qui résultent d'un changement de direction (éloignement de la direction source-nid) et sont liés à la géométrie du dispositif

expérimental (Beckers et col. 1992b). Ils sont comptabilisés dans la zone intermédiaire du pont.

- Les demi-tours induits : demi-tours qui résultent d'un contact entre deux fourmis.
- La direction suivie par les fourmis qui ont fait demi-tour : retour au point de départ (source ou nid) ou passage sur l'autre branche.

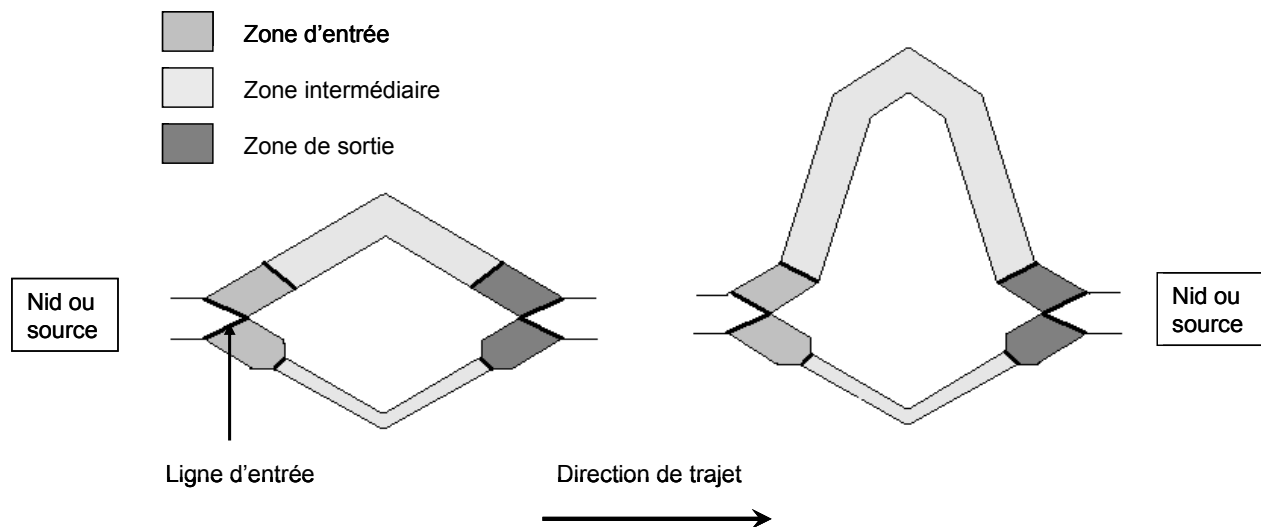


Figure IV-14: Découpage par zone des dispositifs utilisés pour l'étude de la mise en place des choix collectifs.

IV.4.3.2 Résultats

Les proportions d'événements relevés pour les deux expériences analysées : exp.1 et exp.2 (exp.3 et exp.4) étant significativement identiques pour le premier dispositif (deuxième dispositif), nous avons choisi de regrouper les données.

De même, l'occurrence des comportements ne présentant aucune différence significative en fonction de la direction de trajet considérée (aller et retour), nous avons également regroupé les données afin d'éviter de surcharger les tableaux.

IV.4.3.2.1 Avant la mise en place de la piste

IV.4.3.2.1.1 Remarques

La première partie de notre étude a été consacrée à l'analyse des comportements et des choix effectués par les fourmis durant les trois premières minutes de l'expérience, en d'autres termes à partir du moment où la première fourmi sort du nid jusqu'au moment où une fourmi chargée revient de la source. Au cours de ces trois premières minutes le flux est donc essentiellement composé de fourmis se dirigeant vers la source, par conséquent les demi-tours induits par un contact sont inexistantes.

Les fourmis appartenant à l'espèce *Lasius niger* ne déposent pas de phéromone lors de leur premier trajet vers la source, elles ne présentent un comportement de pistage que lorsqu'elles se sont alimentées, nous pouvons donc considérer que durant ces trois minutes aucune piste n'est encore établie.

IV.4.3.2.1.2 Résultats

La proportion de fourmis qui s'engagent sur chacune des branches n'est pas différente d'une proportion théorique égale à 0.5 ceci pour les deux dispositifs utilisés. (Tableau IV-7, Tableau IV-8). Nous ne constatons par conséquent aucune préférence pour l'une des deux branches en l'absence de piste.

Nous remarquons qu'environ la moitié des fourmis reviennent sur leurs pas avant d'avoir franchi la branche en son entier (Tableau IV-7, Tableau IV-8). La majorité des fourmis font demi-tour dans la zone d'entrée de la branche mis à part pour la branche longue où les fourmis font majoritairement demi-tour dans la zone centrale (Tableau IV-8). Ces demi-tours correspondent aux demi-tours longs décrits par Beckers et col. (1992b) et résultent d'un changement de direction (éloignement de l'axe source-nid). Les demi-tours au niveau de la zone de sortie sont rares quelle que soit la branche considérée (Tableau IV-7, Tableau IV-8).

Avant la mise en place de la piste		Branche courte et étroite	Branche courte et large	test du Khi deux (ddl=1)
Nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche		128	108	P=0.17* $\chi^2=0.05$
Proportion de fourmis qui traversent la branche dans toute sa longueur (/Nombre de fourmis engagées)		0.58	0.59	P=0.822+ $\chi^2=0.05$
Probabilité de demi-tours spontanés (/Nombre de fourmis qui s'engagent dans chaque zone)	zone d'entrée	0.31 (N=128)	0.32 (N=108)	P=0.891+ $\chi^2=0.02$
	zone intermédiaire	0.11 (N=88)	0.10 (N=73)	P=0.743+ $\chi^2=0.11$
	zone de sortie	0.05 (N=78)	0.03 (N=66)	P=0.547+ $\chi^2=0.36$

Tableau IV-7: Comportements et choix des fourmis durant les trois premières minutes de l'expérience en l'absence de piste pour le dispositif branche large vs branche étroite.* comparaison d'une distribution théorique à une distribution observée. + Comparaison de deux distributions observées.

Avant la mise en place de la piste		branche courte et étroite	Branche longue et large	test du Khi deux (ddl=1)
Nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche		116	124	P=0.606* $\chi^2=0.27$
Proportion de fourmis qui traversent la branche dans toute sa longueur (/Nombre de fourmis engagées)		0.57	0.46	P=0.091+ $\chi^2=2.87$
Proportion de demi-tours spontanés (/Nombre de fourmis qui s'engagent dans chaque zone)	zone d'entrée	0.26 (N=116)	0.24 (N=124)	P=0.765+ $\chi^2=0.09$
	zone intermédiaire	0.21 (N=86)	0.37 (N=94)	P=0.017+ $\chi^2=5.75$
	zone de sortie	0.03 (N=68)	0.03 (N=59)	P=0.885+ $\chi^2=0.02$

Tableau IV-8 : Comportements et choix des fourmis durant les trois premières minutes de l'expérience en l'absence de piste pour le dispositif branche longue et large vs branche courte et étroite. * comparaison d'une distribution théorique à une distribution observée. + Comparaison de deux distributions observées.

IV.4.3.2.2 Mise en évidence du choix

Les Figure IV-15 et Figure IV-16 illustrent deux exemples de mise en place du choix, respectivement pour la branche large et la branche longue et large. Le temps 0 correspond à la première fourmi qui revient sur le pont après s'être alimentée à la source. Nous constatons que pour les deux expériences au-delà de 150 secondes le choix est clairement établi entre les deux branches.

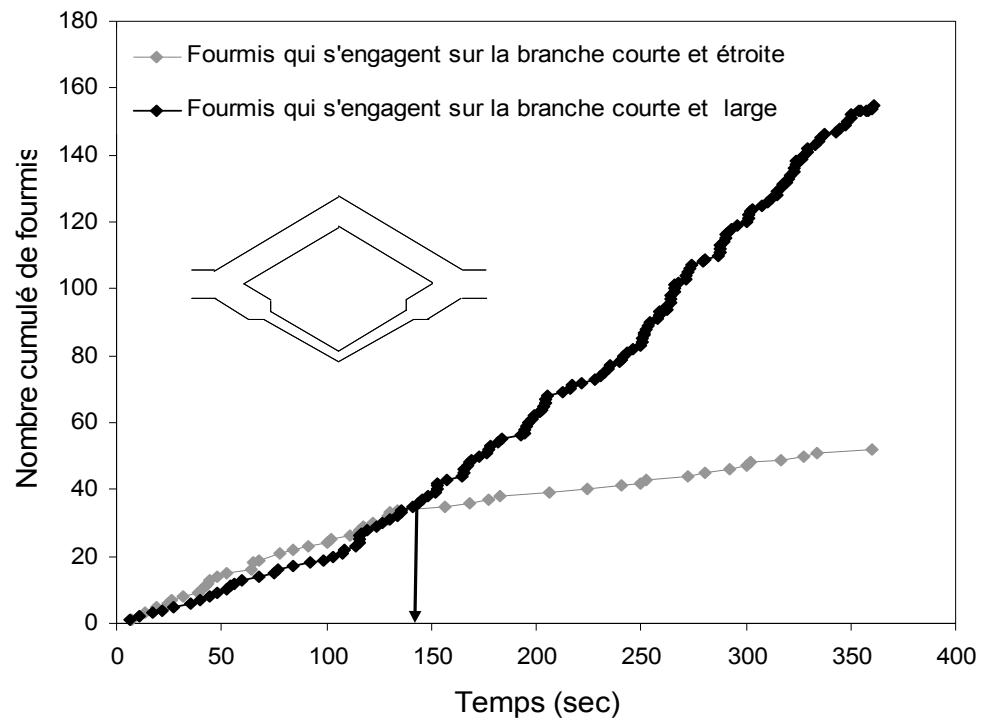


Figure IV-15 : Mise en place du choix pour une expérience branche courte et large vs branche courte et étroite
 Nombre cumulé de fourmis qui s'engagent sur chacune des branches au cours du temps dans les deux directions de trajet. La flèche signale le moment où se met en place le choix.

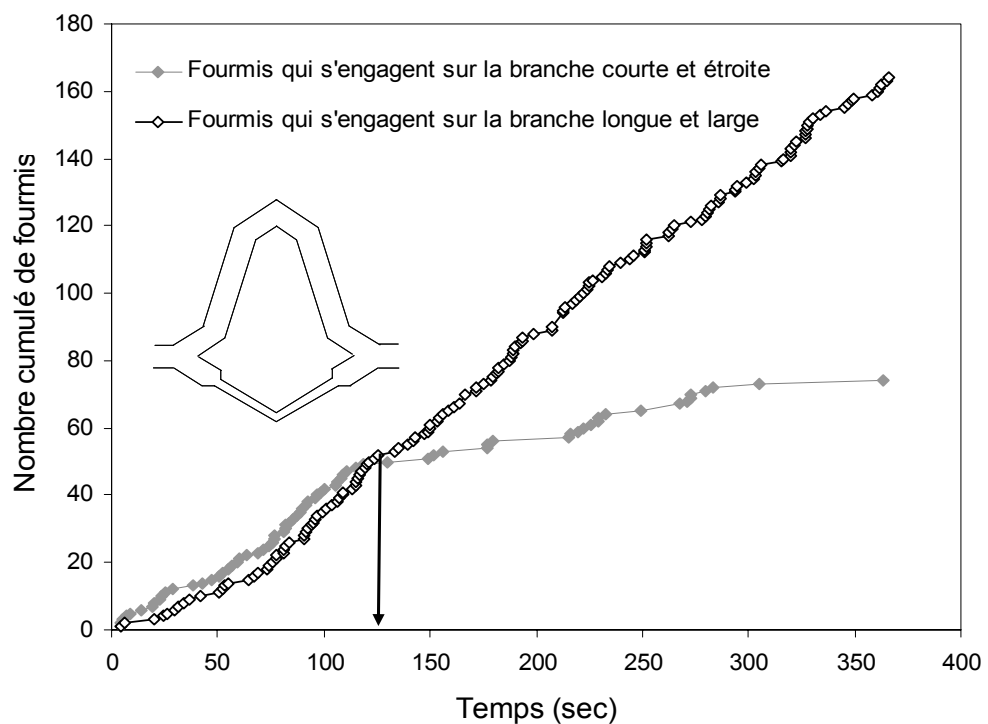


Figure IV-16 : Mise en place du choix pour une expérience branche longue et large vs branche étroite et courte :
 Nombre cumulé de fourmis qui s'engagent sur chacune des branches au cours du temps. La flèche signale le moment où se met en place le choix.

Nous allons donc séparer nos résultats en deux parties :

- La première partie sera consacrée à la mise en place du choix, nous relèverons les divers comportements et les choix de chaque fourmi dans chaque direction à partir du moment où la première fourmi revient de la source, cela jusqu'à 150secondes.
- La seconde partie sera consacrée à l'analyse des comportements et des choix une fois que la sélection est mise en place, cela pendant 200 secondes (de 150 à 350secondes)

IV.4.3.2.3 Avant la mise en place du choix

Nous constatons dans un premier temps que les flux se répartissent de manière équilibrée sur les deux branches, en effet la proportion de fourmis qui s'engagent sur chacune des branches n'est pas différente d'une proportion théorique égale à 0.5 (Tableau IV-9, Tableau IV-10). Toutefois contrairement aux trois premières minutes de l'expérience (où seul le flux aller est présent), nous constatons ici que les fourmis empruntant une branche courte et large ou une branche longue et large ont une plus grande probabilité de franchir la branche en son entier que lorsque celles-ci s'engagent sur la branche étroite (Tableau IV-9 et Tableau IV-10). Ceci s'explique par le nombre considérablement élevé de demi-tours induits par un contact observés sur la branche courte et étroite. En effet nous constatons que la proportion de demi-tours induits par un contact est approximativement dix fois plus importante sur une branche étroite comparée aux branches larges (Tableau IV-9 et Tableau IV-10). La majorité de ces demi-tours ont lieu dans la zone d'entrée au niveau du rétrécissement.

Concernant la proportion de demi-tours spontanés, nous remarquons que celle-ci est équivalente sur la branche courte et large et la branche courte et étroite. Toutefois comme nous l'avons montré lorsque la piste est absente, sur la branche longue et large la proportion de demi-tours spontanés dans la zone intermédiaire est significativement plus importante (Tableau IV-10), ceci résultant de la géométrie du dispositif.

Avant la mise en place du choix		Branche courte et étroite	Branche courte et large	test du Khi deux
Nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche		133	140	$P=0.672^*$ $\chi^2=0.18$
Proportion de fourmis qui traverse la branche dans toute sa longueur (/Nombre de fourmis engagées)		0.52	0.86	$P=0.004^+$ $\chi^2=8.29$
Proportion de demi-tours induits (/Nombre de contacts)	zone d'entrée	0.69 (N=62)	0.06 (N=35)	$P<0.001^+$ $\chi^2=16$
	zone intermédiaire	0.07 (N=60)	0.02 (N=60)	$P=0.188^+$ $\chi^2=1.72$
	zone de sortie	0 (N=62)	0 (N=35)	NA
Proportion de demi-tours spontanés (/Nombre de fourmis qui s'engagent dans chaque zone)	zone d'entrée	0.12 (N=133)	0.09 (N=140)	$P=0.408^+$ $\chi^2=0.68$
	zone intermédiaire	0.03 (N=116)	0.02 (N=127)	$P=0.636^+$ $\chi^2=0.22$
	zone de sortie	0 (N=112)	0.01 (N=124)	NA

Tableau IV-9: Comportements et choix de chaque fourmi avant la mise en place du choix, à partir du moment où la première fourmi revient de la source, cela jusqu'à 150secondes pour le dispositif branche large vs branche étroite.

* comparaison d'une distribution théorique à une distribution observée. + Comparaison de deux distributions observées.

Avant la mise en place du choix		branche courte et étroite	branche longue et large	test du Khi deux
Nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche		203	205	$P=0.921^*$ $\chi^2=0.010$
Proportion de fourmis qui traversent la branche dans toute sa longueur (/Nombre de fourmis engagées)		0.28	0.56	$P<0.001^+$ $\chi^2=32.84$
Proportion de demi-tours induits (/Nombre de contacts)	zone d'entrée	0.63 (N=140)	0.04 (N=72)	$P<0.001^+$ $\chi^2=66.85$
	zone intermédiaire	0.08 (N=144)	0.03 (N=174)	$P=0.061^+$ $\chi^2=3.52$
	zone de sortie	0 (N=140)	0 (N=72)	NA
Proportion de Demi-tours spontanés (/Nombre de fourmis qui s'engagent dans chaque zone)	zone d'entrée	0.17 (N=203)	0.1 (N=205)	$P=0.02^+$ $\chi^2=5.48$
	zone intermédiaire	0.06 (N=167)	0.33 (N=185)	$P<0.001^+$ $\chi^2=39.69$
	zone de sortie	0 (N=157)	0 (N=124)	NA

Tableau IV-10 : Comportements et choix de chaque fourmi avant la mise en place du choix, à partir du moment où la première fourmi revient de la source jusqu'à 150 secondes. Pour le dispositif branche longue et large vs branche et courte étroite. * comparaison d'une distribution théorique à une distribution observée. + Comparaison de deux distributions observées.

Nous notons également une différence significative entre la proportion de demi-tours spontanés observée dans la zone d'entrée sur la branche courte et étroite et la proportion obtenue sur la branche longue et large (Tableau IV-10). Les demi-tours spontanés qui ont lieu dans la zone d'entrée résultent de la perception de différences dans l'intensité de marquage chimique des branches (Beckers et col. 1992b). La mise en place du choix est plus précoce (avant 150secondes) pour les expériences de choix entre branches courte et étroite et branche longue et large (Figure IV-16). Par conséquent une différence de concentration en phéromone entre les deux branches peut déjà être perceptible pas les fourmis et peut donc expliquer cette proportion plus élevée de demi-tours sur la branche courte et étroite (Tableau IV-10).

IV.4.3.2.4 Choix établi

Nous remarquons dans un premier temps que les flux ne se répartissent plus de manière aléatoire entre les deux branches, en effet la proportion de fourmis qui s'engagent sur chacune des branches est différente d'une proportion théorique égale à 0.5 (Tableau IV-11 et Tableau IV-12).

Nous constatons que la majorité des fourmis qui s'engagent sur la branche choisie (branche courte et large et branche longue et large) la parcourent entièrement (Tableau IV-11 et Tableau IV-12). A l'inverse les fourmis qui choisissent de s'engager sur la branche courte et étroite n'ont qu'une faible probabilité de la traverser entièrement, d'une part en raison du faible marquage de la piste sur cette branche et d'autre part en raison des contacts survenant dans la zone d'entrée. En effet on remarque que la proportion de demi-tours induits est très importante sur la branche courte et étroite et que celle-ci ne varie pas avec la mise en place du choix (comparaison des tableaux Tableau IV-9et Tableau IV-10 avec les Tableau IV-11 et Tableau IV-12). La proportion de demi-tours spontanés sur la branche courte et étroite quant à elle a augmenté avec la mise en place du choix (comparaison des tableaux Tableau IV-9et Tableau IV-10 avec les Tableau IV-11 et Tableau IV-12).

La fréquence de demi-tours longs que l'on retrouve principalement sur la branche longue et large a considérablement diminuée avec la mise en place du choix et le renforcement de la piste qui va guider les ouvrières tout au long de leur parcours sur la branche (Tableau IV-12).

Choix établi		branche courte et étroite	branche courte et large	test du Khi deux
Nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche		124	605	P<0.001* $\chi^2=317$
Proportion de fourmis qui traversent la branche dans toute sa longueur (Nombre de fourmis engagées)		0.48 (N=124)	0.94 (N=605)	P<0.001+ $\chi^2=174$
Proportion de demi-tours induits (/Nombre de contacts)	zone d'entrée	0.75 (N=12)	0.01 (N=233)	P<0.001+ $\chi^2=166$
	zone intermédiaire	0 (N=16)	0.03 (N=286)	NA
	zone de sortie	0 (N=12)	0.01 (N=233)	NA
Proportion de demi-tours spontanés (/Nombre de fourmis qui s'engagent dans chaque zone)	zone d'entrée	0.38 (N=124)	0.02 (N=605)	P<0.001+ $\chi^2=167$
	zone intermédiaire	0.14 (N=77)	0.02 (N=590)	P<0.001+ $\chi^2=21.2$
	zone de sortie	0.01 (N=66)	0.002 (N=581)	NA

Tableau IV-11: Comportements et choix de chaque fourmi lorsque le choix est établi, à partir de 150sec jusqu'à 350secondes pour le dispositif branche large vs branche étroite. * comparaison d'une distribution théorique à une distribution observée. + Comparaison de deux distributions observées.

Choix établi		branche courte et étroite	branche longue et large	test du Khi deux
Nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche		106	517	P<0.001* $\chi^2=189.4$
Proportion de fourmis qui traversent la branche dans toute sa longueur (/Nombre de fourmis engagées)		0.24 (N=106)	0.86 (N=517)	P<0.001+ $\chi^2=174$
Proportion de demi-tours induits (/Nombre de contacts)	zone d'entrée	0.68 (N=22)	0.04 (N=164)	P<0.001+ $\chi^2=75.98$
	zone intermédiaire	0.13 (N=36)	0.03 (N=344)	P=0.001+ $\chi^2=10.37$
	zone de sortie	0 (N=22)	0 (N=164)	NA
Proportion de demi-tours spontanés (/Nombre de fourmis qui s'engagent dans chaque zone)	zone d'entrée	0.46 (N=106)	0.004 (N=517)	P<0.001+ $\chi^2=245.9$
	zone intermédiaire	0.17 (N=57)	0.1 (N=515)	P=0.01+ $\chi^2=21.2$
	zone de sortie	0 (N=47)	0 (N=464)	NA

Tableau IV-12: Comportements et choix de chaque fourmi lorsque le choix est établi, à partir de 150sec jusqu'à 350secondes pour le dispositif branche longue et large vs branche courte et étroite. * comparaison d'une distribution théorique à une distribution observée. + Comparaison de deux distributions observées.

IV.4.3.2.5 Evolution temporelle du choix

Nous constatons sur les Figure IV-17 et Figure IV-18 à titre d'illustration que l'augmentation du nombre de demi-tours suit l'évolution du nombre de fourmis qui s'engagent sur la branche courte et étroite. En effet nous pouvons voir qu'à chaque augmentation du trafic sur la branche courte et étroite nous avons en réponse une augmentation du nombre de demi-tours. Nous constatons en effet que la proportion de demi-tours induits reste constante.

Nous remarquons également que le nombre de demi-tours comme nous l'avons vu précédemment est beaucoup moins important sur la branche large que celle-ci soit longue ou courte

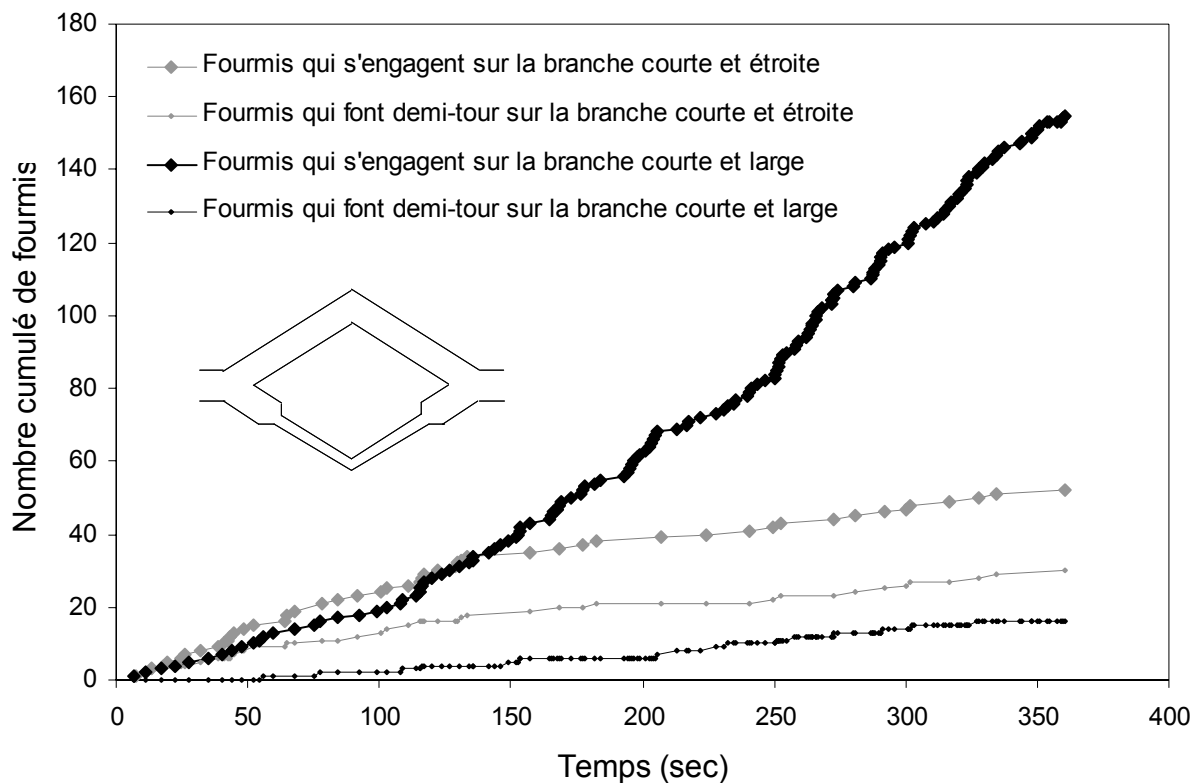


Figure IV-17 : Mise en place du choix pour une expérience branche large vs branche étroite. Nombre cumulé de fourmis qui s'engagent sur chacune des branches au cours du temps et nombre cumulé de demi-tours.

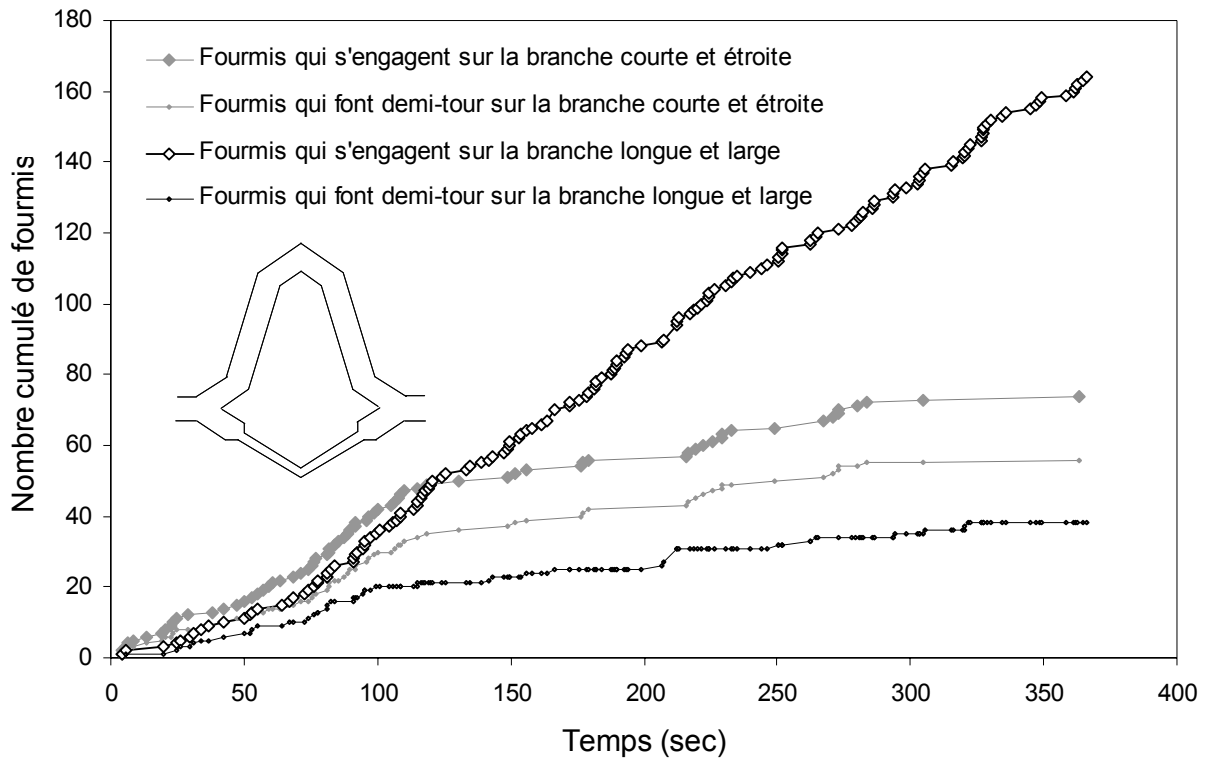


Figure IV-18 : Mise en place du choix pour une expérience branche longue et large vs branche courte et étroite. Nombre cumulé de fourmis qui s'engagent sur chacune des branches au cours du temps et nombre cumulé de demi-tours.

IV.4.3.3 Modèle incluant les demi-tours

IV.4.3.3.1 Modèle

Dans ce modèle, comme dans la version de base, les fourmis qui arrivent au point de choix j s'engagent sur la branche i avec une probabilité F_{ij} . Les modifications apportées sont les suivantes : sur la branche, lorsque deux fourmis se croisent, elles ont une certaine probabilité d'entrer en contact et chacune d'elles a alors une probabilité γ d'effectuer un demi-tour et de retourner à son point d'origine (nid ou source). En réalité après un demi-tour les fourmis ont une certaine probabilité de retourner sur l'autre branche et non pas de revenir à leur point d'origine (source ou nid). Ceci est peu fréquent lors de la mise en place du choix, nous négligerons donc ces événements afin de simplifier le modèle.

Dans le modèle les fourmis qui font demi-tour reviennent au point de départ sans pister. Cette hypothèse de non pistage suite à un demi-tour est basée sur une observation de Beckers et col. (1992b).

Nous avons inséré dans le modèle les probabilités (par contact) de demi-tours induit observées expérimentalement à savoir $\gamma=0.7$ pour la branche étroite et $\gamma=0.05$ pour la branche large et la branche longue et large.

Nous avons attribué à chaque branche considérée un temps de parcours minimum (intersection des droites de régression avec l'axe des ordonnées, Figure IV-10):

$\tau = 3$ sec pour une branche courte étroite

$\tau = 2.7$ sec pour une branche courte large

$\tau = 4.7$ sec pour une branche longue et large

Nous avons également attribué une probabilité de contact ς à chaque branche :

$\varsigma=0.7$ pour une branche courte étroite (Figure IV-9)

$\varsigma=0.3$ pour une branche courte, large ou longue et large. (Figure IV-8 et Figure IV-9)

Chaque fourmi perd 0.8sec lors de chaque rencontre avec contact.

Nous avons utilisé des flux égaux et constants de sortie et de retour $\phi=0.8$ fourmi par seconde. Ce flux correspondant au flux moyen obtenu pour la totalité de nos expériences.

Les autres paramètres pris en compte (fraction de pisteuse, temps d'évaporation, etc.) sont identiques à ceux utilisés au chapitre III p111.

IV.4.3.3.2 Résultat des simulations

Nous constatons sur la Figure IV-19 que le modèle incluant les demi-tours nous permet de reproduire qualitativement les réponses collectives obtenues expérimentalement. En premier lieu lorsque les fourmis ont le choix entre deux branches d'égale longueur mais de largeur différente elles choisissent significativement la branche large. En second lieu lorsqu'elles ont le choix entre deux branches de longueur et de largeur différentes, elles sélectionnent préférentiellement la branche longue et large aux dépens de la branche courte et étroite.

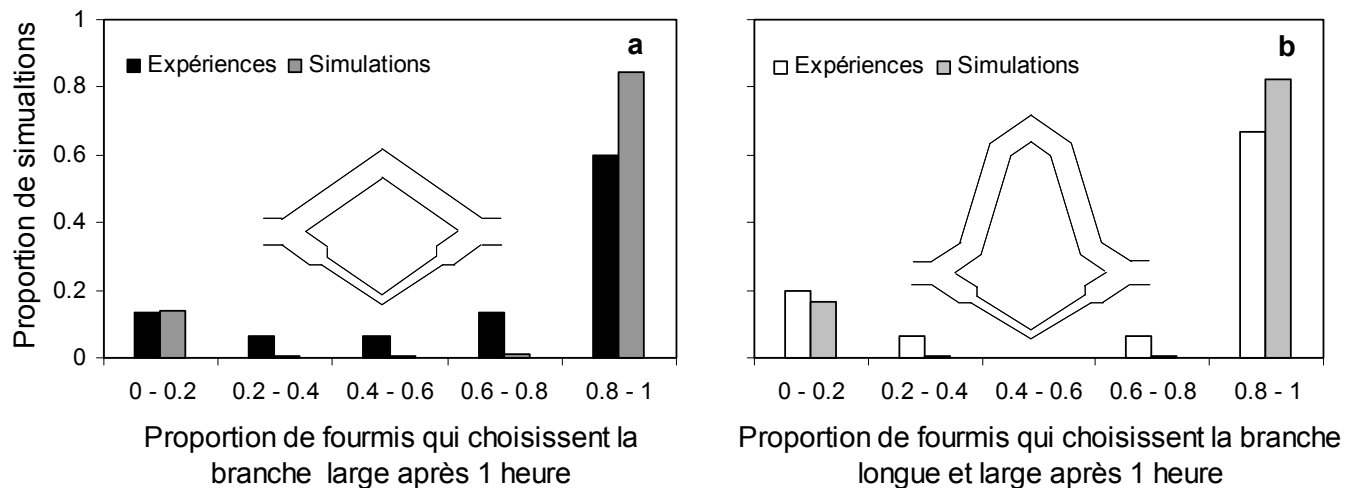


Figure IV-19: Résultats des simulation (N=10000 pour chaque condition expérimentale). Proportion de simulations qui se soldent par la sélection de la branche large (a) et la branche longue et large (b).

Nous avons également réalisé de simulations avec un nouvelle valeur de flux : $\phi=0.4$ fourmi/sec, cette valeur correspondant à la moitié du flux moyen obtenu pour nos expériences (Figure IV-20). Nous constatons alors que le nombre de simulations qui se soldent par la sélection de la branche longue et large n'est pas beaucoup plus élevé que le nombre de simulations qui se soldent par la sélection de la branche étroite Ceci confirme que lorsque le nombre de passages devient supérieur à une valeur critique les fourmis choisissent alors la branche la plus large.

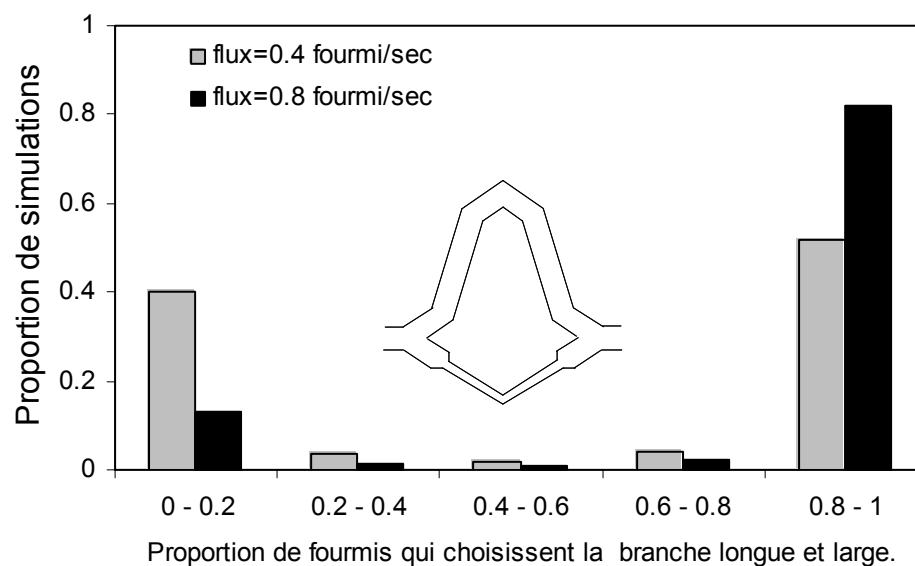


Figure IV-20 : Proportion de simulations qui se soldent par la sélection de la branche longue et large. Résultats des simulation (N=10000 pour chaque plage de flux).

Nous avons ensuite modifié le rapport de longueur entre la branche étroite et la branche longue et large (longueur de la branche longue et large / longueur de la branche courte et étroite). Dans nos expériences nous avons un rapport de 1.5, nous avons alors réalisé des simulations avec une rapport de 4. Nous constatons sur la Figure IV-21 que lorsque la longueur de la branche augmente le choix n'est plus aussi évident. Nous pouvons voir en effet que la branche longue et large n'est plus choisie qu'à 60% lorsque le rapport de longueur est de 4 contre 80% lorsque le rapport de longueur est de 1.5.

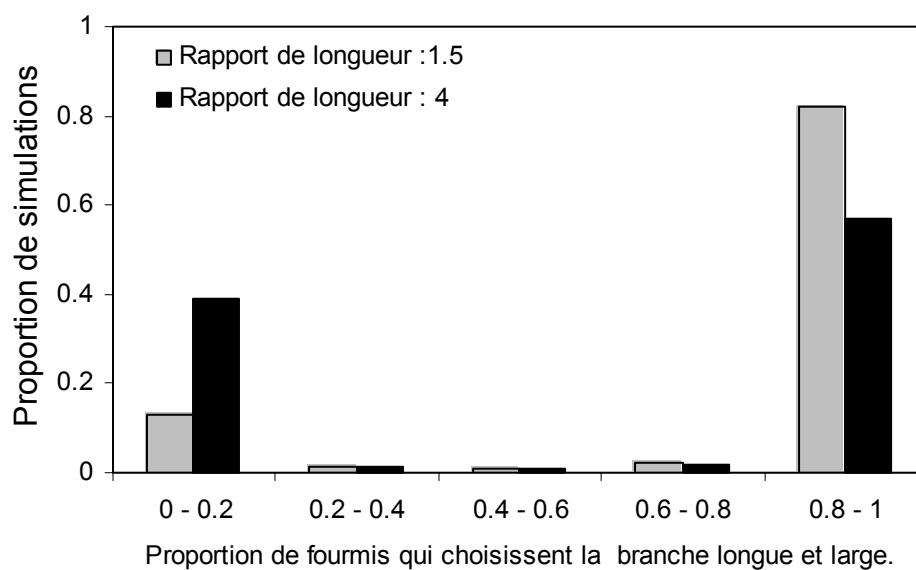


Figure IV-21 : Proportion de simulations qui se soldent par la sélection de la branche longue et large. Résultats des simulation (N=10000 pour chaque rapport de longueur).

IV.5 DISCUSSION

IV.5.1 Réponse collective

Les colonies de fourmis évitent donc clairement les chemins les plus encombrés et privilégient l'utilisation des chemins larges même si cela les contraint à faire des détours. Les décisions collectives observées dépendent de l'intensité du flux comme nous l'avons vu dans le chapitre III p111 (Dussutour et col. 2004). Lorsque les flux sont relativement faibles les fourmis choisissent aléatoirement soit la branche étroite soit la branche large. A l'inverse lorsque les flux sont supérieurs à une certaine valeur, les fourmis choisissent de manière préférentielle la branche large. La largeur est donc, au même titre que la longueur (Beckers et col. 1992b) un paramètre déterminant des décisions prises au niveau collectif. De plus pour les longueurs choisies et leur rapport dans nos expériences, le paramètre largeur a une influence plus grande que le paramètre longueur sur les choix collectifs effectués par la colonie. Les prédictions du modèle quant à l'augmentation de la longueur du chemin large nous indiquent que la largeur demeure un paramètre prépondérant dans les choix collectifs. En effet nous constatons que si le chemin large est quatre fois plus long que le chemin étroit les fourmis choisissent quasi-aléatoirement l'un des deux chemins comme si ces derniers étaient « équivalents ». Jones et Gathorne-Hardy (1995) montrent chez les termites de l'espèce *Hospitalitermes hospitalis* que les individus focalisent leur activité de fourragement sur les arbres de plus grande largeur, offrant une plus grande surface plane. De plus, ces auteurs n'observent aucune corrélation entre la distance de l'arbre pris pour cible et la largeur de celui-ci, en d'autres termes les termites sectionnent des arbres de grand diamètre quelle que soit la distance qui les séparent du nid. Néanmoins, l'étude menée par Denny et col. (2001) concernant la maximisation de l'apport de nourriture au nid indique chez *Formica rufa* que dans une expérience de choix binaire les individus ignorent un chemin long et large (18mm) qui traduit un coût au niveau temporel mais non au niveau énergétique, au profit d'une tige de faible diamètre (10mm) qui demande un investissement énergétique plus grand mais un coût temporel moindre. Toutefois ces résultats sont à prendre avec précaution d'une part au vu du faible nombre de répétitions (N=6) et d'autre part le matériel utilisé pour construire les deux branches n'était pas de même nature, or certains auteurs (Wilson 1962, Detrain et col. 2001, Jeanson et col. 2003b) ont démontré que le substrat du chemin en jouant sur l'évaporation ou l'absorption de la phéromone peut influencer les choix collectifs.

IV.5.2 Temps de parcours et interactions

Lors des analyses individuelles nous avons pu mettre en évidence que le nombre de contacts était linéairement lié au nombre de rencontres et ceci quelle que soit la branche considérée. Toutefois la largeur du chemin a un effet considérable, sur la probabilité de contact puisque celle-ci est multipliée par un facteur 2 entre un chemin étroit et un chemin large. A l'opposé, la longueur du chemin, ce qui n'est sans doute pas surprenant, n'a aucun effet significatif sur la probabilité de contact.

Les contacts subis au cours du trajet affectent significativement le temps de parcours et la relation qui lie ces deux facteurs est linéaire. Le temps perdu lors d'un contact ne diffère pas selon la largeur et la longueur de la branche. Le temps de parcours minimal n'est pas affecté par la largeur du chemin et il est proportionnel à la longueur du chemin.

Les analyses concernant les temps de parcours et les contacts nous indiquent que pour un faible nombre de contacts, le temps de parcours sera plus grand sur la branche longue et large que sur la branche courte et étroite. Néanmoins, dès que le nombre de contacts excède une certaine valeur le temps de parcours sur une branche étroite devient bien plus long que sur une branche longue et large.

Toutefois, le modèle basé sur les temps de parcours et la probabilité de contact ne nous permet pas de reproduire les réponses collectives observées. Cette étude confirme les résultats obtenus par Beckers et col. (1992b) lors de l'étude de la sélection du chemin le plus court. En effet, ces auteurs montrent que le temps de parcours, couplé au marquage bidirectionnel, ne sont pas des paramètres suffisants pour expliquer la sélection du chemin le plus court, à l'inverse de ce que l'on observe chez *Linepithema humile* (Goss et col. 1989). Ces différences ne reposent sans doute pas sur des capacités intrinsèquement différentes entre les espèces, mais sur des différences quantitatives qui caractérisent le déplacement et le comportement des ouvrières des différentes espèces. Néanmoins, Devigne (2003) met en évidence que le temps de parcours a un rôle prépondérant lorsque la différence de distance entre les deux chemins est considérable (facteur 4) ce qui ne s'avère pas être le cas dans nos expériences (facteur 1.5). Ces résultats ne sont en rien contradictoires car le dispositif de Devigne, bien qu'il s'agisse également d'un choix binaire, est très différent concernant les processus d'amplification qu'il met en jeu. En effet dans ce dernier cas, il s'agit de deux sources et de deux chemins qui n'ont en commun qu'un seul point de choix (dispositif en Y). En laissant de côté le problème des

demi-tours, lorsqu'une fourmi choisit une branche elle la renforcera automatiquement à son retour. Au contraire dans nos dispositifs (pont en losange) une fourmi ayant emprunté à l'aller une branche peut très bien renforcer l'autre branche à son retour. L'utilisation du modèle que nous avons utilisé montre clairement la difficulté de sélection d'un chemin par rapport aux travaux de Devigne et tout particulièrement pour des sélections basées uniquement sur des différences de distances.

Beckers et col. (1992b) démontrent que les facteurs prépondérants permettant la sélection du chemin le plus court repose sur les demi-tours résultant d'un changement de direction et de la modulation de la quantité de phéromone déposée en fonction de la géométrie du dispositif c'est-à-dire de la déviation par rapport à l'axe central nid-source. Nous avons effectivement observé de nombreux « demi-tours longs » sur la branche longue comparée aux branches courtes que celles-ci soient larges ou étroites. Néanmoins, le raisonnement sur les demi-tours longs devrait privilégier le choix de la branche étroite aux dépens de la branche longue et ce n'est pas ce que l'on observe. De plus les demi-tours longs étant quasi inexistantes sur les branches courtes (large ou étroite) ils ne devraient pas influencer le choix pour la branche large lorsque les deux chemins proposés sont de taille identique.

IV.5.3 Paramètre lié à l'encombrement

Les paramètres liés à l'encombrement se résument aux rencontres avec contact et aux comportements qui en résultent. Nous avons en effet observé qu'une grande partie des rencontres avec contact se soldaient par le demi-tour de l'une des congénères impliquées dans la rencontre. Cette probabilité s'avère beaucoup plus importante lorsque les individus se déplacent sur la branche courte et étroite que sur la branche large (courte ou longue). De plus, la probabilité de demi-tour induit par un contact n'est pas constante sur toute la longueur de la branche, elle s'avère considérable au niveau de la zone d'entrée et relativement réduite dans les autres zones de la branche. Nous avons également constaté que la probabilité de faire demi-tour n'était pas égale pour les deux individus impliqués dans la rencontre. En effet nous avons pu noter que seule la fourmi qui se situe au niveau de la zone d'entrée effectue un demi-tour suite à une rencontre avec contact. C'est donc une fois de plus (voir chapitre IIIp111 et Vp217, Dussutour et col. 2004), la fourmi qui en a la possibilité c'est-à-dire qui se situe dans la zone

large qui fait demi-tour ou s'écarte pour laisser la voie libre à la fourmi située sur la partie étroite.

Nous avons pu constater à l'aide du modèle qu'une partie essentielle du processus de sélection réside dans la rétroaction négative matérialisée par les demi-tours induits. Ce paramètre d'encombrement constitue un feed-back négatif qui va favoriser l'utilisation de la branche large et ainsi limiter et prévenir les problèmes d'encombrement qui pourraient se produire sur la branche étroite. Nous montrons ici une nouvelle fois que l'amplification via la piste engendre sa propre régulation. En effet le recrutement au travers du marquage chimique encourage les congénères à s'engager sur les branches marquées mais repousse simultanément au travers d'interactions que l'on peut qualifier de conflictuelles, les fourmis qui s'engagent sur une zone encombrée et favorise ainsi le choix de la branche la plus large. Nous pouvons ainsi parler d'autorégulation comme nous l'avons vu pour les mécanismes de poussée lors du chapitre III p111 (Dussutour et col. 2004).

La comparaison de nos résultats théoriques et expérimentaux présentés dans ce chapitre et ceux du chapitre précédent attirent l'attention sur les conditions de sélection ou changement de configuration du flux suivant que nous nous trouvons dans des situations symétriques ou asymétriques. Ainsi dans le problème de deux chemins présentant des largeurs comparables, nous avons montré que les demi-tours associés aux poussées à l'entrée du pont et le passage sur l'autre branche jouaient un rôle essentiel. Dans ce chapitre où nous nous intéressons à une situation asymétrique que nous pouvons qualifier de moins exigeante. Les demi-tours induits sont alors suffisants pour expliquer la sélection d'une branche.

Enfin, nos résultats montrent clairement que dans le cas de *Lasius niger*, l'influence et la modulation des paramètres comportementaux jouent un rôle essentiel dans ces configurations de ponts en losange et qu'à l'opposé, les temps de trajets jouent un rôle secondaire.

IV.5.4 Choix optimal ?

Si nous raisonnons en terme d'optimisation des temps de trajet et donc de maximisation de l'apport de nourriture au nid (Oster et Wilson 1978), nous pouvons suggérer que pour de faibles flux la colonie a tout intérêt à sélectionner la branche courte et étroite. Le nombre de contacts étant lié au flux, pour des flux excédant une certaine valeur les fourmis bénéficieront

davantage de l'utilisation de la branche longue. Néanmoins ce raisonnement ne s'avère vrai que dans le cas où les flux demeurent stables dans le temps. En effet, si les flux diminuent drastiquement, l'utilisation de la branche longue et large ne s'avèrera plus du tout avantageuse. Or nous savons que les fourmis telles que *Lasius niger* peuvent être piégées par la première piste établie. En effet, il a été démontré chez *Lasius niger* lors de la sélection de la source la plus riche que lorsque deux sources de concentration différente sont proposées, la source la moins concentrée (0.1M) étant introduite en premier lieu et la source la plus concentrée (1 M) en différé (après un délai de 40 minutes), la colonie n'est plus capable de rediriger son activité de récolte vers la source la plus concentrée (Beckers et col. 1990) mais reste piégée par la piste préétablie. De même chez une autre espèce de fourmis *Linepithema humile*, Goss et col. (1989) ont mis en évidence que lorsque les fourmis n'avaient accès à la branche courte qu'après avoir établi une piste sur la branche longue, la colonie s'avérait incapable de rediriger son activité sur la branche courte. Néanmoins, il est important de noter que ces expériences ont été réalisées sur des temps relativement courts. Nous pouvons dès lors aisément supposer qu'après un certain temps, considérant l'évaporation de la phéromone et peut-être d'autres mécanismes comportementaux, les fourmis puissent rediriger leur choix sur l'autre chemin.

IV.5.5 Intégration de plusieurs paramètres lors du fourragement

La grande majorité des expériences réalisées jusqu'à présent sur les choix collectifs ne faisaient systématiquement varier qu'un seul paramètre de manière à caractériser les facteurs pouvant intervenir dans les décisions collectives (revue Detrain et col. 1999). Toutefois, les fourmis fourrageant dans le milieu naturel sont incontestablement confrontées à des choix impliquant de nombreux paramètres (Detrain et col. 1999). Il paraît fondamental de déterminer l'influence de ces différents paramètres lorsqu'ils sont appariés. Certains auteurs (Nonacs 1990, Nonacs et Dill 1991) ont par exemple montré que les fourmis de l'espèce *Lasius pallitarsis* ignoraient le risque associé au fourragement lorsque les sources de nourriture offertes sont de grande qualité. A l'opposé, lorsque la nourriture proposée est de faible qualité le danger devient le facteur prépondérant dans la mise en place du recrutement. De même de nombreux auteurs ont démontré le lien existant entre richesse d'une source et distance séparant le nid de la source de nourriture, les colonies sont en effet beaucoup plus sélectives lorsqu'elles fourragent sur de longues distances (*Pogonomyrmex rugosus* et *Pogonomyrmex barbarus* Davidson 1978, *Messor barbarus* Detrain et col. 2000).

Il nous paraît essentiel à l'heure actuelle d'intégrer les différents paramètres jouant un rôle dans la sélection d'une source de nourriture, pour mieux comprendre les stratégies utilisées dans l'environnement naturel. De nombreuses combinaisons peuvent être analysées en exploitant notre méthodologie. Nous pourrions par exemple confronter encombrement et richesse d'une source de nourriture ou encore longueur d'un chemin et richesse d'une source de nourriture.

ORGANISATION
TEMPORELLE
DU TRAFIC CHEZ
LA FOURMI
LASIUS NIGER

« Pour rouler au hasard, il faut être seul. Dès qu'en est deux, on va toujours quelque part. »

Alfred Hitchcock

V ORGANISATION TEMPORELLE DU TRAFIC.

RÉSUMÉ

Dans les chapitres précédents la colonie avait le choix entre deux alternatives afin de se rendre à l'aire de fourragement. Dans ce chapitre nous étudions l'organisation du trafic lorsque la colonie ne dispose plus que d'un seul chemin pour rejoindre la source de nourriture. Nous avons utilisé des ponts de deux largeurs différentes. Le premier pont qualifié de « large » où les encombrements sont inexistantes. Le deuxième pont utilisé est constitué de deux zones larges ou « sas d'accès » une à l'entrée et une à la sortie du pont, et d'une partie étroite qui favorise la formation d'encombrements entre ces deux sas.

Nous avons mis en évidence dans un premier temps que les flux obtenus sur les deux ponts sont identiques et ne semblent donc pas être affectés par l'encombrement. Suite à ce résultat nous avons analysé l'organisation temporelle du trafic afin de comprendre comment le flux pouvait être conservé sur un pont étroit malgré les encombrements qu'il occasionne. L'analyse temporelle des passages des fourmis dans les deux directions nous a permis dans un premier temps de mettre en évidence la formation de groupes désynchronisés sur les ponts étroits et l'inexistence de ceux-ci sur les ponts larges. Dans un second temps nous avons pu déterminer que ces groupes se forment au niveau des deux sas d'accès.

Une analyse fine des comportements individuels au niveau des deux sas d'accès nous a permis d'identifier les règles comportementales qui sont à l'origine de la formation de ces groupes. Nous avons en effet montré que la majorité des individus qui tentent d'accéder à la partie étroite du pont cèdent la priorité aux individus qui se déplacent en direction opposée. Le ralentissement provoque une accumulation d'individus au niveau du sas d'accès. Lorsque la voie est finalement libre, les fourmis ainsi réunies s'engagent séquentiellement sur la partie étroite du pont formant ainsi un groupe. Le groupe formé traverse le pont et atteint alors le deuxième sas d'accès où il obtient à son tour la priorité. Les règles de priorité mises en évidence au cours de nos expériences sont parfaitement symétriques, en d'autres termes, les mécanismes observés sont identiques que l'individu arrive du nid où de la source. La mise en place de groupes désynchronisés permet de fluidifier le trafic en limitant le nombre d'interactions.

V.1 INTRODUCTION

Un système qui ne pourrait régler son propre fonctionnement en permanence est exposé à des risques d'emballement ou au contraire d'étouffement. C'est pourquoi dans la plupart des systèmes ayant une certaine pérennité on observe un ou plusieurs mécanismes d'autorégulation. Ce phénomène a été mis en évidence chez la fourmi lors du recrutement vers une source de nourriture dans le chapitre IIIp111. Les mécanismes de régulation mis en jeu permettent aux fourmis d'utiliser deux chemins pour aller à la source de nourriture de manière à éviter les encombrements. Mais que se passerait-il si les fourmis n'avaient qu'un chemin à leur disposition et qu'elles ne pouvaient en modifier la largeur ? La colonie serait-elle capable d'éviter les problèmes liés aux encombrements sur la piste et ainsi éviter les perturbations qui pourraient être occasionnées par une densité trop importante d'individus ?

Les mécanismes de régulation mis en jeu permettent aux fourmis d'utiliser deux chemins pour aller à la source de nourriture de manière à éviter les encombrements. Mais que se passerait-il si les fourmis n'avaient qu'un chemin à leur disposition et qu'elles ne pouvaient en modifier la largeur ? La colonie serait-elle capable d'éviter les problèmes liés aux encombrements sur la piste et ainsi d'éviter les perturbations qui pourraient être occasionnées par une densité trop importante d'individus ?

Certains travaux (Oliver 1989, revue Helbing 2004) ont démontré qu'à grande densité des effets densité-dépendants indésirables peuvent se manifester et se traduire par des dysfonctionnements au sein du groupe, affectant plus ou moins sérieusement les individus qui le composent. Le premier exemple d'effet de masse autodestructeur rapporté par Grassé (1968), a été étudié en 1920 par Georges Bohn et Anna Drzewina. Ces auteurs montrent que, lorsqu'un grand nombre de *Convoluta* (vers de l'ordre des plathelminthes, turbellariés) sont immergées dans l'eau avec du chlorure de potassium, elles meurent peu de temps après par cytolysse. A l'opposé, si le nombre de *Convoluta* est faible, la résistance au chlorure de potassium augmente fortement. Lorsque les *convoluta* encore vivantes passent à proximité d'un amas formé par les individus déjà cytolysés, elles s'immobilisent et meurent. Une densité trop importante, en amplifiant ce phénomène, génère des effets de masse qui se montrent alors autodestructeurs. D'autres exemples sont donnés dans la littérature où l'augmentation de densité, au contraire, augmente la survie des individus et leur résistance aux stress (Grassé, 1968). Depuis 1920 les travaux sur les effets de masse se sont multipliés, particulièrement chez l'homme qui est

fréquemment victime de mouvements de foule dont l'issue s'avère parfois tragique (Eliot et Smith 1993 : mouvements de panique dans les stades chez l'homme). Une réflexion sur les mécanismes des dynamiques qui les animent est nécessaire, car les phénomènes et les mouvements de masse sont rapides et violents : la foule ne fonctionne pas comme une addition des individualités, mais comme un véritable ensemble. C'est pourquoi les mouvements de foules sont si destructeurs et les paniques tellement à craindre. À partir de règles d'interactions simples et en faisant varier des paramètres tel que la taille des individus, leur vitesse, et leur "résistance mécanique" à la pression de la foule, les scientifiques sont parvenus à réaliser des simulations très réalistes de mouvement de fuite et de panique dans divers types d'espaces (stade, couloir, carrefour, etc.) (Helbing et col. 2000a, Burstedde et col. 2001, Kirchner et Schadschneider 2002, Takimoto et Nagatani 2003, revue Helbing sous presse). Ils ont pu ainsi observer des phénomènes bien connus comme l'apparition de « bouchons » dans les flux de piétons lorsque la densité et la vitesse moyenne des individus dépassent un certain seuil. Ces phénomènes d'encombrement sont particulièrement fréquents lorsque les individus se déplacent en direction opposée dans des couloirs.

Ces situations peuvent se rencontrer dans la nature, par exemple chez les fourmis lorsqu'elles se déplacent à l'intérieur du nid. Rasse (1999) a montré chez *Lasius niger* que le diamètre des galeries pouvait varier de 0.2 à 1cm, alors que la largeur même d'une ouvrière est de 2mm. Nous pouvons dès lors imaginer que des problèmes d'encombrement doivent survenir au sein de ces galeries lorsque les fourmis reviennent d'une source de nourriture abondante qui peut déclencher un recrutement explosif. Les déplacements peuvent également être contraints par les caractéristiques de l'environnement lorsqu'ils prennent place sur des branches d'arbres, ce qui est par exemple le cas chez *Lasius niger* qui exploite activement des colonies de pucerons (chapitre II p93). Dans ce dernier cas, les fourmis ne peuvent agir sur l'environnement en le modifiant pour faciliter le passage, comme c'est le cas dans le nid où les fourmis peuvent élargir les galeries en fonction de l'intensité du trafic (Berghoff 2002).

Cependant, la plupart des travaux sur l'approvisionnement alimentaire, à quelques exceptions près (Burd et col. 2002, Burd et Aranwela 2003, Couzin et Franks 2003), n'ont pas pris en compte les différents phénomènes d'encombrement et ont donc ignoré le rôle des interactions conflictuelles induites par le trafic et l'exploitation des ressources. Néanmoins, certains auteurs ont mis en évidence l'influence que peut avoir l'encombrement à la source sur la dynamique du processus de recrutement (*Solenopsis invicta* Wilson 1962, *Atta cephalotes* Jaffe et Howse 1979, *Tetramorium impurum* Verhaeghe 1982, *Linepithema humile*, Halley et

Elgar 2001). Ils montrent en effet que l'encombrement au niveau de la source de nourriture provoque l'apparition de délai dans le recrutement, étant donné que les fourmis qui n'ont pas accès à la nourriture ne participent pas au recrutement. Verhaeghe et Deneubourg (1983) suggèrent que ces délais seraient responsables des oscillations temporelles amorties relevées lors du recrutement chez *Tetramorium impurum*. L'encombrement sur la piste pourrait-il provoquer de oscillations semblables? En d'autres termes, si l'organisation spatiale des flux est impossible du fait des contraintes environnementales, pourrait-on observer une organisation temporelle des flux, comme cela a déjà été mis en évidence chez les piétons (Helbing sous presse)? Helbing et col. (2004) ont montré dans des simulations et des expériences préliminaires (Helbing et col. sous presse) que des phénomènes d'oscillation se mettent en place lorsque les piétons sont contraints de se déplacer dans un couloir qui se rétrécit brusquement. Ils suggèrent que l'alternance des flux permet d'éviter des bouchons qui pourraient se produire au milieu du couloir par l'arrivée simultanée des flux progressant en direction opposée. Nous pouvons par conséquent nous demander dans quelle mesure des phénomènes similaires peuvent se produire chez les fourmis.

Nous allons, à l'aide de dispositifs très simples, contraindre les fourmis à se déplacer sur des ponts n'offrant qu'un seul chemin pour se rendre à la source de nourriture. Les phénomènes d'encombrement seront induits par la modification de la largeur du chemin proposé. Dans un premier temps nous caractériserons l'organisation qui se met en place et dans un second temps nous identifierons les mécanismes responsables de cette organisation.

V.2 OBJECTIFS ET PLAN DU CHAPITRE

L'objectif principal de ce chapitre est de mettre en évidence un ajustement de l'organisation du trafic en fonction du niveau d'encombrement.

- L'analyse portera en premier lieu sur le niveau collectif :
 - Evaluer les conséquences de l'encombrement sur la dynamique et la valeur du flux.
Nous nous attendons à observer une diminution significative du flux sur des ponts étroits.
- En second lieu, nous analyserons les comportements individuels susceptibles d'être responsables des dynamiques collectives observées.
 - Identifier les effets de l'encombrement sur l'occurrence des interactions, les vitesses de déplacement, etc.

V.3 MATERIELS ET METHODES

V.3.1 Condition d'élevage

Nous avons réalisé les expériences sur 4 colonies récoltées sur le campus de l'Université Paul Sabatier à Toulouse en 2002. Chaque colonie est subdivisée en sous-groupes expérimentaux de 1000 individus en moyenne, sans reine et sans couvain. Nous avons ainsi obtenu 15 colonies expérimentales que nous avons élevées à température ambiante (25°C) et selon une photophase de 12 heures (8h/20h). Les ouvrières, la reine et le couvain restant sont conservés et serviront de « stock » dans le but de maintenir constant l'effectif de nos groupes expérimentaux.

Les nids sont composés d'une boîte ronde de 100mm de diamètre, dont le fond est couvert par une fine couche de plâtre maintenu humide par une mèche de coton plongeant dans un réservoir d'eau placé sous la boîte (Figure V-1). Ils sont connectés à une aire de fourragement constituée par une boîte de 130mm de diamètre dont les bords sont enduits de Fluon® afin d'éviter que les fourmis ne s'échappent. Les dimensions des nids utilisés sont réduites au maximum de manière à limiter la taille de l'aire de fourragement et ainsi accélérer le phénomène de recrutement par un effet de confinement.

En dehors des périodes expérimentales les groupes expérimentaux sont nourris *ad libitum* et ont accès à des sources de nourriture solide à base d'œuf, d'hydrates de carbone et de vitamines (Bhatkhar & Withcombs 1970), à des vers de farine (*Tenebrio molitor*) et à de l'eau.

V.3.2 Expériences

Chaque expérience est précédée d'une période de jeûne de cinq jours, l'eau demeurant à disposition. Au début de l'expérience, le nid est connecté par un pont à une aire de récolte (6cm²) sur laquelle on dispose 5mL d'eau sucrée (1 M) (Figure V-1) dans une cavité creusée dans un bloc de cire. Afin d'éviter les phénomènes d'encombrement à la source, la cavité est en forme d'étoile à 4 branches maximisant ainsi le périmètre et permettant à un grand nombre

de fourmis de boire simultanément. L'expérience est entièrement filmée durant une heure. Le temps zéro correspond à l'arrivée de la première fourrageuse sur le pont.

L'influence des facteurs environnementaux (indices visuels, odeurs, courant d'air, etc.) a été minimisée par l'emploi d'une enceinte blanche (L* l* h : 100*80*80cm) éclairée par quatre néons de 60W.

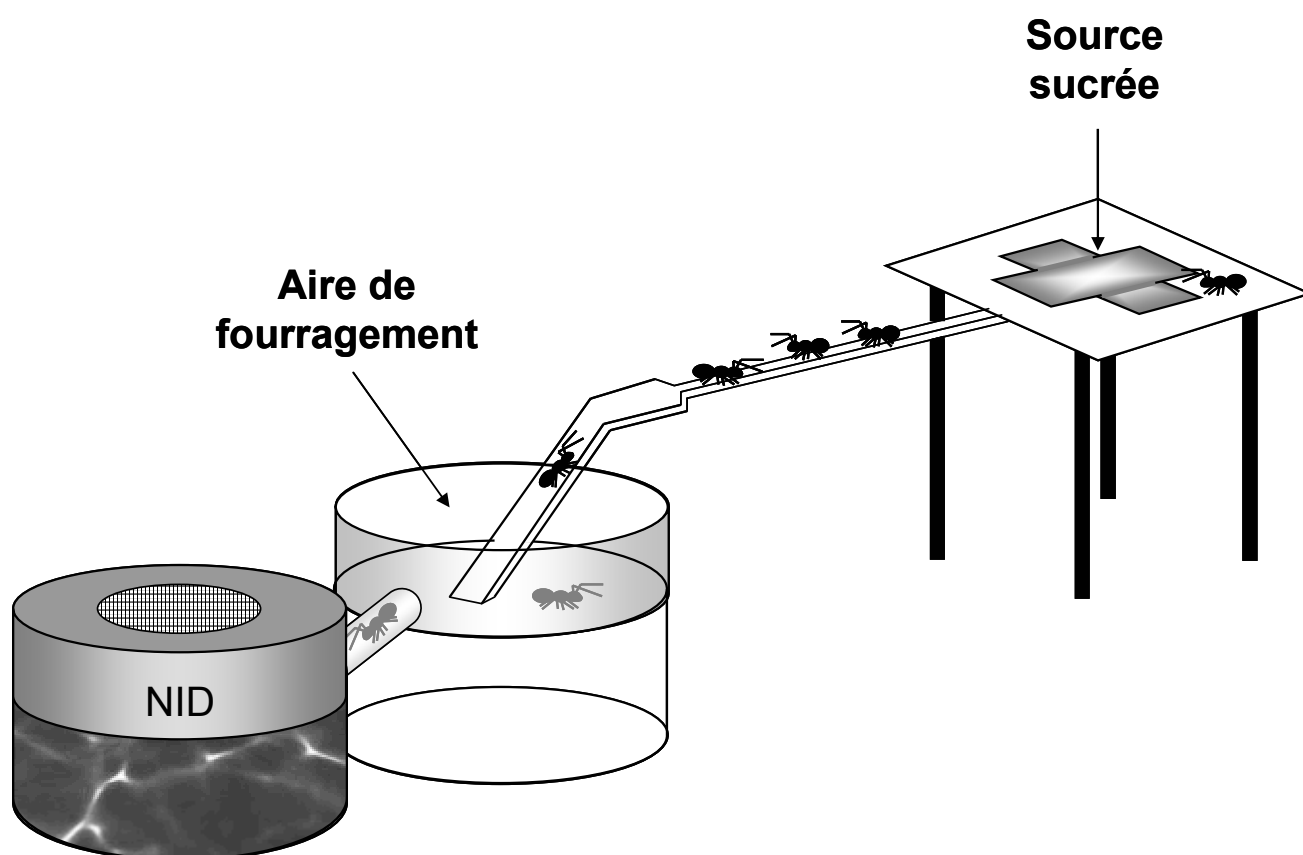


Figure V-1 : Dispositif expérimental

Nous avons utilisé deux ponts différents de 210mm de long :

- Un pont contrôle de largeur 10mm : la largeur choisie nous permet de limiter les encombrements.
- Un pont expérimental de largeur 3mm : la largeur choisie favorise les encombrements. Nous voyons sur la Figure V-1 que la partie plongeant dans le nid est large (10mm). Ceci permettra l'observation des comportements qui se manifesteraient à l'entrée du pont étroit.

Nous avons réalisé 15 répétitions pour chaque dispositif expérimental.

V.3.3 Mesures

V.3.3.1 Dynamique du recrutement

Le trafic sur le pont a été mesuré pendant une minute toutes les trois minutes pendant une heure. Le comptage commence dès qu'une fourmi a découvert le pont. Nous avons mesuré le flux sur les deux branches et dans les deux sens : sens nid-source (flux aller) et sens source-nid (flux retour). Ces mesures ont été réalisées un centimètre après la ligne d'entrée (1 et 2 Figure V-2). Nous avons réalisé une Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) dans le but de comparer l'effet du dispositif utilisé sur la dynamique de recrutement.

V.3.3.2 Temps de parcours et interactions

Dans le but d'étudier l'organisation du trafic en fonction de l'encombrement nous avons choisi de focaliser nos analyses sur des expériences caractérisées par des flux équivalents et correspondant aux valeurs maximales obtenues pour la totalité des expériences (approximativement 120 fourmis par minute).

Nous avons déterminé le lien existant entre le temps de parcours, la largeur d'un chemin et les interactions résultant de l'encombrement.

Les temps de parcours sont mesurés entre les deux lignes d'entrée du pont (Figure V-2) c'est-à-dire sur une distance de 90mm. La fréquence de capture des images (24images/sec) nous autorise une précision de $1/24=0.04\text{sec}$.

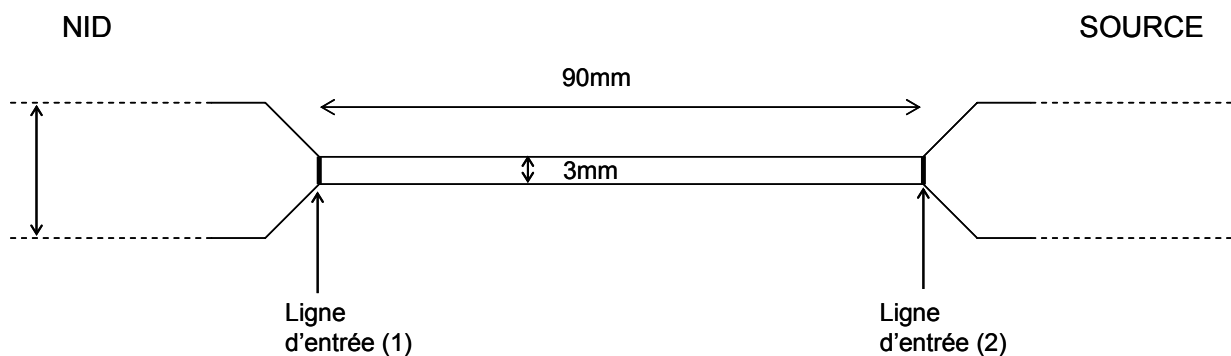


Figure V-2: Illustration des lignes d'entrée considérées pour le pont de largeur 3mm.

V.3.3.2.1 Temps de parcours sans interaction

Nous avons dans un premier temps évalué les temps de parcours nécessaires pour traverser chaque pont en l'absence de toute interaction, afin d'avoir une idée de la variabilité des vitesses de déplacement en l'absence d'encombrement. Ces mesures ont été réalisées sur un échantillon de 50 fourmis pour chaque dispositif utilisé. Le trafic étant trop important sur les deux expériences choisies pour la totalité des analyses qui vont suivre, nous nous sommes focalisés exclusivement pour ces mesures sur deux expériences, caractérisées par des faibles flux (30 fourmis par min).

V.3.3.2.2 Temps de parcours avec interaction

Les observations ont été réalisées 10 minutes après le début de l'expérience, lorsque les flux aller et retour sont stables, sur un échantillon de 150 fourmis pour chaque dispositif utilisé.

Nous avons relevé pour chaque fourmi :

- Le temps de parcours nécessaire pour aller d'une ligne d'entrée à l'autre
- Les différents types d'interactions possibles qui se produisent le long du parcours : rencontres avec contacts et rencontres sans contact entre deux individus allant dans le même sens ou en sens opposé sur les branches (Figure V-3).

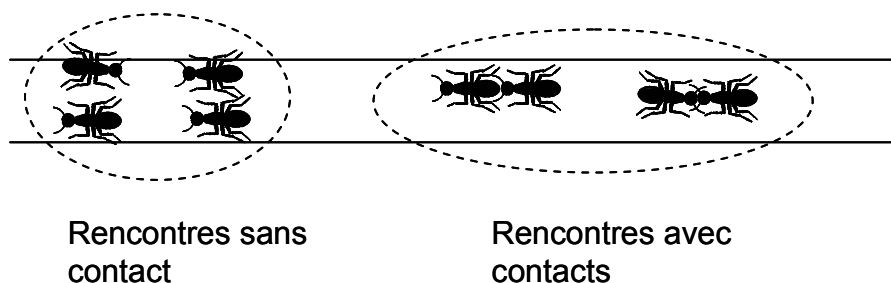


Figure V-3: Différents types de rencontres possibles pour des fourmis parcourant le pont.

V.4 RESULTATS

V.4.1 Caractéristiques du trafic

V.4.1.1 Dynamique de recrutement

Nous constatons que, quel que soit le dispositif considéré, les flux ne sont pas significativement différents (Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) : effet largeur $F_{1,32}=0.618$, $P=0.439$) et que leurs évolutions temporelles restent comparables (interaction temps*largeur : $F_{19,32}=1.205$, $P=0.247$) (Figure V-4).

En début d'expérience, le flux croît rapidement (effet temps : $F_{19,32}=17.204$, $P<0.001$). Après avoir atteint un maximum aux environs de la dixième minute, il décroît jusqu'à atteindre une valeur stationnaire. Cette évolution du flux est caractéristique des dynamiques de recrutement de masse par piste chimique (Pasteels 1987).

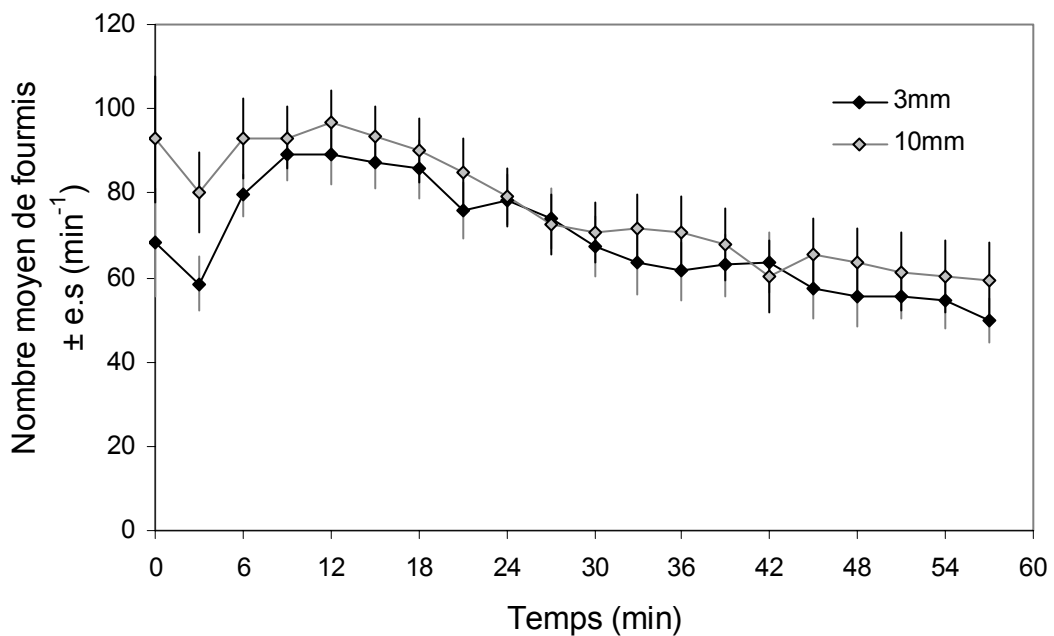


Figure V-4 : Nombre moyen de fourmis par minute qui traversent les deux ponts dans les deux directions toutes les 3min. N=15 pour le pont contrôle (10mm) N=15 pour le pont expérimental (3mm).

V.4.1.2 Temps de parcours et interactions

Dans un premier temps nous allons nous intéresser à la probabilité de contact en fonction du nombre de rencontres survenues sur le pont et suivant de la largeur de celui-ci. Dans un second temps, nous évaluerons les répercussions que peuvent avoir ces contacts sur le temps nécessaire pour traverser le pont.

V.4.1.2.1 Probabilité de contact

Dans le but de comparer les probabilités de contact selon la largeur du pont considérée, nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

$$\text{Contact} = \text{constante} + b_1 \text{largeur du pont} + b_2 \text{nombre de rencontres} + b_3 \text{int1}$$

Int1 : interaction entre largeur du pont des branches et nombre de rencontres.

b_1 , b_2 , b_3 sont les coefficients de régression du modèle.

La variable indépendante catégorielle (largeur) est recodée en associant un nombre entier à chacune des modalités, la moyenne des nombres choisis devant être nulle (ex 10mm=1 et 3mm=-1).

La variable indépendante continue (nombre de rencontres) est recodée sous une forme centrée. Ceci est réalisé en soustrayant à chaque valeur la moyenne de la variable.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{3,255}=323.523$, $P<0.001$) et rend compte de 79% de la variance. Les deux variables indépendantes du modèle (largeur du pont et nombre de rencontres : Tableau V-1) ont un effet significatif sur le nombre de contacts. Pour un nombre de rencontres donné, le nombre de contacts est plus important sur le pont étroit (expérimental) que sur le pont large (contrôle), et quelle que soit la largeur du pont le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres. De plus, l'interaction entre largeur du pont et nombre de rencontres est significative (Tableau V-1), ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des deux droites de régression représentées sur la Figure V-5 sont significativement différentes.

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

Nombre de contacts = $11 - 3.64 \text{ largeur du pont} + 0.55 \text{ nombre de rencontres} - 0.11 \text{ largeur du pont} * \text{nombre de rencontres}$

Largeur : 1(10mm) ou -1(3mm)

Rencontre : nombre de rencontres – moyenne du nombre de rencontres

	Coefficient non standardisé B	Coefficient standardisé β	t	P
Constante	11.01		72.64	<0.001
Largeur du pont	3.64	0.709	24.05	<0.001
Nombre de rencontre	0.55	0.780	24.30	<0.001
Largeur * Rencontre	0.11	0.150	4.80	<0.001

Tableau V-1 : Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le nombre de contacts, le nombre de rencontres et la largeur du pont.

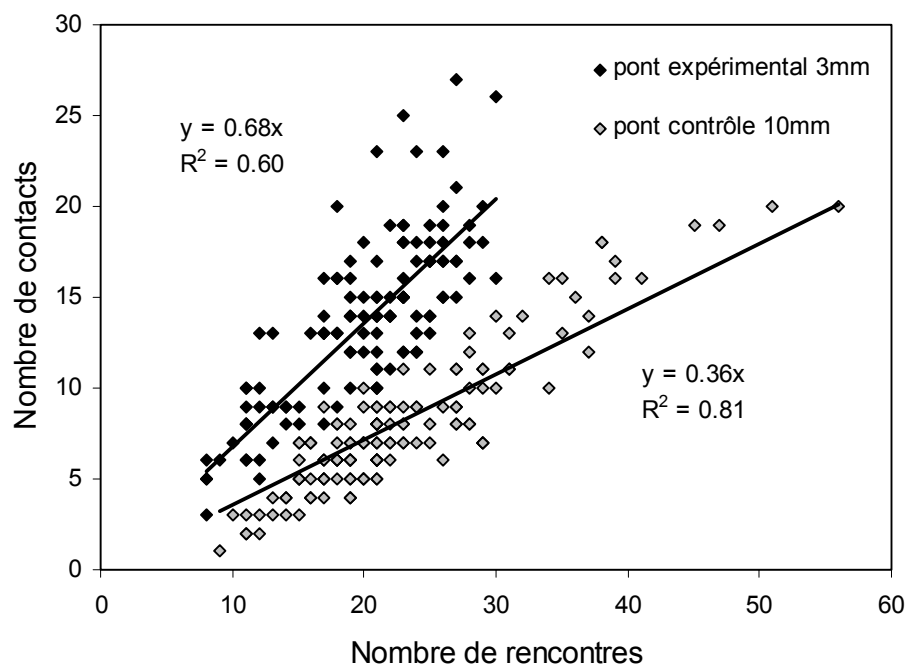


Figure V-5 : Nombre de contacts par fourmi en fonction du nombre de fourmis rencontrées pour les deux largeurs de pont utilisées. (N=126 pour le pont expérimental et N=133 pour le pont contrôle)

L'analyse des coefficients de régression standardisés nous montre que le nombre de contacts résulte principalement de l'effet du nombre de rencontres survenues au cours du trajet, suivi de l'effet de largeur du pont, et de l'interaction entre ces deux variables (Tableau V-1).

Une analyse supplémentaire de régression est effectuée pour les jeux de données de chaque largeur de pont ($F_{1,130}=6032.96$, $P<0.001$ et $F_{1,183}=898.57$, $P<0.001$, respectivement pour le pont expérimental et le pont contrôle). L'analyse de régression rend compte de 60.4% et 80.9% de la variance respectivement pour le pont expérimental (3mm) et le pont contrôle (10mm). La pente des droites de régression (Figure V-5) correspond à la probabilité de contact. On constate que la probabilité de contact sur le pont expérimental ($0.68 \pm e.s. 0.013$) est bien plus importante que sur le pont contrôle ($0.36 \pm e.s. 0.06$). Lorsque le pont est large les fourmis s'évitent aisément, alors que sur le pont étroit elles sont inévitablement face à face. Les rapports des probabilités de rencontre sont du même ordre de grandeur ($\approx 3.$) que le rapport des largeurs de pont (≈ 2)

V.4.1.2.2 Temps de parcours

V.4.1.2.2.1 Temps de parcours sans interaction

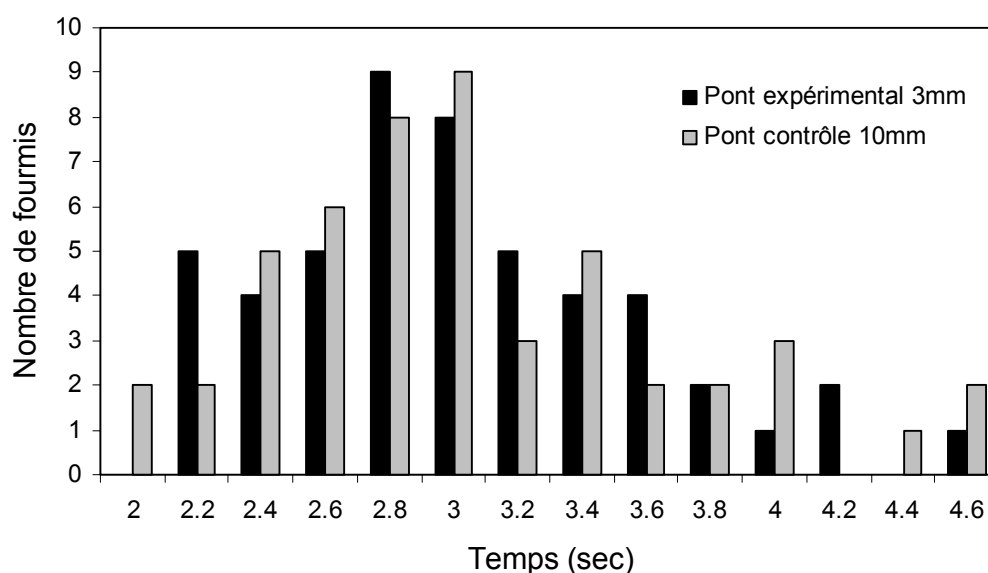


Figure V-6 : Histogramme de fréquence présentant la distribution des temps de parcours sans interaction (N=50 pour chaque pont utilisé).

Le temps de parcours sans interaction sur le pont expérimental n'est pas significativement différent du temps de parcours relevé sur le pont contrôle (moyenne $\pm$ e.s: $2.96 \pm 0.09\text{sec}$ et $2.93 \pm 0.08\text{sec}$, $N=50$, respectivement pour le pont contrôle et le pont expérimental, test de Student : $t=0.73$, $P=0.735$). Par conséquent, la largeur du pont en elle-même n'a aucun effet sur le temps de trajet nécessaire pour traverser le pont.

Il est important de noter que le temps de parcours varie peu d'une fourmi à l'autre (Figure V-6). La variabilité interindividuelle étant faible il sera plus facile de déterminer l'effet de l'encombrement lui-même sur les temps de parcours.

V.4.1.2.2.2 Temps de parcours avec interactions

Dans le but d'étudier la relation liant le temps de parcours au nombre de contacts subis tout au long du trajet en fonction de la largeur du pont considérée, nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

Temps de parcours = constante + b_1 largeur du pont + b_2 nombre de contacts + b_3 int1

Int1 : interaction entre largeur du pont et nombre de contacts.

b_1 , b_2 , b_3 sont les coefficients de régression du modèle.

La variable indépendante catégorielle (largeur du pont) est recodée en associant un nombre entier à chacune des modalités, la moyenne des nombres choisis devant être nulle (ex 10mm=1 et 3mm=-1).

La variable indépendante continue (nombre de contacts) est recodée sous une forme centrée ceci est réalisé en soustrayant à chaque valeur la moyenne de la variable.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{3,255}=626.43$, $P<0.001$) et rend compte de 88.1% de la variance. Les résultats que nous venons d'exposer sur les temps de parcours sans interaction sont confirmés par le modèle de régression. En effet, en l'absence de contact il n'y a également aucun effet de la largeur du pont sur les temps de parcours (intersection des droites de régression avec l'axe des ordonnées indiquées sur la Figure V-7: $2.46 \pm IC_{0.95} 0.14$ et $2.49 \pm IC_{0.95} 0.24$ respectivement pour le pont contrôle et pour le pont expérimental).

Les deux variables indépendantes : largeur du pont et nombre de contacts ont un effet significatif sur le temps de parcours (Tableau V-2). Ce qui signifie que le temps de parcours

augmente linéairement avec le nombre de contacts quelle que soit la largeur du pont. De plus, l'interaction entre largeur du pont et nombre de contacts est significative (Tableau V-2), ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression représentées sur la Figure V-7 correspondant au temps perdu par interaction sont significativement différentes. Étonnamment, lors d'un contact, une fourmi perd légèrement plus de temps sur un pont large ($0.48 \pm e.s0.02\text{sec}$) que sur un pont étroit ($0.43 \pm e.s0.02\text{sec}$). Par conséquent à nombre de contacts égaux, la durée du trajet est un peu plus importante sur un pont large que sur un pont étroit.

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

Temps de parcours = $7.32 + 0.29 \text{ largeur du pont} + 0.45 \text{ nombre de contacts} + 0.03 \text{ largeur du pont} * \text{nombre de contacts}$

Largeur : 1(10mm) ou -1(3mm)

Contact : nombre de contacts – moyenne du nombre de contacts

	Coefficient non standardisé B	Coefficient standardisé β	t	P
constante	7.32		123.47	<0.001
Largeur du pont	0.29	0.125	4.87	<0.001
Nombre de Contacts	0.45	1.005	38.88	<0.001
Largeur * Contact	0.03	0.053	2.43	0.016

Tableau V-2 : Coefficients de régression du modèle de régression multiple décrivant la relation entre le temps de parcours, le nombre de contacts et la largeur du pont.

L'analyse des coefficients de régression standardisés nous montre que le temps de parcours résulte principalement de l'effet du nombre de contacts subis au cours du trajet ($\beta=1.005$), suivi de l'effet de la largeur du pont ($\beta=0.125$) (Tableau V-2). L'interaction entre ces deux variables ($\beta=0.053$) n'a qu'un effet limité sur le temps de parcours. Nous pouvons donc en déduire que c'est le nombre de contacts qui contribue le plus à expliquer le temps de parcours.

Le temps de parcours moyen avec interaction sur un pont étroit ($8.23 \pm e.s0.19\text{sec}$) est en moyenne plus important que sur un pont large ($6.33 \pm e.s0.18\text{sec}$). Mais ceci est principalement dû au fait que la probabilité de contact est plus élevée sur le pont étroit. Une fourmi progressant

sur le pont étroit contactera donc plus de congénères que sur un pont large et ainsi perdra davantage de temps.

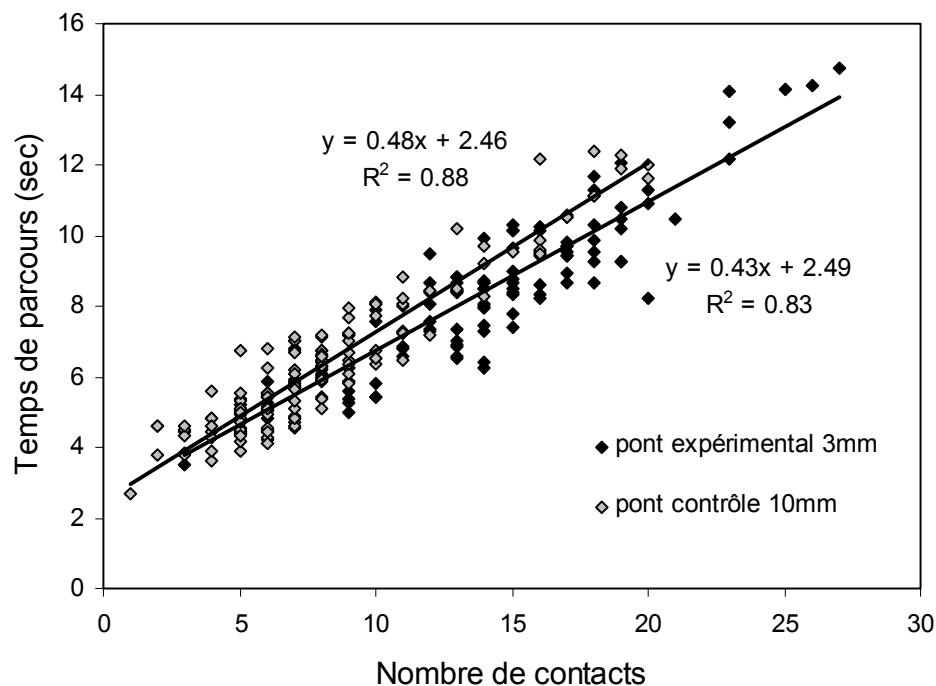


Figure V-7 : Temps de parcours en fonction du nombre de contacts pour les deux ponts considérés (N=126 pour le pont expérimental et N=133 pour le pont contrôle).

NB : Il est important de noter que le modèle de régression prévoit des temps de parcours sans interaction significativement plus courts que les résultats obtenus précédemment (test de Student, comparaison de l'intersection des droites de régression, 2.49 et 2.46sec, avec les valeurs obtenues expérimentalement, 2.93 et 2.96sec, pour les temps sans interaction : $t=5.587$ et $t=5.854$, $P<0.001$, respectivement pour le pont étroit et le pont large). La différence de flux entre les expériences analysées (deux expériences où le flux est égal à 30 fourmis/min pour les temps de parcours sans interaction et deux expériences où le flux est égal à 120 fourmis/min pour l'étude des effets d'encombrement) pourrait être à l'origine de cette différence.

Or, nous n'avons pas observé lors de l'analyse des expériences à fort flux des fourmis qui n'avaient aucune interaction. L'intersection de la droite de régression avec l'axe des ordonnées demeure donc une extrapolation de la valeur du temps de parcours sans interaction.

Afin de vérifier si la différence observée dans les temps de parcours sans interaction est due aux valeurs de flux qui sont différentes selon les expériences analysées et non à un problème lié à l'extrapolation à partir de la droite de régression, nous avons mesuré le temps de parcours et le nombre d'interactions pour 100 fourmis lors d'une expérience à faible flux. Ceci nous a permis d'établir de la même façon que pour les expériences à fort flux (Figure V-7) une droite de régression que nous avons comparée à celle obtenue pour des expériences à fort flux. Le modèle de régression multiple effectué pour réaliser cette comparaison nous confirme que pour un nombre de

contacts donné le temps de parcours est significativement plus grand lorsque le flux est faible que lorsque le flux est fort ($t=-2.4$ $P=0.017$).

Nous pouvons donc affirmer que la différence observée dans les temps de parcours sans interaction résulte effectivement de la différence de flux existant entre les expériences analysées et non d'un problème lié à l'extrapolation de la droite de régression. . Une hypothèse plausible est que la vitesse de déplacement est fonction de la concentration de la piste et dès lors du flux (voir introduction et discussion). Une autre hypothèse est qu'il existerait une corrélation « comportementale » liée à la motivation des insectes : le flux plus important correspondrait partiellement à une motivation plus élevée à fourrager et cette même motivation induirait une mobilité plus grande.

V.4.1.3 Résumé

- Le flux de fourmis est équivalent quelle que soit la largeur de pont utilisée.
- Le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres.
- La probabilité de contact est deux fois plus importante sur un pont étroit.
- Le temps de parcours en l'absence d'interaction est identique, quelle que soit la largeur du pont considérée.
- Le temps de parcours augmente linéairement avec le nombre de contacts.
- Le temps perdu par interaction est légèrement plus important sur un pont large.

V.4.1.4 En théorie

Dans un premier temps, nous avons montré que le trafic sur les deux ponts était strictement identique, quelle que soit la largeur du pont considérée. Durant le laps de temps de nos observations le flux moyen est de 140 fourmis/min et 126 fourmis/min, respectivement pour le pont expérimental et le pont contrôle.

Le nombre de rencontres est une fonction du flux et devrait par conséquent être semblable sur les deux ponts. Or ce n'est pas ce que nous observons. En effet, le nombre de rencontres est significativement moins élevé sur le pont étroit ($19.86 \pm e.s\ 0.49$, $N=126$) que sur le pont large ($23.09 \pm e.s\ 0.72$ $N=133$) (test de Student : $t=3.67$, $P<0.001$). Ces résultats suggèrent une

organisation temporelle est différente selon la largeur du pont considérée. L'intervalle de temps utilisé lors de l'estimation du flux (1minute) ne serait donc pas suffisant pour révéler cette organisation.

La section qui va suivre sera donc entièrement consacrée à la mise en évidence de cette organisation temporelle sur un pont étroit.

V.4.2 Organisation temporelle du trafic

V.4.2.1 Mise en évidence de l'organisation temporelle

V.4.2.1.1 Relevé

Les mesures ont été réalisées sur les deux expériences utilisées pour les analyses précédentes. Nous avons noté pour chaque largeur de pont utilisée, la direction de trajet (aller=1 et retour=-1) d'une séquence de 2500 fourmis franchissant successivement la ligne d'entrée (1) près du secteur nid (Figure V-2). Le moment auquel la fourmi traverse la ligne a également été relevé. Les séquences débutent à la dixième minute de l'expérience et s'étendent approximativement sur 20 minutes.

V.4.2.1.2 Analyses

Le test de séquence (« run test », Siegel et Castellan 1988) nous a permis de déterminer si les séquences obtenues sont aléatoires ou organisées.

Le test de séquence est un test non paramétrique qui analyse le caractère aléatoire d'une série de valeurs d'une variable dichotomique (ici la direction de trajet). Le nombre total de groupes (série d'observations consécutives ayant la même valeur) dans un échantillon permet de mesurer le caractère aléatoire de l'ordre des observations dans un échantillon. Un nombre trop grand ou trop petit de groupes peut indiquer un ordre non aléatoire (dépendant) (Siegel et Castellan 1988).

Un groupe

Exemple d'un nombre de groupes trop petit :

$$+|++|++|++|++|++|++|++|++|+-|-|-|-|-|-|-|++|++|++|++|++|\overbrace{--|-|-|-|-|-|-}^{\text{---}}|++|++|++|++|++|--|-|-|-|-|-|-$$

Exemple d'un nombre de groupes trop grand :

+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1-1+1

Exemple d'une séquence aléatoire :

+1+1-1+1+1-1-1+1+1+1-1+1-1+1-1-1+1+1-1-1+1+1-1+1+1+1-1-1+1-1-1+1-1-1+1+1+1-1+1+1-1-1+1+1

Dans notre cas, un nombre trop petit de groupes signifierait qu'il y a une alternance stricte entre les individus, c'est-à-dire qu'une fourmi se déplaçant dans une direction donnée serait « automatiquement » suivie sur la ligne par une fourmi se dirigeant en direction opposée.

Un nombre trop grand de groupes signifierait que les fourmis qui progressent dans une direction considérée forment des groupes qui sont ensuite suivis de groupes de fourmis progressant en direction opposée.

Nous comparons les distributions expérimentales des tailles de groupes avec une distribution théorique.

En théorie, suite au passage d'une fourmi nous avons :

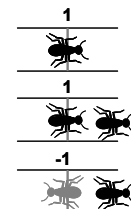
p : la probabilité d'avoir une fourmi qui se dirige dans la même direction

$q = 1-p$: la probabilité d'avoir un fourmi qui vient en direction opposée.

La probabilité P d'avoir un groupe de taille i sera : $P(i) = p^{i-1}(1 - p)$

Etant donné que les nombres de fourmis se déplaçant dans les deux directions sont comparables, nous avons : $p=q=0.5$.

La probabilité P d'avoir un groupe de taille i sera : $P(i)=0.5^i$ et la taille moyenne d'un groupe sera de 2 fourmis



V.4.2.1.3 Résultats

Le test de séquence effectué sur la série obtenue pour le pont contrôle s'avère non significatif ($Z=0.583$ $P=0.560$). A l'inverse, pour le pont expérimental nous pouvons mettre en

évidence une alternance entre des groupes de fourmis se dirigeant vers la source de nourriture et des groupes de fourmis revenant au nid ($Z=-26.151$ $P<0.001$). La taille moyenne d'un groupe est de 3.3 fourmis.

La Figure V-8 illustre les distributions des tailles de groupes pour les deux largeurs de pont comparées à une distribution théorique correspondant à une séquence aléatoire. Nous constatons que la distribution obtenue pour le pont contrôle n'est pas significativement différente de la distribution théorique (Test de Kolmogorov-Smirnov : $Z=0.671$, $P=0.759$). Ces distributions sont caractérisées par la prépondérance des groupes d'un individu. Ceci signifie qu'une fourmi qui progresse dans une direction est automatiquement suivie d'une fourmi qui se déplace en sens opposé.

La distribution obtenue pour le pont expérimental est significativement différente de la distribution correspondant à une séquence aléatoire (Test de Kolmogorov-Smirnov : $Z=1.581$, $P=0.013$). Les les trios et plus sont surreprésentés (Figure V-8).

Nous avons donc une alternance de groupes évoluant dans des directions opposées sur le pont étroit. Il est dès lors aisément concevable que cette organisation des flux permette de limiter les rencontres sur le pont lui-même et par conséquent de réduire les temps de parcours.

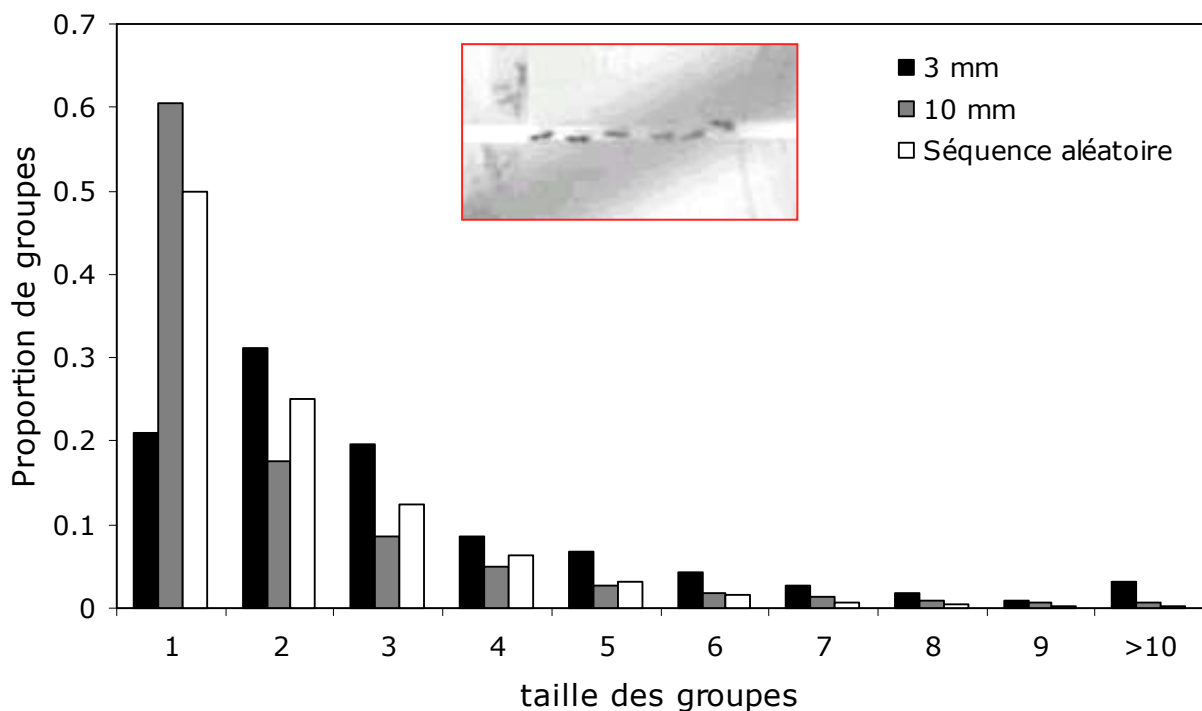


Figure V-8 : Distribution des tailles de groupes de fourmis qui se déplacent dans la même direction pour le pont expérimental et le pont contrôle. (N=873 pour le pont expérimental 3mm et N=1203 pour le pont contrôle 10mm). L'encart illustre un groupe de 6 fourmis qui se déplacent dans la même direction sur le pont expérimental (3mm).

- Il nous faut donc dans un premier temps déterminer où se forme cette alternance de groupes, et dans un second temps déterminer les mécanismes qui sont à l'origine de ces groupes.

V.4.2.2 Mise en place de l'organisation temporelle du trafic : où ?

V.4.2.2.1 Mesures

Nous avons relevé pour une série de 1000 fourmis consécutives : le temps et la direction de trajet (aller=1 et retour=-1) des fourmis lorsqu'elles franchissent les lignes suivantes (Figure V-9) :

- La ligne séparant la rampe d'arrivée 1 (2) du sas d'accès 1 (2)
- la ligne d'entrée 1(2), séparant le sas d'accès 1 (2) du secteur d'entrée 1 (2)
- la ligne séparant le secteur d'entrée 1 (2) du secteur central.

Nous obtenons ainsi 6 séquences de 1000 fourmis.

Ces relevés débutent à partir de la dixième minute de l'expérience lorsque les flux d'entrée et de sortie sont stabilisés.

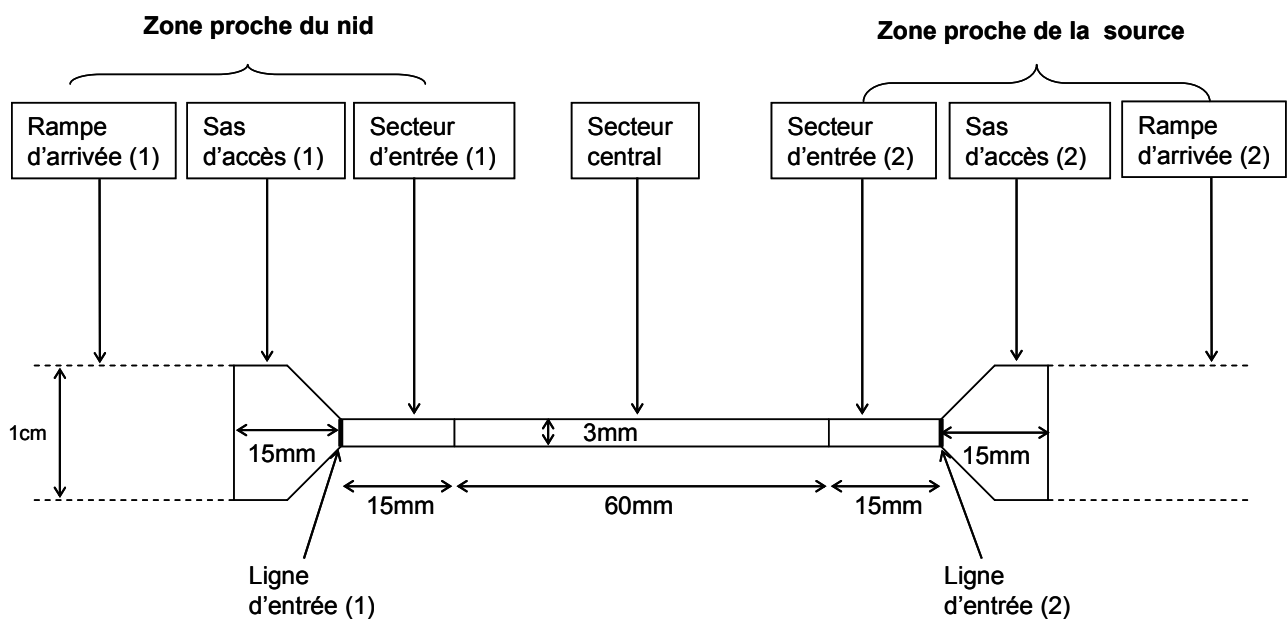


Figure V-9: Illustration des différentes zones considérées pour l'analyse de l'organisation temporelle sur le pont expérimental.

V.4.2.2.2 Résultats

V.4.2.2.2.1 Alternance de groupes

Nous avons réalisé un test de séquence pour les six séquences relevées.

La séquence relevée entre la rampe d'arrivée (1) et le sas d'accès (1) ne diffère pas d'une séquence aléatoire ($Z=0.590$, $P=0.555$). Par conséquent, les groupes ne se forment pas au niveau du nid. La séquence relevée entre le sas d'accès (1) et le secteur d'entrée (1) est significativement différente d'une séquence aléatoire ($Z=-8.806$, $P<0.001$). Nous pouvons donc en déduire que l'alternance des groupes se met en place au niveau du sas d'accès (1). Au niveau de la ligne séparant le secteur d'entrée (1) du secteur central, la séquence de fourmis est là encore différente d'une séquence aléatoire ($Z=-9.777$, $P<0.0001$). L'alternance des groupes se conserve donc au delà du sas d'accès (1).

Les résultats obtenus au niveau de la zone proche de la source sont similaires. La séquence obtenue entre la rampe d'arrivée (2) et le sas d'accès (2) correspond à une séquence aléatoire ($Z=0.743$, $P=0.458$). Par conséquent l'alternance n'est pas générée au niveau de la source et ne résulte pas non plus d'une organisation qui se ferait au niveau du sas d'accès (1) et qui se serait conservée. De la même manière que pour la zone proche du nid, l'alternance des groupes est mise en place dans le sas d'accès (2) ($Z=-9.426$, $P<0.001$) et se conserve au-delà du secteur d'entrée (2) ($Z=10.247$, $P<0.001$).

La Figure V-10 illustre la distribution des tailles de groupes selon les lignes de relevé considérées. Nous avons regroupé les données obtenues au niveau du nid et de la source pour alléger la figure.

Nous constatons que la distribution des tailles de groupes obtenue lorsque les relevés sont réalisés à l'entrée du sas d'accès, ne diffère pas d'une distribution correspondant à une séquence aléatoire (Test de Kolmogorov-Smirnov : $Z=0.709$, $P=0.788$). Les distributions obtenues à la sortie du sas d'accès et du secteur d'entrée sont significativement différentes de la distribution correspondant à une séquence aléatoire (Test de Kolmogorov-Smirnov : $Z=1.656$, $P=0.011$ et $Z=1.698$, $P=0.012$). Nous pouvons voir que les duos et les trios sont surreprésentés. (Figure V-10), et que le nombre de fourmis qui sortent isolées du sas d'accès et du secteur d'entrée est deux fois moins important. Les tailles moyennes des groupes observés à la sortie du sas d'accès et du secteur d'entrée sont respectivement égales à 2.85 et 2.95 fourmis.

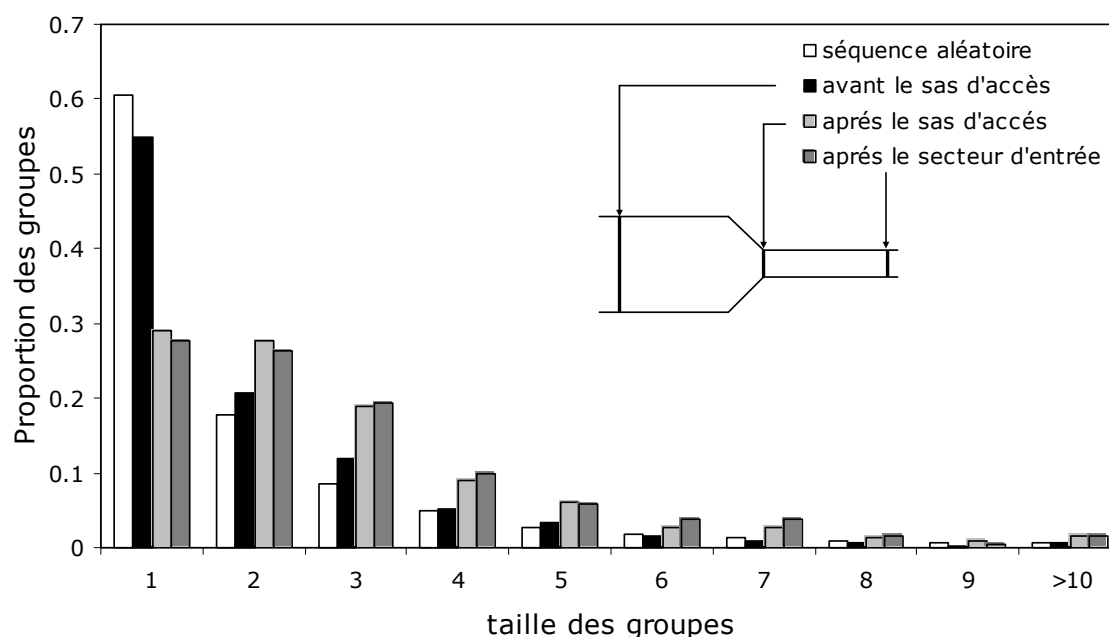


Figure V-10 : Distribution de tailles de groupes de fourmis qui se déplacent dans la même direction selon les lignes de relevé indiquées.

V.4.2.2.2 Origine des groupes

Le test de séquence permet de mettre en évidence l'alternance des groupes en d'autres termes la désynchronisation des passages aller et retour. Si ce test permet d'assurer qu'il existe des groupes à la sortie du sas d'accès, il ne permet pas d'affirmer que ces groupes ne se sont pas formés avant l'entrée du sas. En effet, si les groupes ne sont pas désynchronisés ils ne peuvent pas apparaître dans le relevé des séquences. Des groupes synchronisés pourraient être caractérisés par une séquence de valeur aléatoire comme l'illustre la Figure V-11.

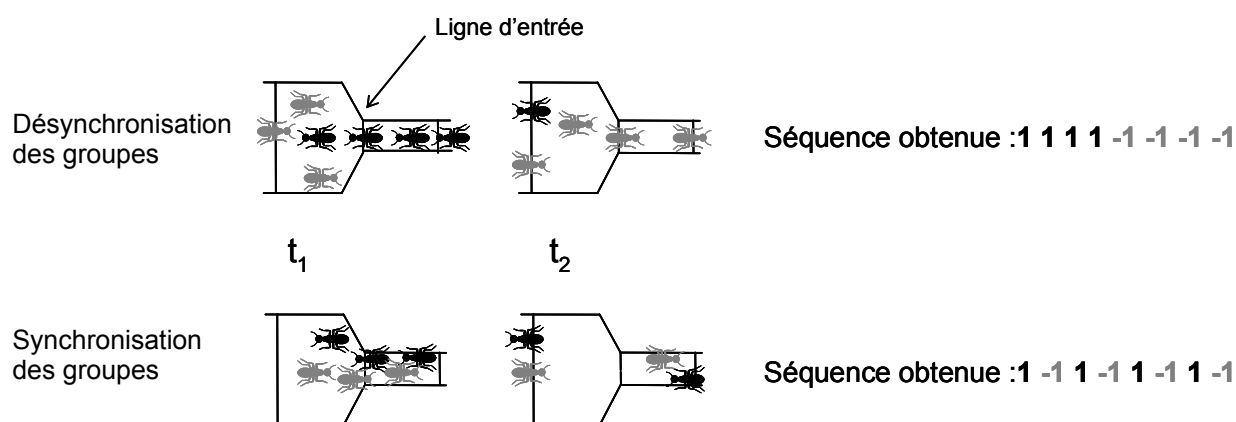


Figure V-11: Relevés de séquences lors de deux organisations en groupe différentes. Le dessin du haut montre deux groupes désynchronisés au temps t_1 et t_2 , ($t_1 < t_2$) le dessin du bas illustre deux groupes synchronisés. Les séquences obtenues au niveau de la ligne d'entrée sont présentées à droite de l'illustration.

Analyses :

Afin de déterminer si les fourmis synchronisent leur départ à partir du nid ou de la source, nous avons construit les courbes de survie expérimentales qui correspondent à la fraction d'intervalle entre deux fourmis inférieur ou égal à une valeur t en fonction du temps. Nous avons réalisé ces courbes à partir des temps de passages relevés pour chaque fourmi.

On appelle fonction de survie de la variable T (durée de l'intervalle entre le passage de deux fourmis), et on note $S(t)$, la fonction qui à tout $t > 0$ associe la valeur de $P(T > t)$ (probabilité que T soit strictement supérieur à t). Bien que la durée de l'intervalle de temps séparant deux fourmis soit par nature une variable continue, on considère ici qu'elle ne prend que des valeurs discrètes, multiples entiers d'une unité de temps choisie arbitrairement : 0.04sec ($t_0=0$, $t_1=0.04$ sec, $t_2=0.08$, etc.), qui correspond en réalité à la précision de la mesure (24images/sec).

Nous avons calculé les distribution théoriques correspondant à une sortie aléatoire des fourmis à partir des intervalles de temps moyens ($S(t)=\exp^{-1/T_{\text{moy}} * t}$, exemple pour t_1 la valeur théorique de la fraction d'intervalle de temps $\geq t_1$ est $S(t_1)=\exp^{-1/T_{\text{moy}} * t_1}$). Nous les avons ensuite comparées aux distributions expérimentales obtenues avant et après le sas d'accès par un test de Kolmogorov et Smirnov (Haccou et Meelis1992).

Résultats :

Nous constatons que la distribution des intervalles de temps de passage avant d'accéder au sas d'accès, que ce soit au niveau de la source ou au niveau du nid, n'est pas significativement différente de la distribution aléatoire (Figure V-12, Kolmogorov-Smirnov : $Z=0.559$, $P=0.800$). Il n'y a donc aucune organisation temporelle décelable avant le sas d'accès. Nous pouvons donc affirmer que les fourmis sortent aléatoirement du nid et de la source.

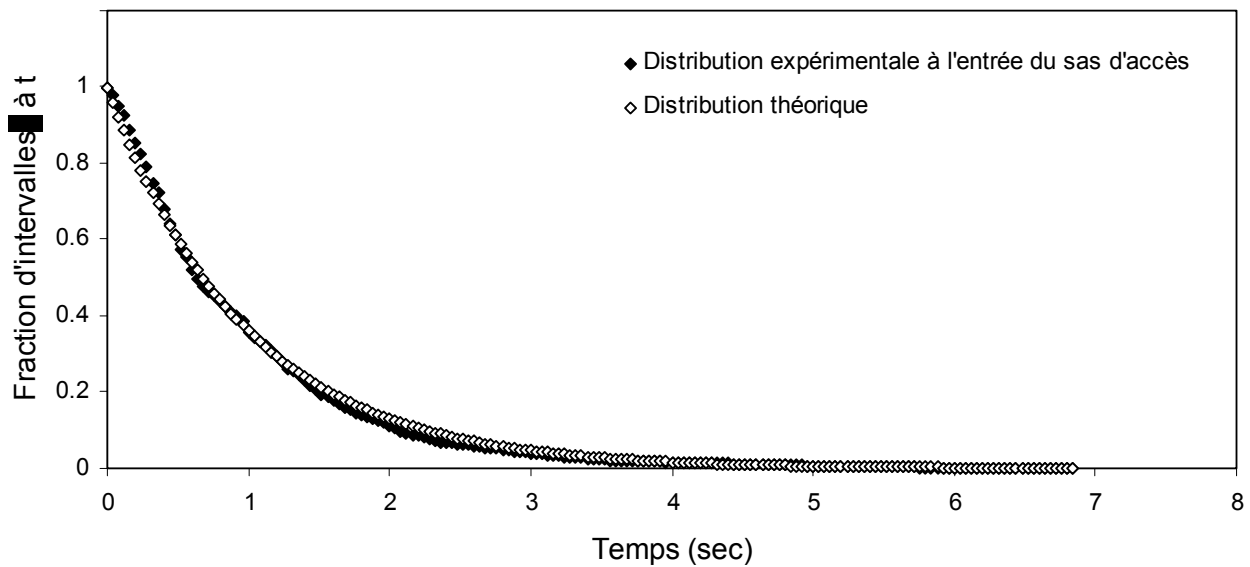


Figure V-12 : Courbes de survie correspondant à la fraction d'intervalles $\leq t$ en fonction du temps (sec) à l'entrée du sas d'accès. (Les données aller et retour ont été regroupées).

A l'inverse, la distribution des intervalles de temps de passage obtenue à la sortie du sas d'accès dans la zone du nid et de la source diffère significativement de la distribution théorique (Figure V-13, Kolmogorov-Smirnov : $Z=2.192$, $P<0.001$). Nous avons davantage d'intervalles de temps courts et longs. Ceci confirme la sortie non aléatoire des fourmis au niveau du sas d'accès, et par conséquent la formation des groupes.

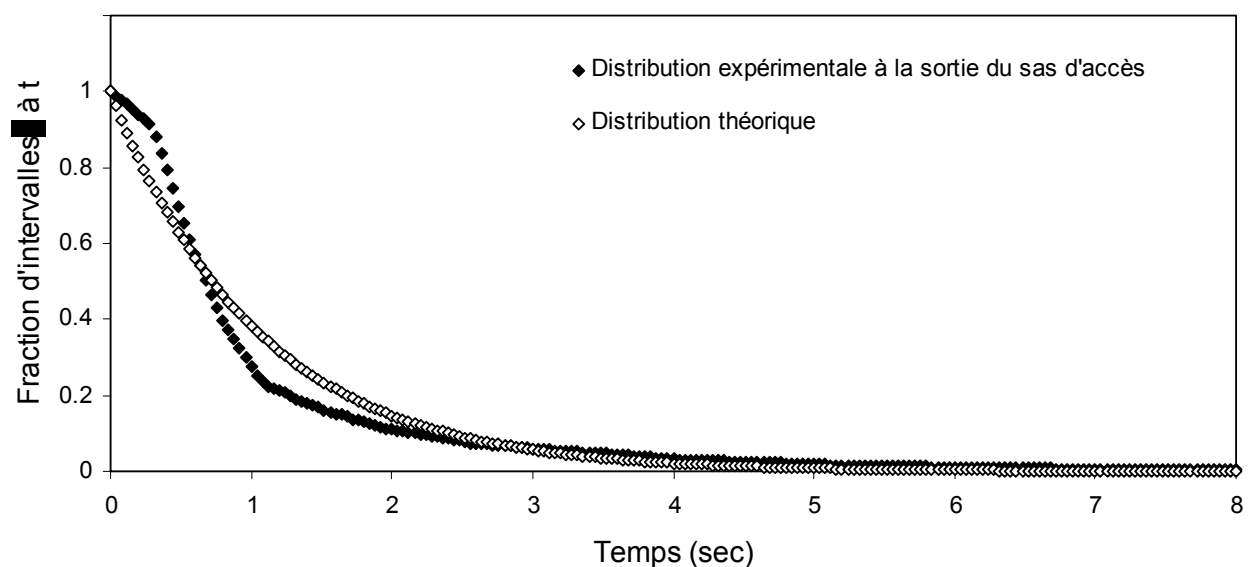


Figure V-13 : Courbes de survie correspondant à la fraction d'intervalles $\leq t$ en fonction du temps t (sec) à la sortie du sas d'accès. (Les données aller et retour ont été regroupées).

V.4.2.2.3 Résumé

- Organisation temporelle des flux aller et retour : alternance des groupes aller et des groupes retour sur le pont étroit mais pas sur le pont large.
- Sur un pont large : pas d'alternance entre flux aller et retour.
- Mise en place de l'alternance des flux aller et retour au niveau des sas d'accès (avant l'accès à la partie étroite du pont).
- Les fourmis sortent aléatoirement du nid ou de la source. Les groupes se forment au niveau des sas d'accès.

Il nous faut maintenant identifier les mécanismes responsables de la formation des groupes au niveau des sas d'accès.

V.4.2.3 Mise en place de l'organisation temporelle du trafic : comment ?

V.4.2.3.1 Temps de parcours de chaque secteur

V.4.2.3.1.1 Mesures

Dans un premier temps nous avons relevé pour un échantillon de 500 fourmis le temps de parcours nécessaire pour traverser les zone suivantes :

- Sas d'accès 1 et 2
- Secteur d'entrée 1 et 2

Nous avons réalisé ces mesures pour chaque sens de déplacement :

- Du sas d'accès vers le secteur d'entrée
- Du secteur d'entrée vers le sas d'accès

Nous avons réalisé une Anova à trois facteurs afin de tester l'effet secteur (sas d'accès vs secteur d'entrée), l'effet direction du trajet (du sas d'accès vers le secteur d'entrée vs du secteur d'entrée vers le sas d'accès), et l'effet zone (zone proche du nid vs zone proche de la source) sur le temps de parcours nécessaire pour traverser chaque secteur. Etant donné que les fourmis

ont été suivies individuellement au travers des différents secteurs, l'effet secteur sera considéré comme un facteur répété. Les données ont été normalisées par une transformation logarithmique.

V.4.2.3.1.2 Résultats

L'examen des effets de taille de l'ANOVA (Êta-carré partiel, qui décrit la proportion de la variance totale imputable au facteur) nous montre que l'effet de l'interaction entre le facteur secteur (sas d'accès ou secteur d'entrée) et le facteur direction de déplacement (du sas d'accès vers le secteur d'entrée ou du secteur d'entrée vers le sas d'accès) explique en grande partie la variance totale de nos données (Secteur*Direction de trajet, $P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.074$, Tableau V-3 et Figure V-14). En effet, nous constatons que les fourmis qui se déplacent du sas d'accès vers le secteur d'entrée, séjournent un temps plus long dans le sas d'accès que dans le secteur d'entrée (effet secteur : $P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.022$ Tableau V-3), tandis que, les fourmis se déplaçant dans la direction opposée demeurent un temps équivalent dans les deux secteurs considérés. Ceci est confirmé par l'effet direction ($P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.036$ Tableau V-3) sur le temps de traversée des deux secteurs. Nous constatons que la zone (proche du nid ou proche de la source) n'a aucun effet sur le temps nécessaire pour traverser les deux secteurs, quelle que soit la direction considérée (effet zone du pont : $P = 0.301$). Le temps de séjour dans chaque secteur n'est pas significativement différent, quelle que soit la zone considérée (effet zone*secteur : $P = 0.792$).

Les autres effets significatifs relevés expliquent une part négligeable de la variance observée (direction*zone : $P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.016$, secteur*zone*direction : $P = 0.021$, $\eta_p^2 = 0.003$)

Nous ne relevons aucune asymétrie dans les temps de traversée des secteurs d'entrée selon la direction de trajet considérée. ($N = 973$, $1.23 \pm \text{e.s.} 0.04$ pour les fourmis venant du sas d'accès et $N = 1000$, $1.31 \pm \text{e.s.} 0.04$ pour les fourmis se dirigeant vers le sas d'accès Figure V-14). Il n'y a donc aucun ralentissement à ce niveau. A l'inverse, les fourmis passent plus de temps dans le sas d'accès lorsqu'elles s'appêtent à traverser le pont ($N = 973$, moyenne $2.12 \pm \text{e.s.} 0.07$) que lorsqu'elles en reviennent ($N = 1000$, $1.24 \pm \text{e.s.} 0.04$). Cette asymétrie suggère que les fourmis qui traversent le sas d'accès sont ralenties et donnent par conséquent la priorité aux fourmis qui atteignent le sas d'accès à partir du secteur d'entrée.

Source de variation	Carrés moyens	ddl	F	P
Inter fourmis				
Direction de trajet	5.469	1	74.04	<0.001
Zone du pont	0.082	1	1.07	0.301
Direction de trajet x Zone	2.520	1	33.03	<0.001
Intra fourmis				
Secteur	2.657	1	44.80	<0.001
Secteur x Direction de trajet	9.448	1	158.14	<0.001
Secteur x Zone	0.004	1	0.07	0.792
Secteur x Direction de trajet x Zone	0.321	1	5.37	0.021

Tableau V-3 : Résultats de l'ANOVA qui nous a permis de tester l'effet du sens de déplacement (les fourmis qui se déplacent des sas d'accès vers les secteurs d'entrée vs. les fourmis qui se déplacent des secteurs d'entrée vers les sas d'accès), de la zone considérée (zone proche du nid vs. zone proche de la source), du secteur (sas d'accès vs. secteur d'entrée) sur le temps de parcours dans chaque secteur. Les fourmis ont été suivies individuellement de l'entrée du sas d'entrée à la sortie du secteur d'entrée, par conséquent l'effet secteur a été traité comme un facteur répété. Les données ont été normalisées par une transformation logarithmique.

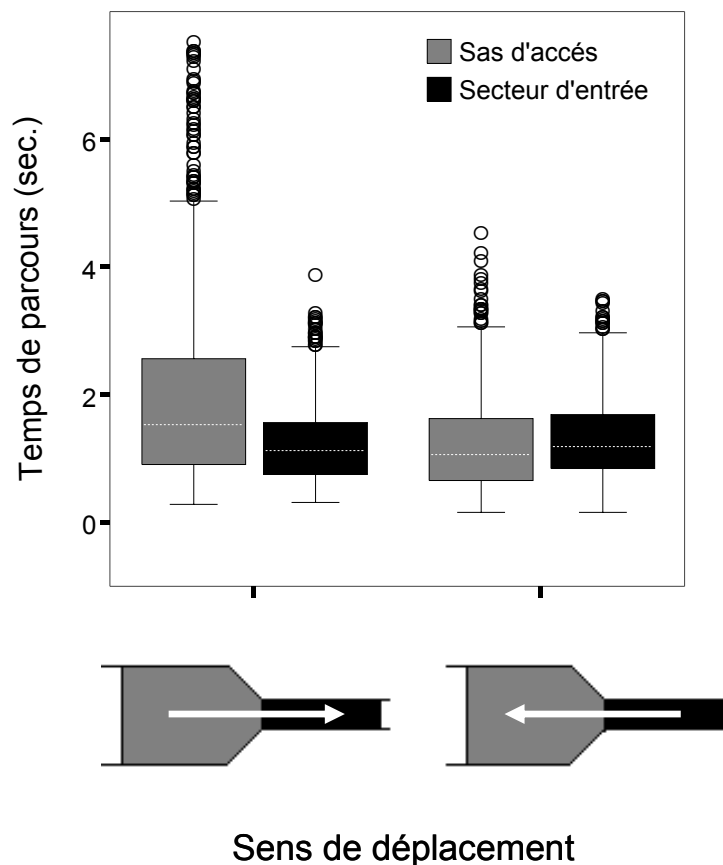


Figure V-14 : Temps de parcours en fonction du secteur considéré (sas d'accès et secteur d'entrée) et en fonction du sens de déplacement. Les données n'étant pas différentes selon les zones proches du nid ou de la source nous les avons regroupé pour réaliser le graphique. ($973 < N < 1000$).

- L'analyse précise de l'issue des rencontres qui se produisent dans le sas d'accès nous permettra-t-elle d'expliquer ces ralentissements ?

V.4.2.3.2 Rencontres dans le sas d'accès

Nous présumons que le ralentissement observé dans le sas d'accès trouve son origine dans le temps perdu par les fourmis lorsqu'elles s'engagent dans une rencontre. Pour cela nous avons relevé pour un échantillon de 250 fourmis le nombre de rencontres avec et sans contacts au niveau de chaque sas d'accès (1 et 2).

V.4.2.3.2.1 Règle de priorité

Lors de l'analyse des films nous avons pu remarquer que les ralentissements se situent essentiellement au niveau du passage d'un secteur à l'autre (du sas d'accès au secteur d'entrée). Nous avons par conséquent particulièrement prêté attention aux rencontres qui ont lieu au niveau de la ligne d'entrée séparant le sas d'accès du secteur d'entrée. En d'autres termes, nous avons noté, parmi les 250 fourmis considérées précédemment, le nombre de fourmis qui rencontrent, avec ou sans contact, une fourmi arrivant dans la direction opposée au niveau la ligne d'entrée. Nous avons ensuite déterminé qui a la priorité sur l'autre lors de cette rencontre. Pour cela nous avons noté le moment où se produit la rencontre (t_0), le moment où la première fourmi impliquée dans la rencontre traverse la ligne séparant le sas d'accès du secteur d'entrée (t_1) et enfin le moment où la deuxième fourmi traverse la ligne (t_2) (voir Figure V-15). Nous obtenons ainsi le temps perdu par chaque fourmi engagée dans une rencontre.

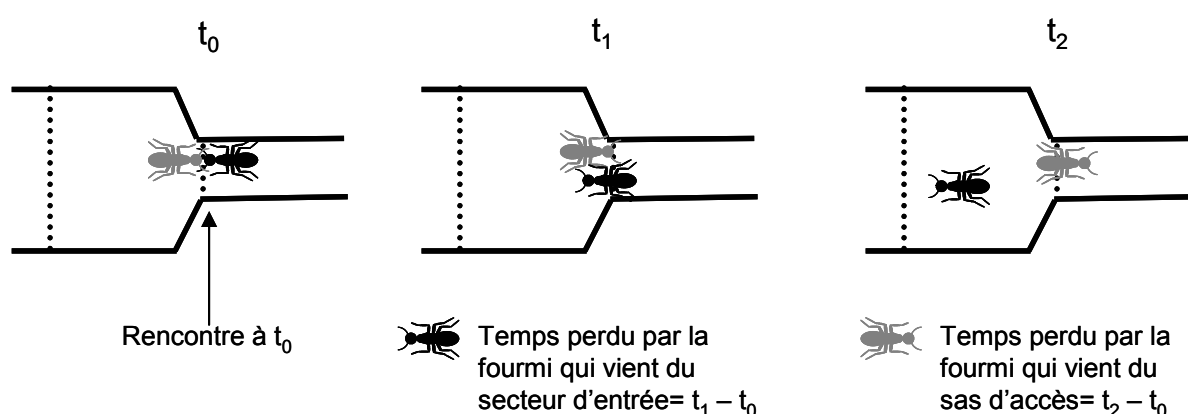


Figure V-15: Illustration d'une rencontre entre deux fourmis progressant en direction opposée au niveau de la ligne d'entrée séparant le sas d'accès et le secteur d'entrée et exemple de calcul du temps perdu dans la rencontre pour chaque fourmi.

V.4.2.3.2.2 Arrêts

Nous avons relevé le nombre de fourmis qui stoppent leur avancée au-delà de 0.5seconde suite à une rencontre avec contact au sein même du sas d'accès, et nous avons mesuré la durée de cet arrêt. Nous avons également noté le nombre de rencontres qui surviennent pendant cet arrêt.

V.4.2.3.3 Résultats

V.4.2.3.3.1 Règles de priorité

L'analyse précise des rencontres au niveau des deux lignes d'entrée séparant les sas d'accès des secteurs d'entrée nous a permis d'identifier la première cause du ralentissement.

En premier lieu, nous constatons qu'approximativement la moitié des individus qui traversent la ligne d'entrée à partir du sas d'accès rencontre au moins un individu se déplaçant en direction opposée (0.47 et 0.51 respectivement du côté du nid et du côté de la source, $\chi^2=0.84$, $P=0.358$). La Figure V-16 illustre la distribution du nombre de rencontres au niveau de la ligne d'entrée.

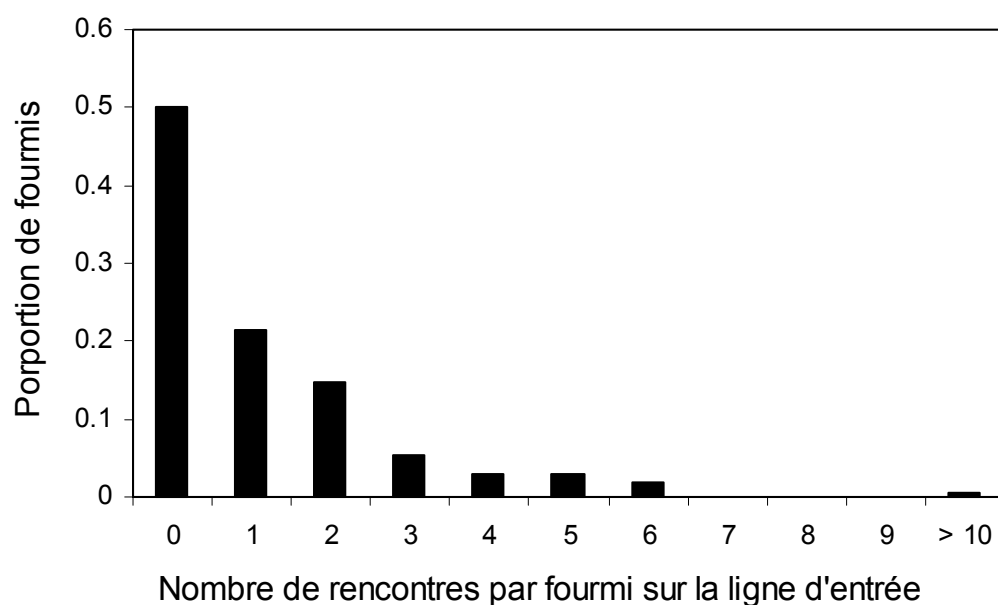


Figure V-16 : Distribution du nombre de fourmis rencontrées au niveau de la ligne d'entrée par une fourmi sortant du sas d'accès et se dirigeant vers le secteur d'entrée. (N=423).

En second lieu, lors d'une rencontre impliquant deux fourmis progressant en sens opposé, nous remarquons dans la grande majorité des cas que l'individu qui se présente à la sortie du sas d'accès donne la priorité à l'individu qui sort du secteur d'entrée et cherche à accéder au sas. Ceci est vrai dans le cas où la rencontre engendre un contact frontal (99 cas sur 105 et 103 sur 106, respectivement du côté nid et du côté source) mais également lors d'une rencontre qui n'entraîne aucun contact (86 cas sur 87, et 166 sur 168, respectivement du côté nid et du côté source).

Cette règle de priorité est confirmée par l'analyse des temps perdus par chaque fourmi engagée dans la rencontre (Tableau V-4, Figure V-17). La variance totale de nos données résulte principalement de l'effet direction de trajet (effet direction de trajet : $P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.453$, Tableau V-4). En effet, nous pouvons voir sur la Figure V-17 que lors d'une rencontre avec ou sans contact, les fourmis qui se situent dans le sas d'accès s'immobilisent beaucoup plus longtemps que les fourmis présentes dans le secteur d'entrée (rencontre sans contact : $0.65 \pm e.s. 0.04$ et $0.17 \pm e.s. 0.01$ s, respectivement pour les fourmis du sas d'accès et du secteur d'entrée ; rencontre avec contact : $0.93 \pm e.s. 0.05$ et $0.34 \pm e.s. 0.01$ s, respectivement pour les fourmis du sas d'accès et du secteur d'entrée). Nous constatons également que les fourmis perdent plus de temps lors d'une rencontre avec contact frontal que lors d'une rencontre sans contact frontal (effet type de rencontre : $P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.176$, Tableau V-4) quelle que soit leur direction de trajet. Les facteurs restants n'expliquent que pour une très faible part la variance totale (effet zone : $P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.018$ et interaction type de rencontre*direction : $P < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.013$).

Source de variation	Carrés moyens	ddl	F	P
Type de rencontre	12.78	1	197.98	<0.001
Direction de trajet	49.24	1	767.25	<0.001
Zone	1.08	1	16.78	<0.001
Type de rencontre x Direction de trajet	0.80	1	12.47	<0.001
Type de rencontre x Zone	0.00	1	0.01	0.922
Direction de trajet x Zone	0.05	1	0.80	0.370
Type de rencontre x Direction de trajet x Zone	0.05	1	0.75	0.388

Tableau V-4: Résultats de l'ANOVA à trois facteurs qui nous a permis de tester l'effet du type de rencontres (avec ou sans contact), de la direction de déplacement (les fourmis qui se déplacent des sas d'accès vers les secteurs d'entrée vs les fourmis qui se déplacent du secteur d'entrée vers les sas d'accès), de la zone considérée (zone proche du nid vs zone proche de la source), sur le temps de perdu par chaque fourmi lors d'une rencontre. Les données ont été normalisées par une transformation logarithmique.

Le temps perdu par la fourmi qui tente de sortir du sas d'accès va être amplifié par le fait que durant le laps de temps où elle est immobilisée, une autre fourmi en provenance du secteur d'entrée peut se présenter à nouveau au niveau de la ligne d'entrée. Cet effet est illustré par la Figure V-16. Nous constatons en effet que la probabilité de rencontrer deux fourmis est loin d'être négligeable.

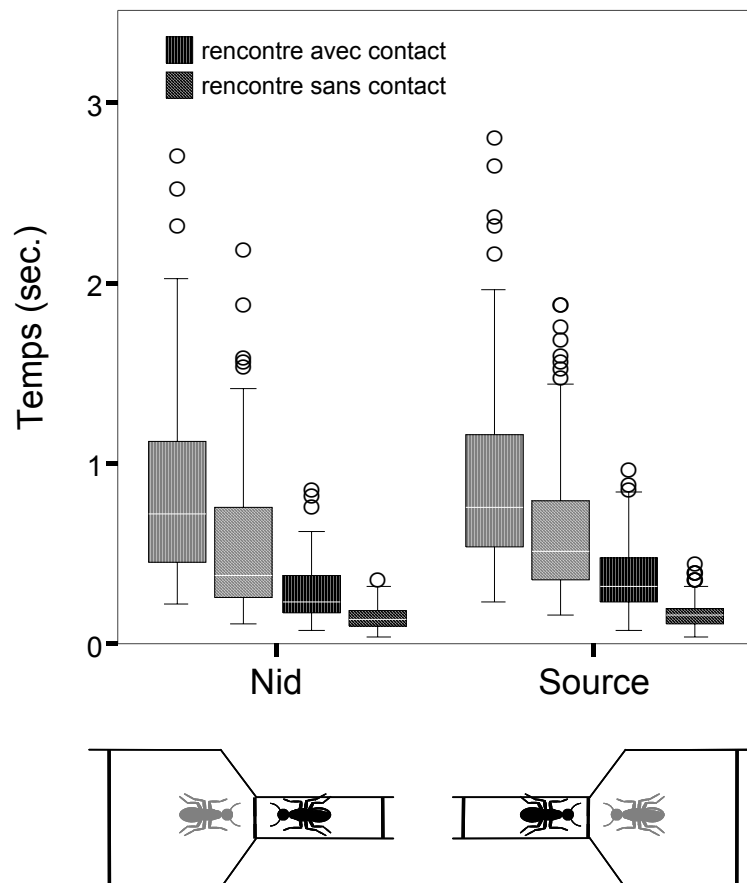


Figure V-17 : Temps perdu par chaque fourmi engagée dans une rencontre (avec ou sans contact) en fonction du sens de déplacement de celle-ci et de la zone considérée (proche du nid ou de la source). Les boîtes à moustache grises correspondent au temps perdu lors d'une rencontre par les fourmis sortant du sas d'accès. Les boîtes à moustache noires correspondent au temps perdu lors d'une rencontre par les fourmis sortant du secteur d'entrée 87<N<168.

V.4.2.3.3.2 Arrêt

La deuxième cause du ralentissement est en réalité la conséquence directe de la première. Le ralentissement d'une fourmi à la sortie du sas d'accès provoque une réaction en chaîne obligeant une certaine proportion de fourmis qui la suivent à stopper également leur mouvement (0.33 et 0.27, respectivement du côté du nid et de la source, $\chi^2=0.51$, $P=0.476$). En

effet, la majorité de ces arrêts sont provoqués par une rencontre engagée avec la fourmi qui la précède dans le sas (0.81 et 0.87, respectivement du côté du nid et de la source, $\chi^2=0.03$, $P=0.856$)

A partir du moment où la fourmi se trouve arrêtée, elle va rencontrer un certain nombre de fourmis se déplaçant en sens opposé.

Afin d'étudier la relation liant la durée de l'arrêt au nombre de rencontres dans les sas d'accès en fonction de la zone considérée (proche du nid ou de la source) nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

Temps d'arrêt = constante + b1 zone + b2 nombre de rencontres + b3 zone * nombre de rencontres

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{3,72}=132.41$, $P<0.001$) et rend compte de 85.2% de la variance. La variable indépendante nombre de rencontres a un effet significatif ($t=17.15$, $P<0.001$) sur le temps d'arrêt : la durée de l'arrêt augmente linéairement avec le nombre de rencontres. La zone considérée (nid ou source) n'a pas d'effet significatif sur les temps d'arrêt relevés ($t=1.96$, $P=0.054$). De plus, l'interaction entre la zone et le nombre de rencontres n'est pas significative ($t=0.28$, $P=0.777$), ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression correspondant au temps perdu par rencontre représentées sur Figure V-18 ne sont pas significativement différentes. Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

Temps d'arrêt = $2.46 + 0.48$ nombre de rencontres

Nombre de rencontres : nombre de rencontres – moyenne du nombre de rencontres

Ce modèle nous permet de calculer le temps perdu par la fourmi arrêtée en fonction du nombre de rencontres. Le temps perdu va être amplifié par le fait que, durant le laps de temps où elle est immobilisée, elle peut à nouveau se retrouver bloquée par une nouvelle fourmi. Les arrêts qui ont lieu à l'intérieur du sas d'accès répondent au même phénomène que les arrêts qui se produisent sur la ligne d'entrée. En d'autres termes, les fourmis qui sont au niveau du sas d'accès cèdent la voie aux fourmis provenant du secteur d'entrée.

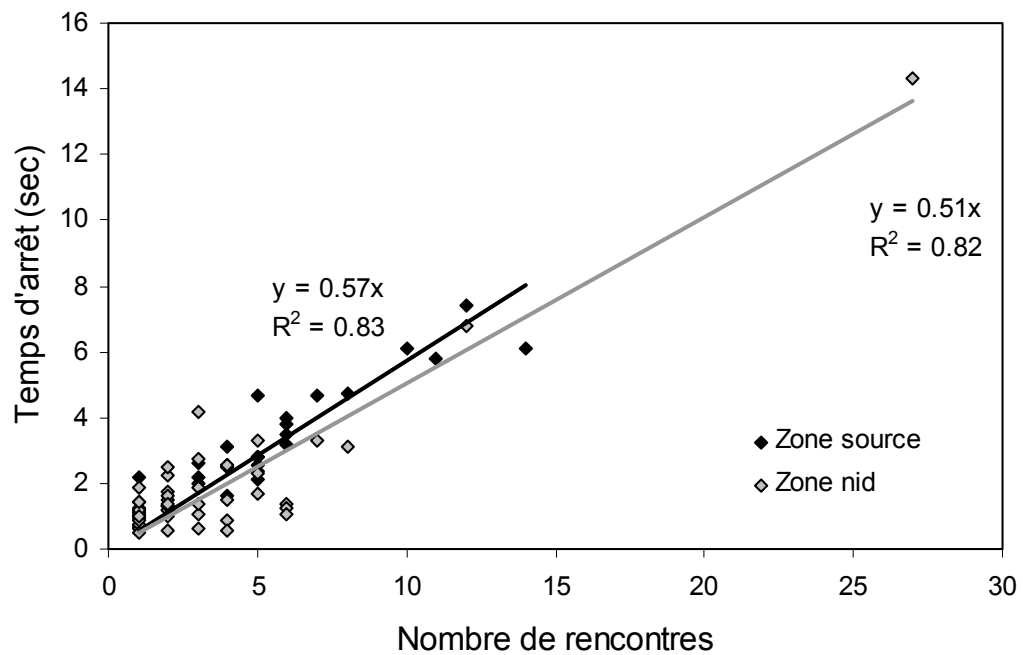


Figure V-18 : Temps d'arrêt en fonction du nombre de fourmis rencontrées se déplaçant en sens opposé dans le sas d'entrée (N=27, N=46 respectivement pour la zone source et la zone nid).

V.4.2.3.3.3 Ralentissement : effet de la géométrie du sas d'accès ?

Nous avons contrôlé que les différences dans les temps de parcours aller et retour sont effectivement provoquées par les règles de priorité mises en place à la sortie du sas d'accès et non simplement par la géométrie du sas d'accès. Pour cela, nous avons considéré les temps de parcours au niveau du sas d'accès des fourmis qui ne rencontrent aucune congénère à la sortie du sas et qui ne s'immobilisent pas plus de 0.5sec. Nous avons donc éliminé les fourmis qui concèdent la priorité à la sortie du sas d'accès et les fourmis marquant des arrêts au niveau du sas. Notre échantillon est donc composé de fourmis traversant le sas « librement », c'est-à-dire non contraintes par les fourmis se déplaçant en sens opposé.

Le temps moyen passé dans le sas d'accès par les fourmis qui n'ont pas concédé de priorité n'est pas significativement différent du temps passé dans le secteur d'entrée (test de Student pour échantillon apparié $1.09 \pm e.s.0.10$ vs $1.23 \pm e.s.0.04$ $t = -1.74$ $P = 0.084$). Nous pouvons donc conclure que la géométrie du sas d'accès n'est pas en cause dans le ralentissement des fourmis.

Nous avons donc porté sur un graphique le temps de parcours de cet échantillon de fourmis en fonction du nombre de rencontres avec contact subies au sein du sas d'accès et non à la sortie de celui-ci (Figure V-19). Ensuite, nous avons réalisé le modèle de régression multiple suivant :

Temps de parcours = intersection + b_1 nombre de contacts + b_2 zone + b_3 zone * nombre de contacts

Le modèle de régression est significatif (Anova pour le modèle total : $F_{1,257}=1447.34$, $P<0.001$) et rend compte de 84.9% de la variance totale.

Le modèle nous permet d'éliminer l'effet zone ($t=1.61$, $P=0.109$). Les pentes des droites de régression représentées Figure V-19 ne sont pas significativement différentes (interaction zone*rencontre : $t=-1.76$, $P=0.08$), ce qui signifie qu'un contact dans le sas proche du nid est aussi coûteux que dans le sas proche de la source.

Le temps moyen perdu par contact est égal à 0.41sec ($\pm$ e.s.0.01). Cette valeur est relativement proche de la valeur obtenue pour un contact subi au niveau de la zone centrale (0.43sec $\pm$ e.s.0.03 s, Figure V-7).

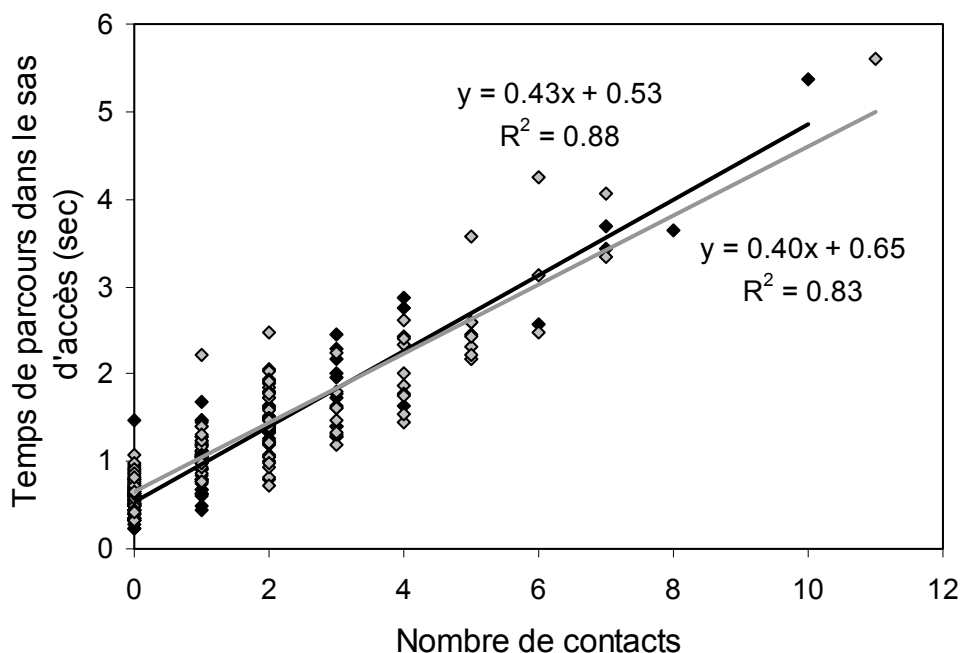


Figure V-19 : Temps de parcours en fonction du nombre de contacts pour les deux sas considérés (N=147 pour le sas proche du nid et N=112 pour le sas proche de la source).

V.4.2.3.4 Résumé

- Le temps de séjour est plus long dans les sas d'accès que dans les autres secteurs du pont. Les fourmis sont ralenties au niveau des sas d'accès.
- La moitié des fourmis qui sortent du sas d'accès rencontrent une congénère se déplaçant en direction opposée au niveau de la ligne d'entrée du pont.
- La majorité des fourmis qui sortent du sas cèdent la priorité aux fourmis qui accèdent au sas à partir du secteur d'entrée.
- Les fourmis qui tentent de sortir du sas d'accès perdent beaucoup de temps lorsqu'elles sont engagées dans une rencontre au niveau de la ligne d'entrée.
- Une certaine proportion de fourmis marque un arrêt dans le sas d'entrée suite à une rencontre avec la fourmi qui précède. La durée de cet arrêt est directement proportionnelle au nombre de rencontres.
- La géométrie du sas d'entrée n'est pas responsable du ralentissement relevé dans ce secteur.

V.5 DISCUSSION

Cette étude nous a permis de démontrer que l'organisation temporelle du trafic en situation d'encombrement permet de conserver des flux équivalents, quelle que soit la largeur du chemin proposé aux fourmis. La conséquence principale de cette organisation est la diminution des temps de parcours des individus sur des ponts encombrés.

V.5.1 Temps de parcours

V.5.1.1 Rôle des rencontres

Le facteur principal jouant sur les temps de parcours est le nombre de contacts subis tout au long du trajet. A l'inverse des fourmis qui transportent des charges à l'extérieur du corps (*Camponotus herculeanus* Nielsen et col. 1982, *Atta cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, Burd et Aranwela 2003, *A. colombica* Lighton et col. 1987, *Pogonomyrmex rugosus* Lighton 1993, *P. maricopa* Weier et Feener 1995, *A. vollenweideri* Röschard et Roces 2002, *Dorymyrmex goetschi* Torres-Contreras et Vasquez 2004) la vitesse des fourmis qui reviennent au nid chargées de liquide sucré n'est pas affectée par le poids de la nourriture transportée (Mailleux et col 2000). Burd et Aranwela (2003) montrent chez *A. cephalotes* que l'effet des rencontres affecte de façon secondaire la vitesse des fourmis, comparé à l'effet taille de la fourmi et l'effet poids de la charge. Le facteur taille étant inexistant chez *Lasius niger*, seul le facteur rencontre semble affecter le temps de parcours de la fourmi. L'encombrement induit par la largeur du pont est responsable d'un fort taux de rencontres avec contact, et par conséquent augmente considérablement les temps de parcours sur un pont étroit. L'alternance des groupes aller et retour observée sur le pont étroit permet de limiter le nombre de rencontres qui a lieu au cours du trajet et par conséquent de diminuer le temps de parcours. Il est cependant important de se rappeler, comme il sera discuter plus loin, que la longueur du trajet joue un rôle important dans les économies de temps : réduire les contacts sur des tronçons commun longs peut s'avérer coûteux avec un mécanisme comme celui que nous avons mis en évidence car des temps d'attente longs seraient nécessaires.

V.5.1.2 Rôle du flux

Les temps de parcours des fourmis qui se déplacent sur le pont sont plus longs lorsque le flux est moins important. Nous pouvons invoquer un effet de la concentration de la piste pour expliquer cette différence. Nous pouvons supposer que la piste est plus marquée lorsque les flux sont plus importants. Beckers et col. (1992a) ont montré chez *Lasius niger* que la quantité de phéromone déposée affecte la vitesse de déplacement de la fourmi. En effet, la vitesse de déplacement est directement corrélée à la concentration de la piste. Franks et col. (1991) ont également montré sur *Eciton burchelli* que la vitesse de déplacement augmente avec la concentration en phéromone sur la piste.

Nous pouvons également supposer que cette différence est le résultat d'une stimulation visuelle. L'état motivationnel pourrait être amplifié à la vue de congénères se dirigeant vers la source et/ou revenant au nid. Cette hypothèse a déjà été invoquée dans le ramassage des brindilles chez *Formica polyctena* (Chauvin et Janin 1975). Sur les ponts étroits, la densité d'individus étant plus élevée, la stimulation visuelle serait plus importante. Il faut toutefois demeurer prudent face à cette hypothèse car jusqu'à maintenant la « communication visuelle » chez les fourmis n'a pas été clairement démontrée et il est fréquent que le signal soit avant tout de nature chimique (de courte portée) et non visuelle (Hölldobler et Wilson 1990).

V.5.1.3 Rôle de la largeur du pont

Au cours de nos analyses nous avons relevé un léger effet de la largeur du pont sur le temps de parcours. En effet, à nombre de contacts égaux, les fourmis se déplacent plus rapidement sur le pont étroit. Nous pouvons supposer qu'un pont large permet des trajets plus sinueux. En effet, l'amplitude de la déviation angulaire entraînée par une rencontre ne sera pas limitée par les bords du pont, comme elle peut l'être sur un pont étroit.

V.5.2 Mise en place des groupes

La cause principale de l'organisation temporelle des flux est la formation des groupes au niveau des sas d'accès.

V.5.2.1 Formation des groupes : où ?

Il n'est pas impossible que des groupes se forment à la sortie du nid chez des espèces pratiquant le recrutement de masse, de la même façon que chez les espèces qui pratiquent le recrutement de groupe par un leader (*Camponotus socius* Hölldobler 1971, *Tetramorium caespitum* Verhaeghe 1977, 1982, *T. bicarinatum* De Biseau et col. 1994). Les groupes trouvent leur origine dans les comportements d'invitation qui ont lieu à l'intérieur du nid (*Monomorium pharaonis* Sudd 1957, Szlep et Jacobi 1967, *Myrmica scabrinodis* Cammaerts 1980, *Paraponera clavata* Breed et Bennett 1985, *Messor rufitarsis* Hahn et Maschwitz 1985, *Solenopsis invicta* Cassill 2003 ; revue des comportements d'invitation : Lenoir et Jaisson 1982). Ces auteurs montrent en effet que la recruteuse contacte (et dans certain cas guide) un certain nombre de congénères, ce qui va ainsi synchroniser leur sortie à l'extérieur.

Toutefois, Mailleux (2002) montre chez *Lasius niger* que la mobilisation des ouvrières dans une colonie affamée repose essentiellement sur une sensibilité accrue des fourmis du nid à un signal émis à distance par les recruteuses, et que celui-ci correspond certainement à la piste chimique. En effet, lorsque la première fourrageuse revient au nid, elle dépose une piste chimique qui encourage la sortie de ses congénères. Or, la distribution spatiale des fourmis à l'intérieur du nid varie avec la durée du jeûne. Les ouvrières se regroupent au niveau de l'entrée du nid lorsqu'elles sont affamées (Mailleux 2002). Cette distribution va augmenter la probabilité pour une fourmi de rencontrer la piste déposée par la recruteuse. Dans nos expériences cet effet est sans doute amplifié par les dimensions du nid qui sont relativement réduites.

Chez de nombreuses espèces, lorsque la piste est bien établie, le départ d'un individu ne nécessite plus de contact préalable et les individus s'engagent sur la piste indépendamment les uns des autres. Ceci peut être amplifié car une fourraguse de *Lasius niger* qui a effectué un premier voyage a de forte chance d'en effectuer un second (Mailleux 2001). Toutefois, des mécanismes allélomimétiques sont certainement mis en jeu lors du recrutement et l'hypothèse selon laquelle le départ d'une fourmi pourrait encourager le départ d'une autre fourmi se situant à proximité reste envisageable mais n'a pu être mis en évidence au cours de nos expériences. La distribution des intervalles de temps qui séparent la sortie de deux individus ne diffère pas d'une distribution correspondant à une sortie aléatoire. Nous pouvons supposer que cet effet de « burst » dans le recrutement s'il existe est noyé par l'intensité du recrutement et par une multitude d'événements aléatoire entre la sortie du nid et dans notre cas, l'arrivée dans le sas.

Les groupes que nous observons lorsque les fourmis se dirigent vers la source se forment bel et bien au niveau du sas d'accès, et non au niveau du nid.

Au niveau de la source, Halley et Burd (2004) ont montré chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* que lorsque des événements perturbateurs se produisent au niveau de la source, comme une collision entre deux individus, des phénomènes de « vagues » peuvent être observés, c'est-à-dire que l'événement se transmet à la manière d'une réaction en chaîne, provoquant l'arrêt du comportement de boisson et parfois le départ de plusieurs individus. Ces phénomènes peuvent générer la formation de groupes à la sortie de la source de nourriture. Dans nos expériences, nous supposons que la taille de la source de nourriture utilisée nous a permis de limiter ces effets de « vague ». En effet, nous avons montré que les fourmis quittent aléatoirement la source et que les groupes se forment au niveau de sas d'accès près de la source et non au niveau de la source elle-même.

V.5.2.2 Formation des groupes : comment ?

Les groupes de fourmis circulant dans la même direction sont le produit direct d'un ralentissement qui se manifeste avant que l'individu ne parvienne à la partie étroite du pont. Ce ralentissement résulte d'un temps d'arrêt beaucoup plus long lors d'une rencontre, de la part des fourmis qui s'engagent sur la partie étroite du pont. Nous avons en effet montré que la majorité des individus qui tentent d'accéder à la partie étroite du pont cèdent la priorité aux individus qui se déplacent en direction opposée. Le ralentissement provoque une accumulation d'individus au niveau du sas d'accès. Lorsque la voie est finalement libre, les fourmis ainsi réunies s'engagent séquentiellement sur la partie étroite du pont, formant ainsi un groupe. Le groupe formé traverse le pont et atteint alors le deuxième sas d'accès où il obtient à son tour la priorité. Les règles de priorité mises en évidence au cours de nos expériences sont parfaitement symétriques. En d'autres termes, les mécanismes observés sont identiques, que l'individu arrive du nid ou de la source. Nous aurions pu aisément imaginer que les ouvrières qui se rendent à la source cèdent le passage aux fourmis qui reviennent chargées de nourriture, et cela quel que soit l'endroit où elles se rencontrent. En effet, chez *Atta colombica* l'analyse des rencontres impliquant des fourmis chargées et leurs congénères non chargées nous a permis d'identifier des règles de priorité stricte en faveur des fourmis qui transportent de la nourriture (chapitre VIIIp333 et chapitreIXp373), permettant ainsi à ces dernières d'occuper le centre de la piste.

Des observations réalisées chez les termites (*Longipeditermes longipes* et *Hospitalitermes* Miura et Matsumoto 1998a, 1998b) et chez les fourmis légionnaires (*Dorylus* sp. Gotwald 1995) montrent également que les individus chargés de nourriture occupent le centre de la colonne de recrutement, cette organisation permettant d'optimiser le retour de nourriture au nid. Nous pouvons supposer que cette organisation spatiale se met en place à partir de règles de priorité similaires mais que ces dernières dépendent du statut de l'individu (chargé ou non chargé). L'espèce utilisée ici, contrairement à celles citées précédemment, se nourrit de liquide et transporte donc sa nourriture à l'intérieur du corps. Nous pouvons dès lors suggérer que l'encombrement engendré par le transport de la nourriture est inexistant et qu'il ne peut générer la mise en place d'un système de priorité unidirectionnel.

La mise en évidence de synchronisations dans les passages des groupes aller et retour nous amène à nous poser la question de la périodicité de ces oscillations. Les analyses de Fourier réalisées sur les données temporelles et sur les tailles de groupes n'ont pu déceler aucune périodicité. Le flux des sorties étant aléatoire, il est difficile de retrouver une périodicité dans l'alternance des groupes. Celle-ci nécessiterait une arrivée régulière des fourmis pour permettre au sas de se remplir de manière constante. Or, l'arrivée aléatoire des fourmis introduit des délais entre individus qui se suivent qui peuvent tout aussi bien être très longs comme très courts. Lorsque le délai est court, le sas se remplit rapidement et le groupe formé sera de grande taille. A l'inverse, si le délai est long les fourmis sortiront du sas indépendamment, formant ainsi de petits groupes. Les variations du flux ne permettent donc pas de générer des groupes de tailles constantes alternant de manière régulière dans le temps. De plus, il est assez aisé de produire des oscillations régulières même dans un environnement stochastique (similaire à nos arrivées aléatoires). Cependant pour obtenir de telles oscillations régulières, il est nécessaire d'avoir un couplage entre des mécanismes d'amplification relativement forts et des inhibitions. Nos observations ne mettent pas en évidence de telles amplifications. L'essentiel du phénomène est basé sur des temps d'attente et des accumulations résultant de ces attentes.

Nous constatons que les oscillations provoquées par l'encombrement sur la piste ne sont pas du même ordre que les oscillations observées chez *Tetramorium impurum* lorsque l'encombrement a lieu au niveau de la source (Verhaeghe et Deneubourg 1983) et qui d'ailleurs ne sont pas entretenues. Si nous réservons le terme d'oscillations à des processus réguliers dans le temps, le phénomène décrit ici n'appartient pas à cette famille. Nous pouvons cependant parler de synchronisations à haute fréquence comme celles que l'on peut observer chez des espèces pratiquant le recrutement de groupes couplé au recrutement de masse (*Tetramorium*

impurum Verhaeghe et Deneubourg 1983). A l'inverse lorsque la source est encombrée les auteurs suggèrent de véritables oscillations mais de basse fréquence. En fait les échelles de temps entre ces deux phénomènes ne sont pas surprenantes. Dans le cas des sources de nourritures, et de l'encombrement, le phénomène met en jeu des allers et retours entre la source de nourriture et le nid. Ceci implique des temps caractéristiques de plusieurs minutes. Dans notre situation, il s'agit d'une organisation sur des échelles de temps courtes associées à des croisements et passages limitant le trafic de fourmis.

V.5.3 Formation des groupes : pourquoi ?

Rasse (1999) a noté que les galeries de l'espèce *Lasius niger* pouvaient être de très faible diamètre (0.2cm). En terme de stratégie d'optimisation du fourragement, est-il plus coûteux pour une colonie d'élargir ses galeries lorsque le trafic augmente, comme l'a montré Berghoff et col. (2002) chez les fourmis légionnaires *Dorylus laevis* qui fourragent de façon hypogée, ou de mettre en place une organisation temporelle comme celle que nous observons chez *L. niger*? La différence fondamentale entre ces deux espèces réside dans la longueur des galeries. En effet, chez *L. niger*, Rasse (1999) montre que celles-ci oscillent entre 4 et 12cm, ce qui correspond approximativement à la longueur du pont utilisée lors de nos expériences, alors que chez *Dorylus laevis*, les galeries peuvent atteindre 10m. Nous pouvons dès lors suggérer que la mise en place de synchronisation et de train sur de longs trajets serait extrêmement coûteuse en temps, car les durées d'attente générées par le phénomène seraient certainement très longues. Nous pouvons donc supposer que l'organisation temporelle des flux va dépendre de la longueur du trajet.

De plus, il est important de noter que la mise en place de notre régime alternatif est instantanée dans nos expériences, alors que l'élargissement d'une galerie se fera sur une échelle de temps beaucoup plus longue (dizaine d'heures) (Buhl et col sous presse) par rapport au recrutement que nous étudions. Dans le cas où la colonie devrait réagir rapidement face à l'augmentation du flux, la mise en place d'une organisation temporelle sera certainement privilégiée aux dépens de l'élargissement de la galerie. Celui-ci pourra éventuellement se faire par la suite si le flux demeure important sur une période relativement longue.

V.5.4 Des fourmis et des hommes

Les phénomènes que nous avons observés s'apparentent fortement aux phénomènes observés chez les piétons (Helbing et col. sous presse, Figure V-20). En effet, lorsque les piétons sont confrontés à un rétrécissement au sein d'un couloir, Helbing et col. (sous presse) constatent une alternance dans les directions de passage. Ils montrent également que la fréquence des oscillations diminue avec la longueur du rétrécissement. En d'autres termes, les groupes qui alternent deviennent de plus grande taille. Les mécanismes responsables de la formation de ces groupes n'ont pas été réellement identifiés. Les auteurs supposent simplement qu'il est plus facile pour un individu de suivre un congénère qui se déplace dans la même direction, ceci favorisant la formation d'un train d'individus. Un individu qui s'engagerait dans le couloir serait automatiquement suivi d'un autre individu. Le conflit se matérialise dans cette expérience par l'impatience exprimée par les personnes qui attendent au niveau du rétrécissement. L'augmentation du temps d'attente provoquerait une diminution progressive des distances interindividuelles, ceci résultant de l'accumulation des individus au niveau du sas. Après un certain temps la pression atteinte au niveau du sas permettrait aux individus d'accéder au couloir. Ces phénomènes de « pression dépression » seraient responsables des oscillations observées.

Helbing et col signalent que si le flux devient trop important le conflit se déplace au niveau du couloir. En effet, si le flux d'arrivée est important une direction de déplacement va monopoliser le couloir, interdisant ainsi son accès aux individus situés au niveau du sas. La pression exprimée au niveau du sas d'accès va augmenter et paralyser le flux d'individus venant du couloir. Chaque individu au niveau du sas d'accès se trouve alors bloqué à la fois par les individus qui le suivent, empêchant pour lui toute manœuvre de demi-tour, mais aussi par les personnes qui progressent en direction opposée à son mouvement, lui interdisant ainsi l'accès au couloir. Les personnes progressant dans le couloir ne vont plus pouvoir entrer dans le sas et donc sortir du couloir. Le flux va diminuer et finir par se « cristalliser » complètement. Les personnes seront donc immobilisées au niveau du couloir et la pression au niveau du sas ne va cesser d'augmenter et provoquer la paralysie totale du groupe d'individus.



Figure V-20 : Oscillations de groupes de piétons au niveau d'un couloir présentant un rétrécissement (Helbing sous presse).

Force est de constater que dans le cas humain, de nombreuses solutions mises en œuvre ne sont pas basées sur les interactions entre les individus et l'émergence d'une réponse collective. Frequentement pour le trafic automobile, les systèmes mis en place sont centralisés et la synchronisation ou l'oscillations sont imposées aux utilisateurs. L'exemple classique est celui des feux alternatifs. Ce dernier exemple nous permet d'attirer l'attention sur un point important que nous n'avons pas abordé dans nos discussions et qui est celui des caractéristiques physiques des unités et notamment leur taille. En d'autres termes, les règles que nous discutons ici ne sont sans doute applicables que dans des situations où la taille et l'énergie cinétique des unités sont petites.

V.5.5 Coopération ou conflit ?

Les mécanismes de régulation du trafic identifiés lors des nos expériences s'apparentent aux mécanismes de poussée décrit dans le chapitre III p111. L'individu qui laisse la voie libre est toujours celui qui en a la possibilité. Dans le cas où les fourmis ont le choix entre deux branches, une fourmi venant du nid ou de la source de nourriture et s'apprêtant à s'engager sur une branche rencontre une de ses congénères venant en sens opposé et est redirigée sur l'autre branche. Ce mécanisme permet à la fourmi qui a traversé entièrement la branche d'éviter de se

retrouver bloquée à son extrémité et d'être contrainte de faire demi-tour, comportement qui s'avère difficile à réaliser lorsque la largeur est réduite.

Dans le cas d'un chemin unique, la fourmi qui se trouve dans le sas d'accès cède le passage à la fourmi qui quitte la partie étroite. Suite à une rencontre au niveau du rétrécissement, la fourmi située dans le sas d'accès peut se décaler plus aisément du fait de la largeur qui lui est offerte. A l'inverse, la fourmi qui se trouve sur la partie étroite du pont est astreinte à continuer son chemin du fait des contraintes imposées par la largeur du chemin.

Le recrutement alimentaire par piste chimique peut être principalement caractérisé comme un processus dynamique d'autocatalyse : le nombre de recrutes augmente avec la quantité de phéromone présente sur la piste et donc avec le nombre d'ouvrières à la source qui renforcent cette piste à leur retour. La piste jouant le rôle de feed-back positif favorise l'accroissement du flux, et par conséquent l'augmentation du nombre de rencontres. Le système de priorité mis en place à l'entrée du pont étroit constitue une rétroaction négative qui non seulement s'oppose au suivi de piste, mais en résulte. En effet, l'augmentation du trafic favorise l'apparition de rencontres à l'entrée du pont qui vont contribuer à ralentir les fourmis et permettre ainsi la mise en place d'une alternance des flux aller et retour. L'émergence de groupes désynchronisés dans le temps permet de fluidifier le trafic en limitant le nombre de rencontres subies lors de la traversée du pont. Par conséquent, en limitant les encombrements sur le pont, les fourmis évitent les ralentissements au cours de leur trajet et échappent ainsi à des densités trop élevées qui pourraient conduire à une paralysie totale du trafic. Ce système simple dans sa logique a une remarquable capacité régulatrice. Le suivi de piste génère donc sa propre régulation et intègre automatiquement les limitations imposées par les caractéristiques du milieu.

The background of the page is a photograph of a green leaf. A single leaf-cutter ant is visible on the leaf, positioned near the center. The ant is small, with a segmented body and long antennae. The leaf has prominent veins and a slightly serrated edge. The overall lighting is bright, giving the leaf a vibrant green appearance.

REVUE :
LE FOURRAGEMENT
CHEZ LES FOURMIS
COUPEUSES DE
FEUILLES DU GENRE
ATTA

VI FOURRAGEMENT CHEZ *ATTA* SP.

VI.1 GENERALITES

Les fourmis champignonnistes font toutes partie de la famille des Myrmicinae. Les fourmis coupeuses de feuilles du genre *Atta* ne se rencontrent que dans les forêts tropicales humides du Nouveau Monde, de l'extrême sud des États-Unis jusqu'au nord de l'Argentine et de l'Uruguay en passant par les Antilles. Les espèces de ce genre sont monogynes et la fondation de la colonie est de type claustrale.

Les fourmis coupeuses de feuilles font partie des espèces animales qui dominent leur environnement. Pour donner une idée de l'impact de leurs activités, mentionnons que ces insectes sont les principaux herbivores des régions qu'ils habitent, consommant à eux seuls près de 17 % du feuillage que produit la forêt. Ces fourmis sont un réel problème pour l'agriculture, ce sont de grandes défoliatrices qui commettent dans les cultures des dégâts considérables (ex dans Cherrett et Sims 1968, Rockwood 1973, Jutsum et col. 1981, Vasconcelos et Cherrett 1997). Les vergers de citronniers de l'île de Trinidad par exemple peuvent être dépouillés de leurs feuilles en une seule journée. Au Brésil la perte de pâture a été jugée équivalente à celle de 800 000 bovins. Au total Cherrett (1982) estime à un milliard de dollars les pertes engendrées par les fourmis du genre *Atta* pour l'Amérique tropicale. La lutte biologique contre ces insectes ravageurs dépend étroitement d'une meilleure connaissance de leurs relations avec leur champignon. Les recherches portent notamment sur l'emploi de plantes fongicides.

En 1820, le biologiste français Geoffroy Saint-Hilaire, impressionné par les ravages des fourmis coupeuses de feuilles, remarquait : « *Ou bien le Brésil tue les Atta ou bien les Atta tuent le Brésil !* ».

Les espèces du genre *Atta* présentent un comportement très particulier chez les fourmis : elles cultivent des champignons. Les *Atta* perpétuent leurs pratiques agricoles à travers un cycle de vie (Hölldobler et Wilson 1990) qui débute par l'envol nuptial des reines vierges. Celles-ci emportent dans leur bouche une touffe de filaments de champignon. Une fois fécondée, chaque reine creuse un puits vertical, où elle dépose les hyphes pour fonder son premier jardin, et pond ensuite ses premiers œufs. Les champignons prolifèrent, alimentés en partie par le liquide fécal royal (Figure VI-1). Au bout de quarante à soixante jours, les premières ouvrières adultes

apparaissent. Celles-ci vont découper des fragments de feuilles à l'extérieur du nid puis les porter à l'intérieur de la fourmilière, où ils sont recoupés en plus petits morceaux. Ce matériel végétal est ensuite utilisé pour cultiver le champignon (basidiomycète) dont les fourmis se nourrissent (Figure VI-2). Les fourmis fertilisent les champignonnières en partie avec leurs déjections.



Figure VI-1 : Reine de *Atta colombica* prenant soin de son champignon. © Gregory G. and Mary Beth Dimijian



Figure VI-2 : Ouvrières de *Atta texana* occupées à déposer les fragments de feuilles transportés sur le champignon. © Gregory G. and Mary Beth Dimijian

Dans le milieu naturel les fourmis transportent principalement des feuilles et des fleurs mais elles peuvent également prélever la sève des plantes qu'elles exploitent (*Atta cephalotes* Stradling 1978, *Acromyrmex octospinosus* et *Atta cephalotes* Little et Cherrett 1976, Figure VI-3).



Figure VI-3 : Ouvrières du genre *Acromyrmex* transportant des pétales de fleur. © Philip Slosberg

Les *Atta* construisent d'énormes structures souterraines. Les galeries peuvent s'enfoncer jusqu'à 6 m de profondeur, reliant entre elles pas moins de 1 920 chambres. Dans certaines régions, on peut recenser jusqu'à 28 nids par hectare, chacun abritant au moins un million de fourmis. Une seule de ces colonies peut récolter plus de 1 000 kg de feuillage par année (Hölldobler et Wilson 1990).

- Dans ce chapitre de revue nous nous intéresserons uniquement au fourrageur. Nous ne présenterons pas les activités réalisées à l'intérieur du nid.

VI.2 POLYMORPHISME ET POLYETHISME

VI.2.1 Polymorphisme

Les colonies de *Atta* adultes peuvent compter plusieurs millions d'individus de taille différente (Weber 1966, 1972, *Atta colombica* Martin et col. 1967, *Atta sexdens* Wilson 1980a). Elles sont caractérisées par un polymorphisme continu (Figure VI-4). En d'autres termes l'histogramme de fréquence des mesures de la largeur de la tête suit une distribution unimodale très étalée (Passera 1984). On peut néanmoins les regrouper en 4 castes : minime, media, maxima, soldat. Les fourmis impliquées dans le fourragement appartiennent aux quatre castes (Weber 1972, *Atta sexdens* Wilson 1980a) mais y tiennent des rôles différents.



Figure VI-4 : Polymorphisme chez *Atta texana*. ©Dayna

VI.2.2 Polyéthisme : division du travail

Nous présentons ici un ensemble de données relatives aux *Atta* mais un grand nombre de remarques s'appliquent (ou ont leurs équivalents) aux différentes espèces de fourmis. Les individus des différentes castes sont généralement spécialisés dans l'exécution de tâches

précises. Néanmoins la division du travail reste plastique et les proportions d'ouvrières accomplissant les différentes tâches varient en réponse aux perturbations internes à la colonie ou environnementales.

Les fourrageuses, toutes castes comprises, représentent 5% de la population totale de la colonie (*A. colombica* Martin et col. 1967, *A. cephalotes* Lewis et col. 1974, *A. colombica* Howard 2001).

Les minimes que l'on rencontre sur les pistes ont essentiellement un rôle défensif face aux parasites de type phoridés qui pondent leur œuf à l'intérieur de la tête des média (*A. cephalotes*, Eibl-Eibesfeldt 1967, *A. colombica* Feener et Moss 1990, *A. cephalotes* Feener et Brown 1993, *A. cephalotes* Orr 1992). Elles ne participent pas au recrutement (*A. capiguara* Hughes et Goulson 2002) et elles sont pour la plupart juchées sur des fragments portés par les média, les protégeant ainsi contre les parasites (*A. cephalotes* Cherret 1972, *A. cephalotes* Lewis et col 1974, *A. cephalotes* Stradling 1978, Figure VI-5). Cependant elles semblent également se nourrir de sève sur le site de découpage (*A. cephalotes* et *Acromyrmex octospinosus* Littleddy et Cherrett 1976, *A. cephalotes* Stradling 1978). De nombreux auteurs suggèrent également que les minimes nettoient les fragments avant leur arrivée au nid (Weber 1972, *A. sexdens* Wilson 1980, *A. texana* Fowler 1983, *A. cephalotes* Linksvayer et col. 2002). North et col (*A. sexdens* 1999) avancent l'hypothèse que les minimes communiqueraient de nombreuses informations aux média, concernant les feuilles à découper.

Les soldats et les majors ont un comportement de défense à l'intérieur ou près du nid. Ils sont pratiquement absents sur les pistes, mais on peut les observer portant des débris encombrant la piste ou coupant des feuilles relativement coriaces (Moser 1967, *A. sexdens* Wilson 1980b, *A. laevis* Salzman et Jaffe 1991, *A. colombica* Howard 2001)

Les média dominent la population de fourrageuses (*A. sexdens* Fowler et Robinson 1979, *A. sexdens* Wilson 1980a, 1980b, *A. cephalotes* Van Breda et Stradling 1994), et représentent en moyenne 6% de la population totale de la colonie (*A. colombica* Martin 1967, *A. cephalotes* Lewis et col 1974).

Au sein des média un certain nombre de fourmis qui reviennent au nid ne portent pas de fragment de feuilles (*A. cephalotes* Cherrett 1968, 1972, *A. colombica* Lugo et col 1973). Lugo et col 1973 lors d'une étude de terrain ont estimé à 75% la proportion des fourmis qui ne transportent pas de feuilles chez *A. colombica*. Elles sont engagées soit dans l'entretien de la piste (*A. cephalotes* Lewis et col 1974, *A. colombica* Howard 2001), soit dans le transport de

sève (*A. cephalotes* Littlejohn et Cherrett 1976, *A. cephalotes* Stradling 1978). Howard (2001) a montré chez *A. colombica* que ce sont les fourrageuses les plus grandes, fréquemment appelées maxima, qui sont engagées dans le nettoyage de la piste. Néanmoins cet auteur estime la population de « nettoyeuses » seulement à 5 % de la population. Ce résultat est bien éloigné des hypothèses émises par Lugo et col. (1973) qui pour leur part suggèrent que 50% de la population de fourrageuses est occupée à l'entretien de la piste. Au travers des différents articles lus, il nous semble à l'heure actuelle que la fonction des fourrageuses « non transporteuses » demeure relativement floue.



Figure VI-5 : Minime juchée sur un fragment transporté par une maxima.

Dans la plupart des espèces du genre *Atta* nous pouvons constater que les individus qui coupent sont généralement plus petits que les individus qui portent les fragments (*A. cephalotes* Stradling 1978, *A. sexdens* Fowler et Robinson 1979). Cependant on observe la relation inverse chez *A. laevis* (Vasconcelos et Cherrett 1996).

Le facteur taille apparaît comme un facteur secondaire dans l'allocation des tâches de transport et de découpage, néanmoins il conserve une importance dans le fourrageur. En effet lorsque la distance entre le nid et la source de nourriture augmente, on ne retrouve plus que des individus de grande taille (Shutler et Mullie 1990 *A. colombica*).

VI.3 PARTITION DES TACHES

Chez les fourmis champignonnistes un transfert de matériel perpétuel se fait entre le nid et l'environnement. Des fragments de feuilles sont ramenés au nid pour nourrir le champignon et les résidus résultant de la culture du champignon sont transportés à l'extérieur du nid (Hart et Ratnieks 2002). Ces activités de transfert sont réalisées par de nombreux individus et peuvent être subdivisées en différentes tâches. C'est ce que Jeanne (1986) a désigné sous le terme de « partition des tâches ». Chez les *Atta* on observe une partition des tâches en ce qui concerne l'activité de fourragement (revue Hart et col. 2002) et l'activité de nettoyage du nid avec la formation d'amas de détritrus, parfois spectaculaires, résultant de la culture du champignon (*A. colombica* Hart et Ratnieks 2002).

Le transfert de nourriture d'un individu à l'autre lors du fourragement peut se faire de deux façons, soit par transfert indirect soit par transfert direct.

VI.3.1 Transfert indirect de la nourriture

Le transfert indirect peut se traduire par la formation de « caches », en d'autres termes par l'accumulation de fragments de feuilles à un endroit donné. La formation de ces caches obéit souvent à un feedback positif (Hart et Ratnieks 2000). Lorsqu'une fourmi dépose un fragment elle encourage le dépôt à cet endroit de nouveaux fragments par ses congénères. L'émergence d'une cache répondra donc à des mécanismes d'amplification.

Ces « caches » s'observent à différents niveaux de la piste :

- à l'entrée du nid (*A. colombica* et *A. cephalotes* Hart et Ratnieks 2000 et 2001, et *A. colombica* observations personnelles) où elles semblent être le résultat d'un encombrement au niveau du trou d'entrée.
- à l'intérieur du nid : Hart et Ratnieks (2001) suggèrent que les fourmis abandonnent leur fragment lorsqu'elles n'ont plus la possibilité d'avancer dans la galerie.
- près de la source : la probabilité pour une fourmi de déposer le fragment est maximale près de la source et diminue au fur et à mesure qu'elle s'en éloigne (*A. colombica* Hart et Ratnieks 2001). Ceci résulte d'un changement topographique entre la piste établie sur

le tronc de la plante et la piste présente au sol. Lugo et col. (*A. colombica* 1973) estime à 70% le pourcentage de fragments ramenés au nid après avoir été déposé au niveau d'une cache.

- le long de la piste : ces dépôts résultent souvent d'un fort trafic (*A. colombica* Lugo et col 1973, Hart et Ratnieks 2001, *A. sexdens rubropilosa* Fowler et Robinson 1979)
- à l'intersection de deux pistes : la formation de caches résulte souvent de la confrontation des flux au niveau de l'intersection (Hubbell et col 1980, *A. colombica* et *A. cephalotes* Hart et Ratnieks 2000).
- au niveau d'un obstacle : la fourmi qui est bloquée au cours de sa progression abandonne fréquemment son fragment, encourageant ainsi la formation d'une cache (*A. colombica* Hart et Ratnieks 2001)

Fowler et Robinson (1979) ont mis en évidence ce transfert indirect chez *Atta sexdens* en dénommant trois sous-ensembles d'individus :

- « les coupeurs » : ce premier ensemble de fourmis montent aux arbres et découpent des fragments qu'elles laissent ensuite tomber sur le sol (*A. cephalotes* Hubbell et col 1980, *A. laevis* Vasconcelos et Cherrett 1996, *A. colombica* Hart et col. 2002). Les fourmis peuvent laisser tomber soit la feuille intacte, en coupant au niveau du pétiole (*A. sexdens* Fowler et Robinson 1979, *A. laevis* Vasconcelos et Cherrett 1996), soit les fragments préalablement découpés (*A. cephalotes* Hubbell et col 1980).
- « les exploitants des caches » : ces fourrageuses récupèrent les fragments sur le sol, les recoupent en plus petit morceaux et les déposent sur la piste.
- « les porteurs de feuilles » : ces individus transportent les fragments jusqu'au nid.

Fowler et Robinson (*A. sexdens* 1979) et Hubbell et col (*A. cephalotes* 1980) ont montré que la moitié des feuilles découpées étaient retrouvées et ramenées au nid.

Récemment, Röscher et Rocas (2003) ont montré chez *A. vollenweideri* la mise en place d'un système de chaîne qui pouvait faire intervenir de 2 à 5 transporteuses. La première abandonne le fragment près de la source, il est ensuite transporté par une deuxième fourmi, et ainsi de suite. Les dernières fourmis impliquées dans la chaîne parcourent la plus grande distance. Ce transfert de fragments demeure indirect même s'il ne fait pas intervenir la formation de cache.

VI.3.2 Transfert direct

Le transfert direct de fragments de feuilles (*A. cephalotes* Hubbell et col. 1980, *A. cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, *A. colombica* Anderson et Jadin 2001) qui pourrait s'apparenter au comportement trophallactique observé chez nombre d'espèces de fourmis telle que *Lasius niger* (Lenoir 1979), s'observe quelque fois sur la piste mais surtout à l'intérieur du nid où des fourmis de grande taille donnent leurs fragments à des fourmis de plus petite taille qui vont les recouper ensuite pour la culture du champignon.

VI.4 STRATEGIE DE RECOLTE DE NOURRITURE

VI.4.1 Activité de fourragement

Une ouvrière d'*Atta* une fois recrutée va passer entre 3 et 5h à fourrager. Le temps de parcours des recrutées pour se rendre à la source est de 30min pour une piste de 60m. Arrivées à la source elles mettent 2 à 3min pour découper un fragment. Elles ramènent ensuite les fragments au nid où elles demeurent 10 à 30 min avant de repartir vers la source. La fourmi peut effectuer 2 à 3 voyages par période de fourragement (*A. cephalotes* Lewis et col 1974).

Les fourmis champignonnistes fourragent fréquemment de nuit, surtout durant la saison sèche (*A. cephalotes* Lewis et col 1974, *A. colombica* Rockwood et Hubbell 1976). Néanmoins, aucun facteur environnemental du type photopériode ou cycle lunaire n'a pu être mis en relation avec le rythme de fourragement (*A. cephalotes* : Hodgson 1955, Cherrett 1968, Lewis et col 1974 ; *A. colombica* : Wirth et col 1997). L'activité de fourragement peut être influencée par la présence de parasites appartenant à la famille des phoridae (Feener et Moss 1990, Orr 1992). Ces parasites doivent pondre dans une tête de fourmi suffisamment grande pour permettre à leur larve de se développer. Feener et Moss (1990) et Orr (1992) ont noté que la taille des fourrageuses varie au cours du temps en fonction de la présence des phoridés. Les fourrageuses qui récoltent le jour, quand les phoridés sont actives, sont de plus petite taille. A l'inverse la nuit, lorsque les phoridés sont absentes, les fourmis qui fourragent sont de plus grande taille.

VI.4.2 Recrutement

VI.4.2.1 Piste

La stratégie de récolte utilisée par les fourmis champignonnistes fait appel à des pistes chimiques qui à elles seules vont guider les ouvrières jusqu'à la source de nourriture (*A. texana* Moser et Blum 1963, *A. cephalotes* Jaffe et Howse 1979). La stratégie de fourragement employée correspond au recrutement de masse tel que le définit Wilson (1962).

L'exploitation de sources de nourriture relativement stables (*A. sexdens* Fowler et Robinson 1979, *A. colombica* Shepherd 1982, 1985, *A. colombica* Howard 2001) permet l'établissement de pistes qualifiées de « permanentes » (*Atta* sp. Weber 1972, *A. colombica* Howard 2001), comparables à celles que l'on observe chez les fourmis qui exploitent des colonies de pucerons (*Formica* sp. Rosengren et Sundström 1987). Les fourmis entretiennent régulièrement de trois à dix pistes (*Atta* sp. Weber 1972, *A. sexdens* Fowler et Robinson 1979, *A. colombica* Rockwood et Hubbell 1987, *A. colombica* Howard 2001). Vasconcelos (1990) estime chez *A. cephalotes* et *A. sexdens* que 15 à 23% seulement de la surface de l'aire de fourragement des colonies est effectivement exploitée. Cet auteur montre également que les nouveaux sites alimentaires exploités sont relativement proches des pistes déjà existantes. Ce système de pistes permanentes permet aux fourmis de retourner sur des ressources précédemment abandonnées du fait de leur épuisement mais qui se régénèrent à nouveau quelque temps après (*A. colombica* Shepherd 1982).

Les pistes peuvent faire jusqu'à 30cm de large (Fowler et Robinson 1979, Figure VI-6). La longueur moyenne d'une piste est d'environ 50m (*A. colombica* Shepherd 1982), mais elles peuvent fréquemment excéder 200m (*A. cephalotes* Lewis et col 1974). Chez *A. colombica* elle est comprise entre 2 et 140m (Rockwood et Hubbell 1987). Fowler et Robinson 1979 ont démontré que la longueur des pistes peut varier selon la période de l'année de 8m en juillet jusqu'à 32m en décembre chez *Atta sexdens*.



Figure VI-6 : Piste permanente d'*Atta*.

VI.4.2.2 Découverte d'une source de nourriture

Lorsque la scout est confrontée à une source non familière, elle évalue dans un premier temps sa qualité en effectuant de petites morsures sur le pourtour de la feuille sans prélever de fragment (*A. cephalotes* Jaffe et Howse 1979, *A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1994). Dans un second temps, elle retourne au nid en déposant une piste chimique. Lorsqu'une scout découvre une source de nourriture dont les caractéristiques lui sont familières, elle revient également au nid en pistant. Dans ce cas cependant, le recrutement ne nécessite pas que la scout teste préalablement la source de nourriture par de petites morsures (*A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1994). En effet, certains auteurs ont montré que la fourmi est capable de reconnaître l'odeur de la source de nourriture (*Acromyrmex lundii* Roces 1990a, 1994; *A. cephalotes* Littledyke et Cherrett 1978) et de transmettre cette information aux recrutées (*Acromyrmex lundii* Roces 1993). Le recrutement s'initie par conséquent beaucoup plus rapidement lorsque les scouts sont confrontées à des sources familières car celles-ci reviendront plus rapidement au nid (*A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1994, *A. colombica* Howard et col 1996). Néanmoins, les sources de nourriture non familières sont plus attractives et préférées (*A. cephalotes* Cherrett

1972), et la proportion de fourmis engagées dans le recrutement est plus grande (*A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1994).

VI.4.2.3 Recrutement par piste

Malgré de nombreux travaux réalisés dans le but d'identifier les composants intervenant dans la phéromone de recrutement (revue Blum et col. 1964, *A. texana* Tumlinson et col. 1971, 1972, Robinson et col. 1974, *A. cephalotes* Jaffe et Howse 1979, Vilela et col. 1987, *A. sexdens rubropilosa* Cross et col. 1979, *A. sexdens* Evershed et Morgan 1981, Billen. et col. 1992), le comportement de pistage en tant que tel reste peu étudié.

Lorsqu'une source de nourriture est découverte, les recrutes sortent du nid stimulées, soit par la piste (recrutement indirect), soit par un contact antennaire avec la scout (recrutement direct) (*A. cephalotes* Jaffe et Howse 1979, *A. lundii* Roces 1993). Les informations obtenues par les recrutes vont moduler leur état motivationnel, ce qui va entraîner des différences dans leurs réponses face à un même stimulus (*A. lundii* Roces 1993). Roces a présenté des sources sucrées de différente qualité aux scouts et il a observé ensuite le comportement des recrutes lorsqu'elles sont confrontées à des fragments de Parafilm imbibés de solution sucrée. Il montre que la proportion de fourmis recrutes qui vont revenir au nid en pistant est fonction de la qualité de la source trouvée par la scout : la proportion de pisteuses augmente avec la qualité de la source découverte par la scout, même si l'ensemble des recrutes sont confrontées au même matériel alimentaire (morceaux de Parafilm)

D'après Jaffé et Howse (1979), le nombre d'ouvrières d'*Atta cephalotes* recrutes ne dépend pas du nombre de fourmis qui quittent la source et retournent au nid mais de la concentration de la piste. En d'autres termes, la piste à elle seule peut provoquer la sortie des fourrageuses. Néanmoins, la seule présence de la piste n'est pas suffisante pour déclencher le comportement de pistage des recrutes. La présence de nourriture est nécessaire pour que les fourmis renforcent la piste. Plus la piste est concentrée, moins les fourmis ont tendance à se disperser, même en présence d'une source plus proche. Enfin, les fourmis sélectionnent la source la plus proche si les deux sources offertes sont de même appétence.

VI.4.2.4 Recrutement au niveau de la source

Plusieurs facteurs intervenant au niveau de la source vont renforcer le recrutement par piste.

En premier lieu, le fait qu'une feuille ait déjà été découpée par une fourmi augmente sa probabilité d'être découpée à nouveau (*A. cephalotes* Barrer et Cherrett 1972) Ceci s'explique d'une part par le fait que le bord découpé produit des substances chimiques volatiles qui sont attractives pour les fourmis et d'autre part, par la géométrie du bord qui se trouve modifiée et facilite un découpage ultérieur diminuant ainsi le temps passé à la source.

En second lieu, Roces et col (*A. cephalotes* 1993) ont montré que les fourmis strident lorsqu'elles découpent et lorsque qu'elles quittent la feuille découpée. Markl (*A. sexdens* 1965) avait auparavant observé ce comportement de stridulation dans un autre contexte : lorsque des fourmis se retrouvent ensevelies, ce signal encourage leurs congénères à creuser. Le signal émis sur la feuille ne diffère pas de celui qui est émis au nid pour prévenir les congénères. Ainsi, lorsque ce comportement est réalisé sur la feuille il attire les congénères (*A. cephalotes* Roces et col. 1993) et joue le rôle d'un feed-back positif, au même titre que la piste. Roces et Hölldobler (1995) ont également montré chez *A. cephalotes* que la communication par stridulation facilite la défense face à des parasites en encourageant les minimas à grimper sur les fragments découpés.

Le comportement de stridulation associé au recrutement s'avère aussi facilitateur du découpage (Tautz et col 1995, *A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1996). La stridulation provoque la vibration des mandibules selon un axe longitudinal ce qui facilite le découpage de la feuille. La vibration des mandibules permet de tendre la feuille et de limiter l'instabilité de celle-ci durant le découpage. Ce fonctionnement s'apparente à celui du vibratome que l'on utilise pour réaliser des coupes histologiques.

VI.4.2.5 Modulation du recrutement

Chez les *Atta* comme chez *Lasius niger* (Beckers et col 1993) on observe un ajustement du comportement de pistage en fonction de la qualité de la source de nourriture (*A. cephalotes* Jaffe et Howse 1979, *A. colombica* Shepherd 1982, *A. lundii* Roces 1993).

Les scouts peuvent moduler individuellement la quantité de phéromone déposée en accord avec la qualité de la source découverte. Par des mécanismes d'amplification ceci conduit la colonie à sélectionner la source la plus riche (*Atta cephalotes* Jaffe et Howse 1979, *A. lundii* Roces 1993). La proportion de fourmis recrutées qui vont pister après avoir été informées par la scout de la présence d'une source de nourriture d'une certaine qualité va dépendre de la source effectivement rencontrée. En d'autres termes, si la recrutée a été informée de la présence d'une source de grande qualité mais qu'elle se trouve finalement confrontée à une source de faible qualité elle ne renforcera pas la piste tracée préalablement par la scout. Il existe donc un système de décision individuel de la part des recrutées qui ne dépend pas seulement de l'information transmise par la scout (*A. lundii* Roces 1993).

Roces et Nunez (1993 *A. lundii*) présentent à une scout une solution sucrée d'une certaine concentration. Ensuite lorsque la scout quitte la source, ils proposent aux fourmis recrutées non plus une source liquide mais des morceaux de parafilm imbibés de solution sucrée. Ils constatent alors que plus la solution de sucre offerte à la scout est riche plus les fragments découpés par les recruteuses sont petits. Le temps de découpage étant directement lié à la taille du fragment, la découpe d'un fragment de petite taille permettra de limiter le temps passé à la source et ceci favorisera donc un transfert d'information plus rapide.

Roces et col. (1993, 1996) ont montré que la proportion de fourmis qui strident augmente avec la richesse de la source. L'information transmise par la stridulation durant le découpage varie donc également avec la qualité de la source. Lorsque la source de nourriture est de grande qualité, le nombre de fourmis qui découpent des fragments sera par conséquent plus grand.

Le taux de recrutement (nombre de fourmis recrutées par recruteuse), qu'il soit chimique ou mécanique, va donc dépendre de la qualité de la source (*A. cephalotes* Roces et col 1993, Roces et Hölldobler 1994, 1996, *A. cephalotes* Jaffe et Howse 1979).

VI.4.2.6 Influence du jeûne sur le recrutement

Le niveau de satiété joue lui aussi un rôle prépondérant dans le recrutement (*A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1994). En effet, des fourmis affamées ont un taux de recrutement plus important que des fourmis nourries *ad libitum*. Lorsque les colonies sont affamées on observe beaucoup plus de fourmis qui reviennent au nid non chargées. Le ratio fourmis chargées /

fourmis non chargées est plus faible au début du recrutement pour les colonies affamées, il augmente ensuite pour devenir plus important lorsque le recrutement est parfaitement établi. Roces et Hölldobler (*A. cephalotes* 1994) ont mis en évidence que les fourmis affamées coupent des fragments plus petits que les fourmis nourries *ad libitum*. Ils supposent que cette réduction dans la taille des fragments découpés pourrait accélérer le transfert d'information et le recrutement en limitant le temps passé à la source de nourriture.

L'affamement a également un effet sur le comportement de pistage et sur la réponse à la piste. Jaffe et Howse (1979) observent par exemple que les ouvrières d' *A. cephalotes* affamées ont moins tendance à se disperser.

Roces et Hölldobler (*A. cephalotes* 1996) ont démontré que l'affamement modulait également le comportement de stridulation, au même titre que la qualité de la source. Ces auteurs constatent d'une part que le seuil de réponse des fourmis aux stridulations diminue lorsque les individus sont affamés, et d'autre part que la proportion de fourmis qui strident augmente lorsque la colonie est affamée.

VI.4.2.7 Vitesse de déplacement

Dans le milieu naturel la vitesse des fourmis est estimée à environ 2m/min (*A. cephalotes* Lewis et col. 1974). Cependant celle-ci varie en fonction de plusieurs paramètres :

- la taille de l'individu : les individus de grande taille se déplacent plus rapidement que les individus de petite taille (*A. cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, *A. colombica* Shutler et Mullie 1991).
- le poids du fragment transporté : les individus se déplacent d'autant plus vite que le fragment est léger (*A. cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, *A. colombica* Lighton et col. 1987, *A. lundii* Roces et Nuñez 1993, *A. colombica* et *A. cephalotes* Burd 1996a, manipulation expérimentale du poids de la charge : *A. colombica* Shutler et Mullie 1991, *A. colombica* et *A. cephalotes* Burd 2000a, *A. vollenweideri* Röschard et Roces 2002, *A. cephalotes* Burd et Aranwela 2003)
- la longueur du fragment transporté pour les *Atta* coupeuses d'herbe (*A. vollenweideri* Röschard et Roces 2002).

- la qualité de la source : la vitesse des fourmis est plus importante lorsqu'elles transportent une charge plus appétente (*A. lundii* Roces 1993, Roces et Nuñez 1993).

VI.5 COMPORTEMENT DE DECOUPAGE DES FEUILLES

Weber (1972) a constaté que les fourmis se servent de leurs pattes antérieures comme pivot pour découper la feuille, l'aire du fragment étant par conséquent directement liée à la taille de la fourmi. Cette vision est trop déterministe et nous verrons par la suite que le comportement de découpage ne peut se réduire à cette relation.



Figure VI-7 : Comportement de découpage. ©Alex Wild

De nombreux travaux ont confirmé dans une certaine mesure les travaux de Weber en mettant en évidence la relation entre la masse du fragment et la masse (ou la taille) de la fourmi qui l'a découpé. Une fourmi de grande taille transporte des fragments plus lourds qu'une fourmi de plus petite taille. (*A. cephalotes* Lutz 1929, Wetterer 1991a, *A. cephalotes* Cherrett 1972, Weber 1972, Van Breda et Stradling 1994, *A. colombica* Schutler et Mullie 1990, Burd 1995, *Acromyrmex octospinosus* Wetterer 1991c, , *A. colombica* et *A. cephalotes* Burd 2000a, *A.*

vollenweideri Röschard et Roces 2002). Cette relation confirme l'observation de Weber (1972) car l'aire du fragment est positivement corrélée à sa masse.

VI.5.1 Relation entre les caractéristiques physiques du substrat végétal et la taille du fragment découpé

L'aire du fragment découpé semble également directement reliée aux caractéristiques physiques des feuilles offertes, caractéristiques physiques qui sont clairement corrélées les unes aux autres :

- La densité : il existe une relation inverse entre la densité des feuilles et l'aire du fragment découpé (*A. cephalotes* Cherrett 1972, Rudolf et Loudon 1986, Wetterer 1991a, Roces et Hölldobler 1994, *A. colombica* Burd 1995). De plus Cherrett (*A. cephalotes* 1972) a montré que ce sont les fourmis de plus grande taille qui découpent les fragments les plus denses.
- La dureté : Waller (*A. texana* 1982) et Nichols-Orians et Schultz (*A. cephalotes* 1989) indiquent que les préférences intraspécifiques pour certaines feuilles dépendent principalement de la dureté de celles-ci. Néanmoins, Howard (1988) montre, en intégrant plusieurs facteurs simultanément, que le facteur dureté, même s'il réduit la vitesse de découpage, n'a qu'une influence secondaire sur la taille du fragment comparé à la taille de l'individu.
- L'épaisseur : Van Breda et Stradling (*A. cephalotes* 1994) démontrent que l'épaisseur des feuilles offertes apparaît comme le paramètre déterminant dans le comportement de découpage. En effet, lorsque les feuilles sont plus épaisses ou qu'elles présentent de nombreuses nervures les angles effectués lors du découpage sont plus aigus. Ils montrent qu'à l'inverse la manipulation expérimentale du poids de la feuille n'a aucune influence sur l'aire du fragment découpé.
- La longueur : chez *A. vollenweideri* qui transporte des brins d'herbe, l'épaisseur n'a pas d'influence sur les fragments découpés. Toutefois, chez cette espèce c'est la longueur qui sera le paramètre déterminant (Röschard et Roces 2002).

VI.5.2 Relation entre l'âge de la feuille et la taille du fragment découpé

La préférence pour de jeunes feuilles (*A. cephalotes* Cherrett et Seaforth 1970, Cherrett 1972, Barrer et Cherrett 1972, *A. colombica* Rockwood 1976, *A. sexdens* Vasconcelos 1990) semble être le résultat direct des difficultés de découpage rencontrées par les fourmis face à des feuilles âgées qui sont souvent plus denses (*A. cephalotes* Nichols-Orians et Schultz 1989). Cherrett (*A. cephalotes* 1968, 1972) montre que la difficulté de découpage (mesurée par le rapport taille du fémur / densité de la feuille) est positivement corrélée au temps de découpage.

La préférence pour les feuilles jeunes est augmentée par la présence récurrente d'insectifuge dans les feuilles âgées (*A. cephalotes* Barrer et Cherrett 1972). De plus, pour certains auteurs les composés chimiques sont des facteurs majeurs de l'appétence d'une feuille et jouent donc un grand rôle dans le comportement de découpage (richesse en sève : *A. cephalotes* Cherrett 1972 ; latex : *A. cephalotes* Stradling 1978 ; concentration en eau : *A. colombica* Bowers et Porter 1981 ; présence de nutriments : *Atta* sp. Janzen 1975, *A. cephalotes* et *A. colombica* Rockwood 1976, *A. cephalotes* Howard 1987 et 1988, *A. laegivata* Vasconcelos et Cherrett 1996 ; présence de sucre : *A. texana* Waller 1982)

Waller (1982) chez *A. texana*, observe que lorsqu'il enduit de sucre des feuilles âgées précédemment ignorées par les fourmis il déclenche le comportement de découpage. Il conclue peut être hâtivement que les fourmis sont capables de faire la balance entre dureté et appétence.

VI.5.3 Autres facteurs

En dehors des caractéristiques de la feuille, d'autres facteurs peuvent moduler la taille du fragment découpé :

- la familiarité de la source (*A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1994) : les fourmis découpent de plus grands fragments lorsque la source rencontrée est non familière.
- la température extérieure, les fragments sont plus grands lorsque la température est plus élevée (*A. sexdens* Fowler et Robinson 1979).

- le niveau de satiété de la colonie : les fourmis coupent des fragments plus petits lorsqu'elles sont affamées (*A. cephalotes* Roces et Hölldobler 1994)
- l'encombrement à la source (*A. cephalotes* Burd 2000b) : les fourmis seraient limitées au niveau de l'espace et par conséquent couperaient des fragments plus petits. Selon cette hypothèse, c'est au début du recrutement que l'on rencontrerait les plus gros fragments.
- La distance séparant le nid de la source : ce paramètre semble influencer le comportement de découpage en laboratoire : plus la distance est grande entre le nid et la source plus les fragments découpés sont grands (*A. lundii* Roces 1990b). Mais ceci ne semble pas se retrouver sur le terrain (*A. colombica* Schutler et Mullie 1990, *A. cephalotes* Wetterer 1991b). Wetterer (1991b) suggère que l'effet observé par Roces (*A. lundii* 1990b) serait lié soit à la préparation des fragments pour le champignon, durant laquelle les fragments sont recoupés en morceaux de plus petite taille (*A. sexdens* Wilson 1980), soit à une différence intragénérique (*Atta* vs *Acromyrmex*). Les distances de fourragement en laboratoire (1m environ) sont en effet beaucoup plus faibles que celles qui sont observées dans la nature (50m en moyenne : *A. cephalotes* Lewis et col 1974, *A. colombica* Shepherd 1982).

Le comportement de découpage apparaît donc comme un mécanisme relativement flexible influencé par de nombreux paramètres, même si la taille du fragment est intimement liée à la taille de la fourmi comme l'a démontré Weber (1972). Il est regrettable que chaque auteur ne s'attache à caractériser l'influence que d'un seul facteur. Il est en effet fréquent que ces facteurs soient étroitement liés. Par exemple, une feuille âgée sera indubitablement plus dense, plus épaisse et par conséquent plus dure qu'une feuille jeune. La masse du fragment est aussi intimement liée à sa densité. Il serait intéressant d'une part de faire une analyse multifactorielle pour évaluer le poids de chaque facteur dans le comportement de découpage, et d'autre part d'identifier si un paramètre joue le rôle d'indice « intelligent » intégrant plusieurs informations pour la fourmi (Detrain et al, 2002).

VI.6 EFFET DE L'ENCOMBREMENT

VI.6.1 Encombrement au niveau de la source

L'encombrement à la source, résultant du recrutement rapide, entraîne une certaine « frustration » chez quelques individus qui vont en réponse parcourir de longues distances afin de chercher un emplacement disponible pour pouvoir découper. Ces individus vont par conséquent se disperser autour de la source de nourriture (*A. colombica* Shepherd 1982). Ceci entraîne la découverte de nouvelles sources. Burd (*A. colombica* et *A. cephalotes* 1996b) reprend cette idée d'encombrement à la source pour expliquer la taille des fragments découpés. En effet la place autour de la source peut être limitée par le nombre de fourmis qui y affluent et celles-ci peuvent être contraintes de découper de petits fragments. Cette hypothèse constitue donc une alternative à celle émise par Roces (*Acromyrmex lundii* 1990b, 1993) sur le transfert d'information. Ces deux hypothèses ne sont cependant pas exclusives, et les expériences réalisées sur le terrain par Burd (*A. colombica* et *A. cephalotes* 2000b) montrent que la taille des fragments ne varie pas de manière significative au cours du recrutement.

VI.6.2 Encombrement sur la piste

Les problèmes d'encombrement liés au trafic sur les pistes ont été peu rapportés dans la littérature et restent souvent anecdotiques, voire hypothétiques. Lewis et col (*A. cephalotes* 1974) ont mis en évidence une diminution de moitié de la vitesse des individus (de 2m/min à 1m/min) lorsque le trafic devient trop important. Il rapporte que les différences de vitesses liées à la taille des individus ou au port de la charge deviennent alors négligeables. Shutler et Mullie (*A. colombica* 1991) indiquent de même que les fourmis qui utilisent des sentiers étroits dans la litière de feuilles du sol peuvent être contraintes de se déplacer toutes à la même vitesse, quelle que soit la masse de leur fardeau ou leur masse corporelle, simplement parce qu'elles s'entrenuisent. Récemment, les travaux de Burd et Aranwela (*A. cephalotes* 2003) ont montré que les collisions engendrées par des flux importants augmentent le temps de parcours des individus. Ce paramètre apparaît cependant comme secondaire comparé à l'influence que peuvent avoir le poids de la charge et la taille de l'individu.

Hart et Ratnieks (*A. colombica* 2001) montrent qu'il y a une forte corrélation entre l'intensité du trafic et le nombre de caches aménagées sur la piste (caches observées uniquement lorsque le trafic est supérieur à 25 fourmis chargées /min).



Figure VI-8 : Encombrement sur une piste d'*Atta*.

L'introduction au laboratoire de différents obstacles à l'acheminement des fragments vers le nid démontre la capacité d'adaptation des individus face aux conditions extérieures, soit par la modification du comportement de découpage, soit par l'extinction de ce comportement (*A. sexdens* Prado 1973). Lorsque le passage des fourmis est contraint par le diamètre du tube utilisé pour revenir au nid on observe différents types de comportements :

- lorsque le diamètre est trop étroit pour permettre le passage de la fourmi et du fragment les fourmis stoppent leur activité de découpage.
- lorsque le diamètre est trop étroit pour permettre le passage de la fourmi et d'un fragment de taille « ordinaire » la fourmi adopte deux « solutions » :
 - la construction d'un nouveau jardin au niveau même de la source de nourriture.

- le redécoupage des morceaux jusqu'à atteindre la taille adéquate permettant le passage de la fourmi et du fragment.

Il y aurait donc une grande flexibilité dans le comportement de découpage, contrairement aux affirmations de Weber (1972) selon lesquelles la taille du fragment est entièrement corrélée à la taille de la fourmi.



Figure VI-9 Encombrement au niveau d'un obstacle.

VI.6.3 Encombrement au niveau du nid

Hart et Ratnieks (2000) chez *A. colombica* et *A. cephalotes* montrent que l'effet de l'encombrement à l'entrée du nid provoque le dépôt de feuilles et la formation d'amas ou cache. Ils suggèrent une relation entre le temps d'attente au niveau de l'entrée du nid et la probabilité d'abandonner le fragment transporté. En d'autres termes plus la fourmi attendra devant l'entrée du nid plus elle sera tentée d'abandonner son fragment. Ce phénomène sera amplifié par le dépôt de nouveaux fragments formant ainsi une cache à l'entrée du nid.

VI.7 OBJECTIFS

Dans les chapitres qui vont suivre nous allons tenter de déterminer l'influence que peut avoir l'encombrement résultant des contraintes environnementales, d'une part sur la quantité de nourriture ramenée au nid, d'autre part sur l'organisation du trafic sur les pistes.

Nous avons choisi de considérer deux types de contraintes :

- La première sera la largeur du chemin que nous offrirons aux fourmis pour se déplacer jusqu'à une aire de récolte :
 - Dans le premier chapitre, nous tenterons de mesurer l'influence de la largeur du chemin sur la quantité de nourriture ramenée au nid et sur la composition du groupe occupé à fourrager.
 - Le second chapitre sera consacré à l'étude de l'organisation temporelle du trafic lorsque le chemin offert est étroit.
 - Nous examinerons dans le troisième chapitre l'organisation spatiale du trafic sur des chemins larges.
- La seconde contrainte sera la hauteur du chemin que les fourmis devront traverser pour rejoindre la source de nourriture. En effet, à la différence de l'espèce *Lasius niger*, les fourmis coupeuses de feuilles transportent des charges imposantes qui peuvent être contraintes par la présence d'obstacles limitant le passage des fragments de feuilles transportés.
 - Dans le quatrième chapitre, nous tenterons de mesurer l'influence de la hauteur du chemin sur la quantité de nourriture ramenée au nid et sur la composition du groupe occupé à fourrager.

INFLUENCE DE LA
LARGEUR DU CHEMIN
SUR L'EFFICACITE DE
LA RECOLTE
ALIMENTAIRE CHEZ
ATTA COLOMBICA

« Il ne faut pas dire que la voie est étroite ; c'est l'étroitesse qui est la voie. »

Jean Wahl

VII INFLUENCE DE LA LARGEUR DU CHEMIN SUR L'EFFICACITE DE LA RECOLTE

RÉSUMÉ

Dans ce chapitre nous nous sommes intéressés à l'influence que peuvent avoir les encombrements survenant sur la piste sur la quantité de nourriture ramenée au nid. Nous avons pour cela utilisé deux ponts de largeur différente (5 et 50 mm). L'analyse de l'efficacité de la récolte peut se faire à deux niveaux ; d'une part au niveau collectif, en quantifiant le nombre de fragments ramenés au nid par unité de temps, et d'autre part au niveau individuel, en mesurant la taille du fragment découpé. Nous avons également étudié le rôle de l'encombrement sur les caractéristiques du trafic, à savoir la probabilité de contact, la composition du groupe en terme de castes morphologiques, et les temps de parcours.

Nous avons pu montrer dans un premier temps que le flux total de fourmis traversant le pont par unité de temps est grandement affecté par la largeur du pont ; dans un deuxième temps, et de façon surprenante, nous avons constaté que le nombre de fragments est deux fois plus important sur un pont étroit que sur un pont large. La taille du fragment quant à elle reste constante, quelle que soit la largeur du pont considérée. Elle est faiblement corrélée à la taille de l'individu.

L'encombrement a une grande influence sur la probabilité de contact puisque celle-ci est quatre fois plus importante sur un pont étroit. Nous avons également constaté que les fourmis chargées contactent un plus grand nombre d'individus par rapport aux fourmis non chargées. Le temps de parcours augmente avec le nombre de contact mais n'est pas affecté par le transport d'une charge. Les temps de parcours sont donc en moyenne plus longs sur des ponts étroits. Enfin, la composition du groupe est légèrement affectée par l'encombrement : on retrouve plus de grandes fourmis sur le pont étroit que sur le pont large.

La récolte sera par conséquent deux fois plus efficace sur un pont étroit que sur un pont large. Nous pouvons avancer deux hypothèses pour expliquer ce résultat : la première repose sur des différences de seuils de réponses des individus aux interactions ; la deuxième repose sur l'encombrement au niveau de la source qui pourrait perturber le comportement de découpage.

VII.1 INTRODUCTION

Nous avons vu dans le chapitre Vp217 que la largeur du chemin offert à une colonie de *Lasius niger* n'influence nullement la dynamique du recrutement et le flux de fourmis retournant au nid après s'être alimentées. Nous pouvons donc supposer que chez cette espèce la largeur de notre dispositif n'affecte pas la quantité de nourriture ramenée au nid. Dans ce chapitre nous allons voir si des résultats semblables peuvent être obtenus chez l'espèce *Atta colombica* qui transporte des charges imposantes et présente un polymorphisme élevé. En d'autres termes, nous évaluerons l'influence de la largeur sur la quantité de nourriture ramenée au nid et sur la composition de la population présente sur les pistes.

Nous avons vu au cours du chapitre VI p267 que la taille du fragment découpé par les fourmis pouvait varier en fonction de plusieurs paramètres. De nombreux auteurs ont tenté de déterminer la stratégie alimentaire développée par les fourmis coupeuses de feuilles en mesurant la taille des fragments ramenés au nid. En d'autres termes on peut étudier si les fourmis :

- choisissent des charges de grande qualité afin de compenser la dépense énergétique engendrée par la récolte : stratégie de maximisation du gain énergétique (Krebs et Davies 1993).
- Ou minimisent le temps alloué à la récolte et augmentent ainsi l'apport de nourriture au nid par unité de temps : stratégie d'optimisation du temps consacré à la récolte (Krebs et Davies 1993).

Selon la première stratégie, une fourmi qui fourragera loin par exemple aura tout intérêt à découper des fragments de grande taille ou à choisir des feuilles de grande qualité. Les résultats concernant l'ajustement individuel du poids de la charge en fonction de la distance parcourue sont extrêmement variables d'une espèce à l'autre. Roces (1990b) montre par exemple chez *Acromyrmex lundii* que plus la distance augmente (de 1m à 5m), plus les fragments de feuille découpés sont de grande taille, ce qui contredit l'hypothèse de la minimisation de temps consacré à la récolte. En effet, une fourmi va alors consacrer plus de temps au découpage et elle sera ralentie par le poids de la charge, ceci diminuant la vitesse de transmission de l'information et par conséquent l'accélération du recrutement. Cependant, ce résultat n'a pas été confirmé

chez *A. cephalotes* et *A. colombica* (Wetterer 1991b, Shutler et Mullie 1990). Wetterer (1991b) suggère que les résultats obtenus par Roces (1990b) s'expliquent par le fait qu'il existe deux types de comportements de découpage : le premier qui correspond au découpage de gros fragments, lorsque les fourmis sont loin de la source (5m), et le second (à 1m de distance) qui résulte de la préparation des fragments en vue de leur incorporation dans le champignon. Shutler et Mullie (1990) démontrent également chez les fourmis découpeuses de feuilles que contrairement à la théorie de la maximisation énergétique, la taille des fragments transportés ne varie pas avec la distance parcourue. Néanmoins, ils indiquent que lorsque le fourragement a lieu sur des arbres éloignés du nid, le polymorphisme est modifié en faveur des fourmis de plus grande taille. D'après ces auteurs il y aurait un ajustement délibéré du polymorphisme de la part de la colonie afin de compenser « l'inefficacité apparente du système ». Nous pouvons cependant invoquer une autre hypothèse, basée sur des mécanismes relativement simples de suivi de piste : ces observations pourraient refléter simplement une différence dans l'efficacité du suivi de piste en fonction de la caste considérée. Detrain et Pasteels (1991) démontrent par exemple chez *Pheidole pallidula* l'existence de différents niveaux de réponse à la piste en fonction de la caste, les majors présentant un meilleur suivi de piste. L'ajustement du polymorphisme en fonction de la distance ne serait ainsi que la conséquence d'une différence dans le niveau du suivi de piste et ne nécessiterait donc aucun ajustement intentionnel au niveau de la colonie.

Selon la seconde stratégie, des fourmis qui s'éloigneraient fortement du nid auraient plutôt tendance à couper de petits fragments afin de minimiser le temps consacré à la récolte et maximiser le nombre d'items alimentaires ramenés au nid par unité de temps. Burd (1996b, 2000b) réfute cette hypothèse. Selon lui, l'encombrement à la source serait le principal facteur responsable de la taille des fragments découpés. En effet, les sites d'initiation du découpage sur une feuille pourraient être limités par le nombre de fourmis présentes. Les individus seraient alors contraints de découper de petits fragments. Cette hypothèse va à l'encontre de celle émise par Roces et Nuñez (*Acromyrmex lundii* 1993) et Roces et Hölldobler (*A. cephalotes* 1994) basée sur le transfert d'information.

La plupart des travaux qui se sont intéressés aux stratégies alimentaires employées par les fourmis, ont considéré la longueur du chemin parcourue mais en aucun cas à notre connaissance l'intensité du trafic sur les pistes. Or, Lewis et col. (1974) ont mis en évidence chez *Atta cephalotes* une diminution de moitié de la vitesse des individus lorsque le trafic devient trop

important. De la même façon, les fourmis utilisant des sentiers étroits se déplacent plus lentement (Shutler et Mullie 1990), ceci résultant vraisemblablement de l'encombrement et donc du nombre d'interactions (Burd et Aranwela 2003). Nous pouvons donc nous demander dans quelle mesure ce ralentissement ne pourrait pas affecter la taille du fragment découpé, au même titre que la distance (Roces 1990b). Au cours de ce chapitre nous allons examiner l'influence de la largeur du chemin offert aux fourmis pour se rendre à une source de nourriture sur la quantité de nourriture ramenée au nid. Cette analyse se fera d'une part au niveau collectif, en quantifiant le nombre d'items ramenés par unité de temps, et d'autre part au niveau individuel, en mesurant la taille du fragment découpé. Pour cela nous utiliserons des feuilles de Parafilm en guise de substrat à découper afin d'éliminer l'effet des caractéristiques physicochimiques du matériel sur la découpe des fragments.

VII.2 OBJECTIFS ET PLAN

Dans un premier temps nous chercherons à déterminer l'influence que pourrait avoir l'encombrement induit par la largeur du chemin au niveau collectif en nous intéressant à la fois aux flux de fourmis chargées et non chargées et au polymorphisme des individus engagés dans le fourragement.

Au niveau individuel nous déterminerons l'effet de l'encombrement sur les variables suivantes:

- la taille du fragment transporté
- la relation entre la largeur de la tête de l'individu et l'aire du fragment découpé : relation déjà mise en évidence par Weber (1972).
- le temps de parcours
- le nombre de rencontres avec et sans contact

Nous tenterons en discussion d'interpréter la relation entre l'encombrement et la quantité de nourriture ramenée au nid.

VII.3 MATERIEL ET METHODES

VII.3.1 Espèce étudiée et conditions d'élevage

VII.3.1.1 *Atta colombica*

Les colonies de l'espèce *Atta colombica* renferment entre 1 et 2.5 millions d'individus (Fowler et col. 1986). La répartition géographique de cette espèce s'étend du Guatemala à la Colombie (Wilson et Hölldobler 1990). Les fourmis ne fourragent guère au delà de 50m (Rockwood 1976).

VII.3.1.2 Conditions d'élevage

Nous avons réalisé les expériences sur une colonie récoltée au Panama en 1999 comprenant approximativement 20 000 individus avec la reine et le couvain, élevées au laboratoire à 30°C et 70% d'humidité selon une photophase de 12 heures (8h/20h).

Le nid est composé d'une boîte (l * L * h : 40 * 60 * 15cm) dont les bords sont enduit de Fluon® afin d'éviter que les fourmis ne s'échappent. Cette boîte contient quatre récipients (l*L*h : 20*15*15cm) contenant le champignon (basidiomycète), la reine et le couvain (Figure VII-1). Le fond de chaque récipient est couvert de coton humidifié quotidiennement de manière à conserver les hyphes à humidité constante. Nous déposons régulièrement des abreuvoirs d'eau constitués par des tubes en verre dont l'extrémité est obturée par du coton.

L'aire de fourragement (l*L*h: 40*60*15cm) est connectée au nid par un pont en plexiglas de 3m de long (Figure VII-1) et de 5cm de large. En dehors des expériences les fourmis sont nourries *ad libitum* avec des feuilles de pommier à fleur (*Malus coccinella*) récoltées tous les matins et conservées au réfrigérateur au cours de la journée. La colonie est nourrie périodiquement à 8h, 12h, 16h et 20h.

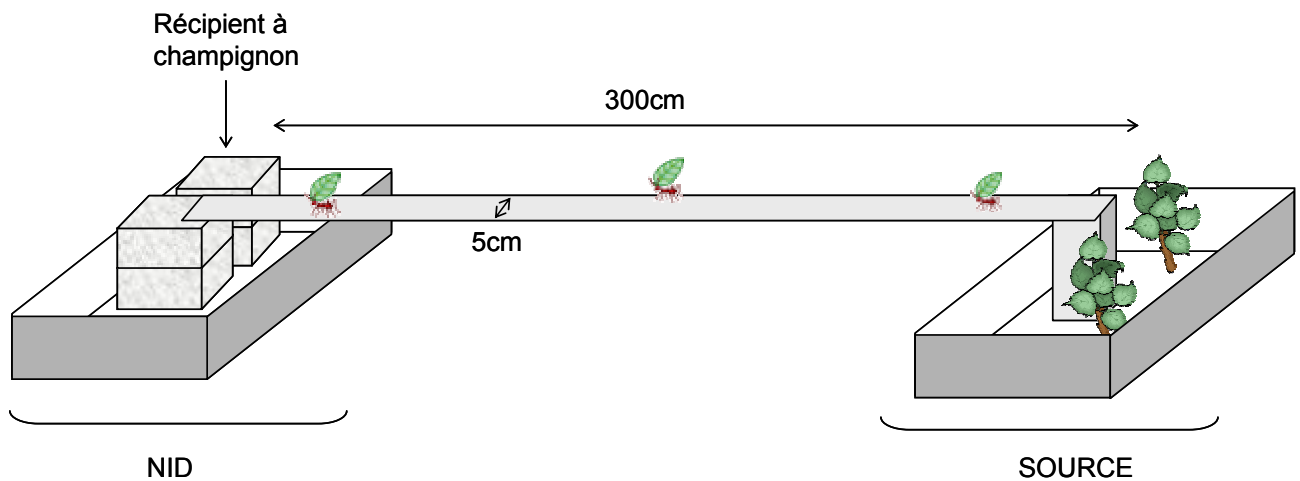


Figure VII-1 : Dispositif expérimental : nid et aire de fourragement de la colonie de *Atta colombica*.

VII.3.2 Expériences

VII.3.2.1 Généralités

L'aliment que nous présentons (feuilles de *Malus coccinella*) dans les expériences n'étant pas celui donné habituellement aux fourmis, nous avons attendu 10 jours avant de débiter les expériences afin d'éliminer l'effet nouveauté de la source alimentaire (Roces et Hölldobler 1994). Les fourmis sont privées de nourriture 1h30 avant le début de l'expérience. Nous avons préféré ne pas prolonger le jeûne afin d'éviter ses effets sur la dynamique de recrutement et son influence sur la taille des fragments découpés (Roces et Hölldobler 1994).

Nous avons réalisé quatre expériences par jour : à 9h30, 12h30, 15h30 et 18h30. Nous filmons le flux de fourmis au milieu du pont durant 1h30 à partir du moment où la nourriture est disposée dans l'aire de fourragement. La portion de pont filmée est de 20cm.

VII.3.2.2 Source

Nous avons utilisé deux types de « feuilles » :

- Des feuilles de *Malus coccinella* récoltées une demi-heure avant de réaliser l'expérience. Ces feuilles constituent la seule nourriture disponible au cours de la session expérimentale (un mois et demi).

- Des morceaux de Parafilm (L * l : 6 * 6cm) imprégnés d'une solution à base de jus de pomme (900cL), d'alcool à 70° (100cL) et de broyat de feuilles de *Malus coccinella* (60 feuilles). Nous avons utilisé du Parafilm afin de travailler sur un matériel standard lorsque nous analyserons les fragments découpés. Nous éliminons ainsi l'influence des caractéristiques physiques de la feuille sur la taille du fragment découpé mis en évidence par de nombreux auteurs (chapitre VI p282).

De manière à contrôler la quantité de nourriture offerte, nous avons construit de « petits arbres » pouvant accueillir 4 feuilles. Nous avons disposé 16 arbres aléatoirement dans l'aire de fourragement, 8 garnis de morceaux de Parafilm et 8 de feuilles de *Malus coccinella*.

Nous avons vérifié auparavant que les fourmis ramenaient les fragments de Parafilm au nid et les incorporaient au champignon comme si ceux-ci étaient de véritables feuilles. Nous avons également contrôlé préalablement que la quantité offerte était suffisante pour la durée d'une expérience.

VII.3.2.3 Dispositifs expérimentaux

Nous avons utilisé deux types de ponts pour les expériences :

- un pont de largeur 50mm : pont « contrôle » caractérisé par l'absence d'encombrement.
- un pont de largeur 5mm : pont « expérimental » caractérisé par la présence d'encombrement

Nous avons réalisé 12 répétitions par pont utilisé. Lors du changement de pont nous avons laissé les fourmis explorer et utiliser le nouveau pont durant une journée avant de débiter les expériences.

VII.3.3 Mesures

VII.3.3.1 Dynamique du recrutement

Nous avons mesuré le flux par minute sur les deux ponts et ceci dans les deux sens : sens nid-source (flux aller) et sens source-nid (flux retour), pendant 1heure et pour chaque

expérience. Nous avons différencié au cours de nos relevés les fourmis chargées des fourmis non chargées au sein du flux retour. Nous pourrions ainsi déterminer le rôle de la largeur sur le flux total et le flux de fourmis chargées. Nous avons mesuré le flux à partir du moment où la première fourmi chargée revenait au nid.

VII.3.3.2 Fourmis

Lors de chaque expérience, nous avons capturé de 25 à 50 fourmis chargées d'un fragment de Parafilm au centre du pont (N= 380 et N= 361 fourmis capturées respectivement pour le pont de largeur 5mm et 50mm). Chaque fourmi capturée avec son fragment a été conservée dans un Eppendorf qui était directement placé au congélateur (-4°).

Nous avons également capturé des fourmis non chargées qui se dirigeaient vers le nid afin de pouvoir évaluer le polymorphisme de la population totale revenant de la source (N=263 et N=366 fourmis, respectivement pour le pont de largeur 5mm et 50mm). L'échantillonnage des fourmis non chargées est différent de celui effectué pour les fourmis chargées. Nous avons collecté toutes les fourmis non chargées durant une minute et cela 30 minutes après le début de l'expérience.

Dans un premier temps, nous avons mesuré la largeur de la tête de chaque fourmi capturée à l'aide d'un microscope équipé d'un micromètre oculaire, nous permettant une précision de 0.02mm. Dans un second temps, nous avons scanné chaque fragment découpé. A partir des images digitalisées à 75 dpi (précision de 0.1mm²) nous avons ainsi obtenu l'aire de chaque fragment découpé par l'utilisation du logiciel Adobe Photoshop 6.0.

Nous pourrions ainsi établir la relation entre la taille de la fourmi et l'aire du fragment découpé.

VII.3.3.3 Temps de parcours

Les mesures individuelles ont été effectuées sur une des douze expériences réalisées par largeur de pont. Le flux de cette expérience correspond à la valeur la plus fréquemment observée lors de nos 12 répétitions.

Les mesures sont réalisées au milieu du pont. Nous avons déterminé pour 200 fourmis non chargées et 60 fourmis chargées les temps de parcours sur une distance de 10 cm et le nombre de contacts avec les fourmis se déplaçant en direction opposée, c'est-à-dire celles se rendant à la source de nourriture pour les deux ponts considérés. Nous avons pu ainsi quantifier le rôle de la largeur du pont et des contacts sur le temps de trajet.

VII.3.3.4 Probabilité de contacter une fourmi

Nous avons suivi 60 fourmis chargées et 60 fourmis non chargées, et pour chacune d'elle nous avons compté le nombre de rencontres avec ou sans contact avec une fourmi se déplaçant vers la source de nourriture (Figure VII-2). Nous pouvons ainsi évaluer la probabilité de contacter une fourmi pour chaque type de pont utilisé.

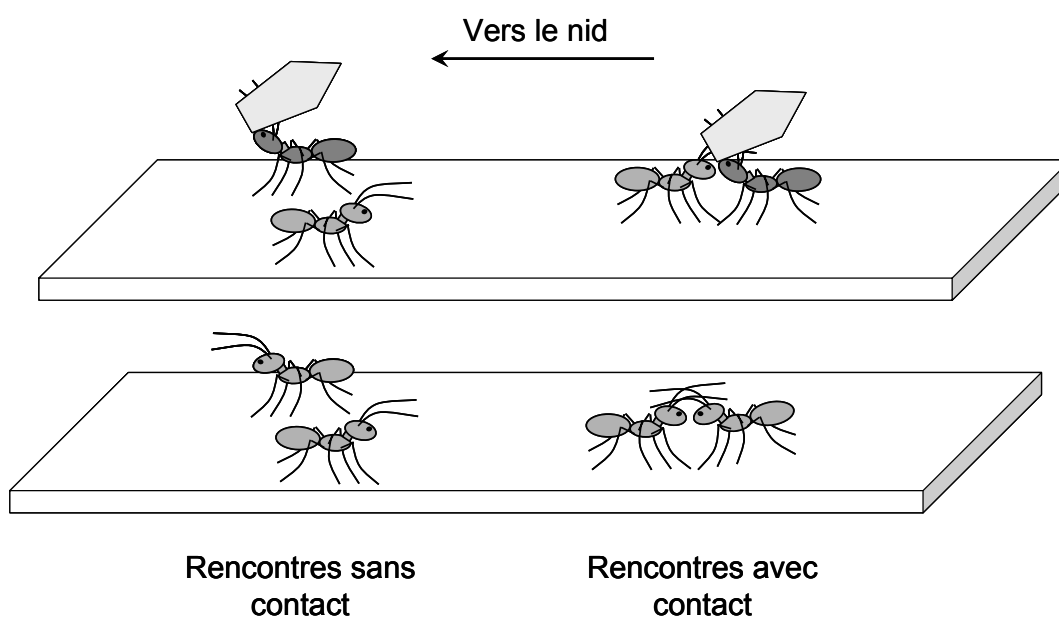


Figure VII-2 : Types de rencontres relevées sur le pont lors de la progression des fourmis sur la portion choisie.

Nous avons également mesuré la durée d'un contact ($N=100$) entre une fourmi se dirigeant vers la source et une fourmi chargée pour chaque largeur de pont.

VII.4 RESULTATS

VII.4.1 Dynamique de recrutement

VII.4.1.1 Flux total

Nous pouvons noter que les deux flux totaux sont stationnaires durant toute l'expérience pour les deux largeurs de pont utilisées (Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) effet temps : $F_{59,22}=1.407$, $P=0.201$, interaction temps*largeur : $F_{59,22}=0.993$, $P=0.491$). Nous constatons que le flux total est significativement plus élevé sur le pont de largeur 50mm (Figure VII-3, effet largeur $F_{1,22}=72.44$, $P<0.001$). Il est en effet deux fois plus élevé sur le pont large que sur le pont étroit (moyenne $\pm$ e.s : 143.78 ± 6.22 fourmis/min et 68.97 ± 6.22 fourmis/min respectivement pour le pont de largeur 50mm et le pont de largeur 5mm). (Figure VII-3).

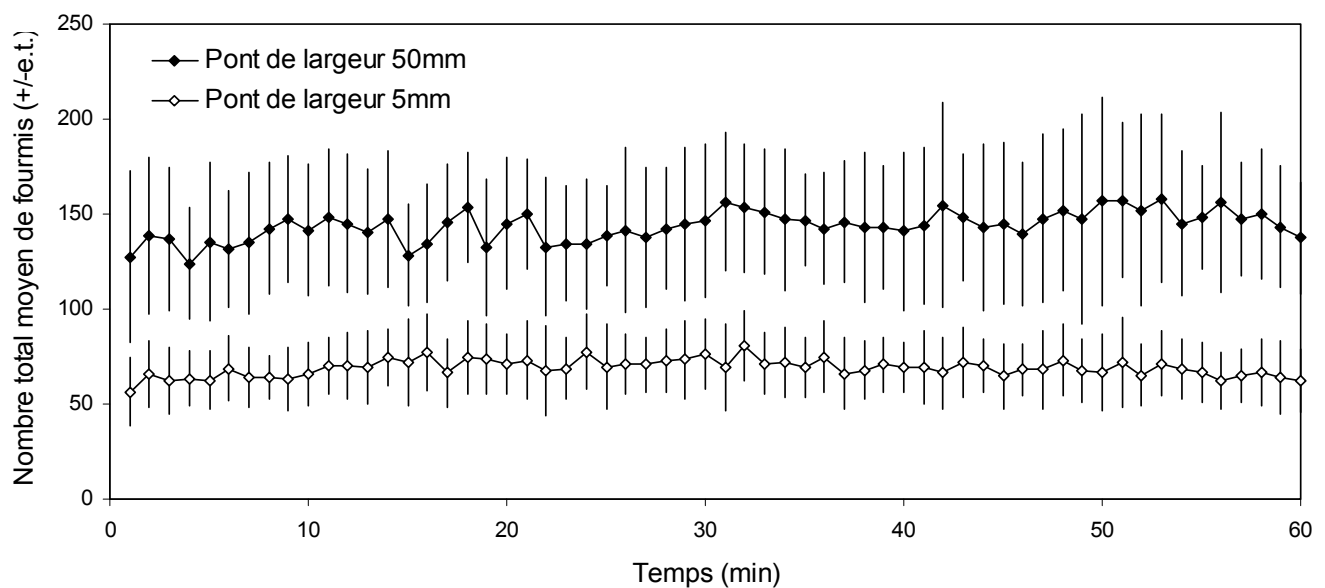


Figure VII-3 : Flux moyen total de fourmis par minute (nombre de fourmis chargées et non chargées traversant le pont dans les deux directions) durant une heure pour les ponts de largeur 50mm (N=12) et 5mm (N=12).

VII.4.1.2 Flux de fourmis chargées

Les flux de fourmis chargées sont pour les deux ponts relativement réduits par rapport au flux total. A l'inverse de ceux-ci le flux de fourmis chargées est deux à trois fois plus important sur le pont étroit que sur le pont large (moyenne $\pm$ e.s. 8.33 ± 0.37 et 3.25 ± 0.37 fourmis/min respectivement pour le pont de largeur 50mm et le pont de largeur 5mm) et cette différence est significative (Figure VII-4, Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) : effet largeur $F_{1,22}=95.99$ $P<0.001$).

Les évolutions temporelles des flux de fourmis chargées sont identiques pour les deux largeurs testées (effet interaction temps * largeur : $F_{59,22}=0.995$, $P=0.487$). Nous constatons néanmoins que le temps a un effet significatif sur le flux de fourmis transporteuses (effet temps $F_{59,22}=2.14$, $P=0.014$). En effet, nous pouvons voir sur la Figure VII-4 que le flux de fourmis chargées augmente durant les 20 premières minutes jusqu'à atteindre une valeur plateau qui se maintient jusqu'à la fin de l'expérience. Nous remarquons que cet effet est inexistant sur le pont large du fait du faible nombre de fourmis chargées qui arrivent au nid par minute. Le nombre de fourmis qui reviennent au nid chargées est étonnamment beaucoup plus important sur un pont étroit que sur un pont large. En conséquence, le nombre de fragments ramenés au nid est moins important sur un pont large que sur un pont étroit.

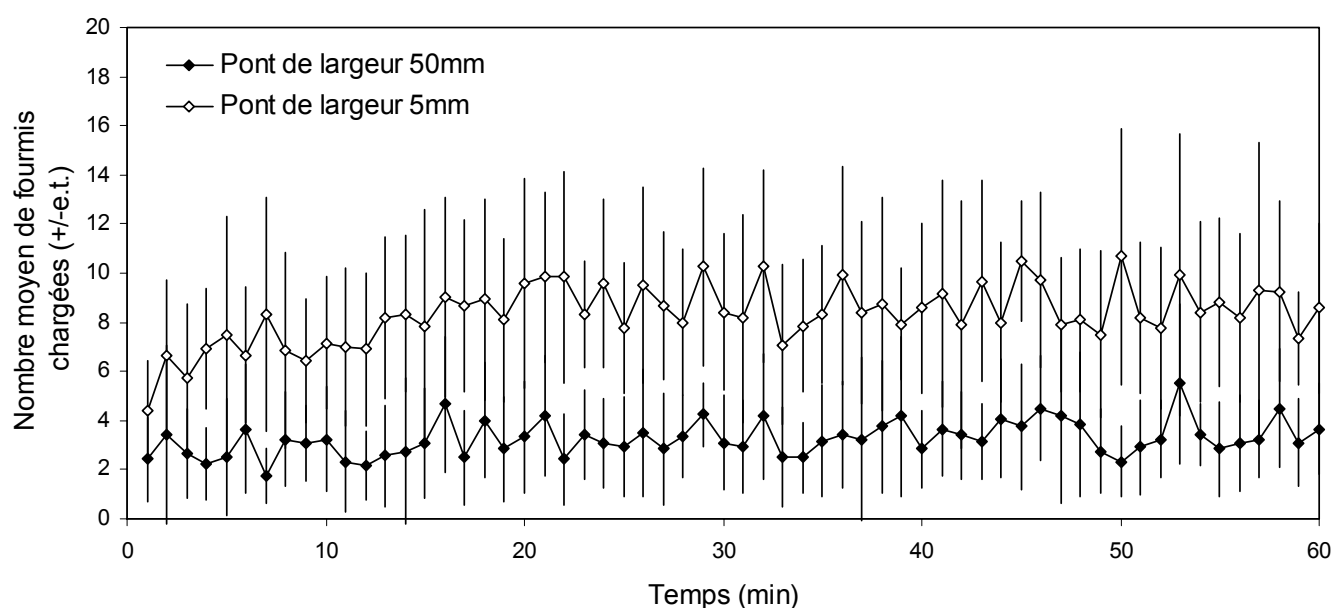


Figure VII-4: Flux moyen de fourmis chargées par minute durant une heure pour les ponts de largeur 50mm (N=12) et 5mm (N=12).

VII.4.1.3 Résumé

- Le flux total est deux fois plus important lorsque le chemin est dix fois plus large.
- Le flux de fourmis chargées est deux à trois fois plus élevé sur un pont étroit.
- L'évolution temporelle des flux est identique, quelle que soit la largeur du pont utilisé.
- Vu le petit nombre de fourmis chargées dans ces expériences, le flux de fourmis non chargées (rentrant au nid et se rendant à la source) est toujours deux fois plus grand sur le pont large que sur le pont étroit.

VII.4.2 Aire du fragment découpé

La Figure VII-5 illustre la distribution des tailles de fragments découpés. Nous notons que les distributions sont identiques pour les deux largeurs de pont considérées (Kolmogorov-Smirnov : $Z=0.713$, $P=0.69$). La distribution des tailles des fragments découpés peut être approximée par une loi normale centrée autour d'une valeur moyenne de $65.37 \pm e.s 1.78$ pour le pont de largeur 50mm et $65.99 \pm e.s 1.27$ pour le pont de largeur 5mm.

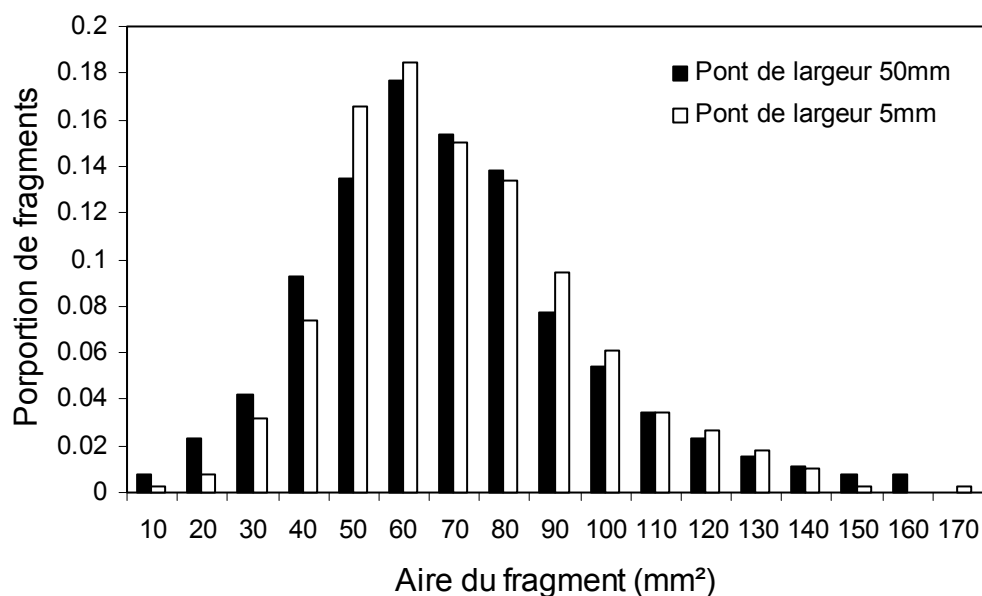


Figure VII-5 : Distribution de la taille des fragments découpés en fonction de la largeur du pont utilisé (N=361 pour le pont de largeur 50mm et N=380 pour le pont de largeur 5mm).

Afin de comparer l'aire des fragments découpés selon la largeur de la tête de la fourmi et la largeur du pont considérée, nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

$$\text{Aire du fragment} = \text{constante} + b_1 \text{largeur de tête} + b_2 \text{largeur du pont} + b_3 \text{int1}$$

Int1 : interaction entre largeur du pont et largeur de tête

b_1 , b_2 et b_3 sont les coefficients de régression du modèle.

La variable indépendante catégorielle largeur est recodée en associant un nombre entier à chacune des modalités, la moyenne des nombres choisis devant être nulle (50mm=1 et 5mm=-1).

La variable indépendante continue largeur de la tête est recodée sous une forme centrée, ceci est réalisé en soustrayant à chaque valeur la moyenne de la variable.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{3,640}=32.41$, $P<0.001$) et rend compte de 13.1% de la variance. Nous constatons que pour une largeur de tête donnée, la largeur du pont n'a aucun effet significatif sur la taille du fragment découpé ($t=0.106$, $P=0.916$). La largeur de la tête a un effet significatif sur l'aire du fragment découpé ($t=9.148$ $P<0.001$) (Figure VII-6). Les grosses fourmis découpent en effet de plus grands fragments que les petites fourmis (Figure VII-6). De plus, l'interaction entre largeur du pont et largeur de la tête n'est pas significative ($t=1.07$ $P=0.284$) ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression représentées sur la Figure VII-6 sont non significativement différentes.

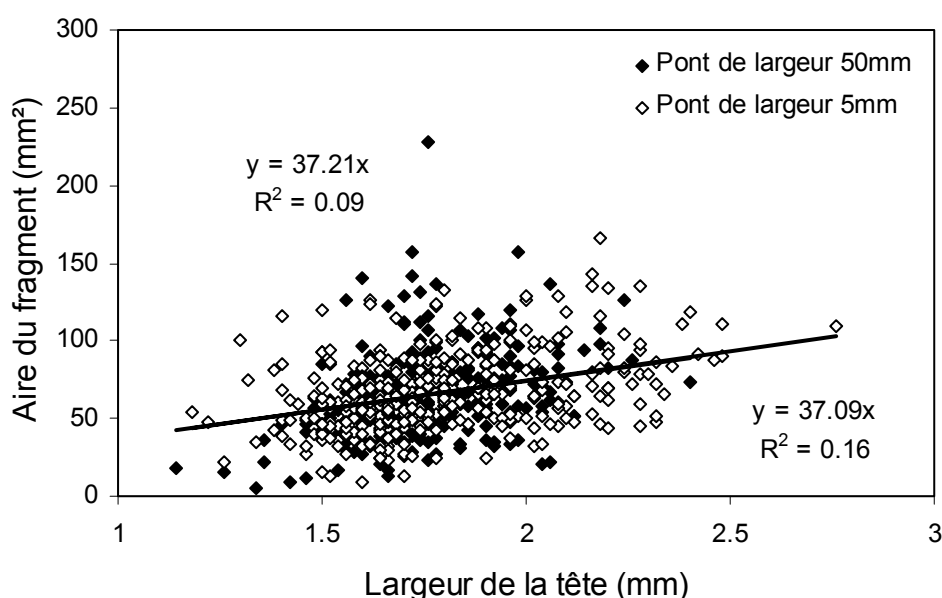


Figure VII-6 : Aire du fragment en fonction de la largeur de la tête de la fourmi qui l'a découpé pour les deux largeurs de pont utilisées (N=361 et N=380 respectivement pour le pont de largeur 50mm et 5mm).

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

$$\text{Aire du fragment} = 68.8 + 45.2 \times \text{largeur de tête}$$

Une analyse supplémentaire de régression est effectuée pour les jeux de données de chaque largeur de pont ($F_{1,260}=29.175$, $P<0.001$ et $F_{1,379}=71.62$, $P<0.001$, respectivement pour le pont de largeur 50mm et le pont de largeur 5mm). Nous constatons que la largeur de la tête n'explique que 10.1 et 15.9% de la variance des données concernant l'aire du fragment, respectivement pour le pont large et le pont étroit. Nous pouvons donc affirmer que d'autres facteurs vont être impliqués dans le déterminisme de l'aire du fragment découpé. Les conditions expérimentales nous ont permis d'éliminer les facteurs suivants :

- Les caractéristiques physicochimiques du matériel découpé
- La durée du jeûne
- La familiarité avec la source de nourriture.

Nous pouvons donc supposer que la variabilité interindividuelle est un facteur prépondérant dans le déterminisme de l'aire du fragment découpé. De plus, il y a obligatoirement une stochasticité due à la physique même du phénomène (ex : positionnement de la feuille, proximité d'un congénère, etc.)

VII.4.3 Polymorphisme

VII.4.3.1 Fourmis chargées

La Figure VII-7 illustre la distribution des largeurs de tête des fourmis capturées au cours de nos expériences. Nous ne notons aucune différence significative dans les distributions obtenues pour les deux largeurs de pont utilisées (Kolmogorov-Smirnov : $Z=1.249$, $P=0.088$) (Figure VII-7). La moyenne des largeurs de tête des fourmis transporteuses est égale à $1.76 \pm e.s 0.01$ et $1.78 \pm e.s 0.01$, respectivement pour le pont de largeur 50mm et 5mm.

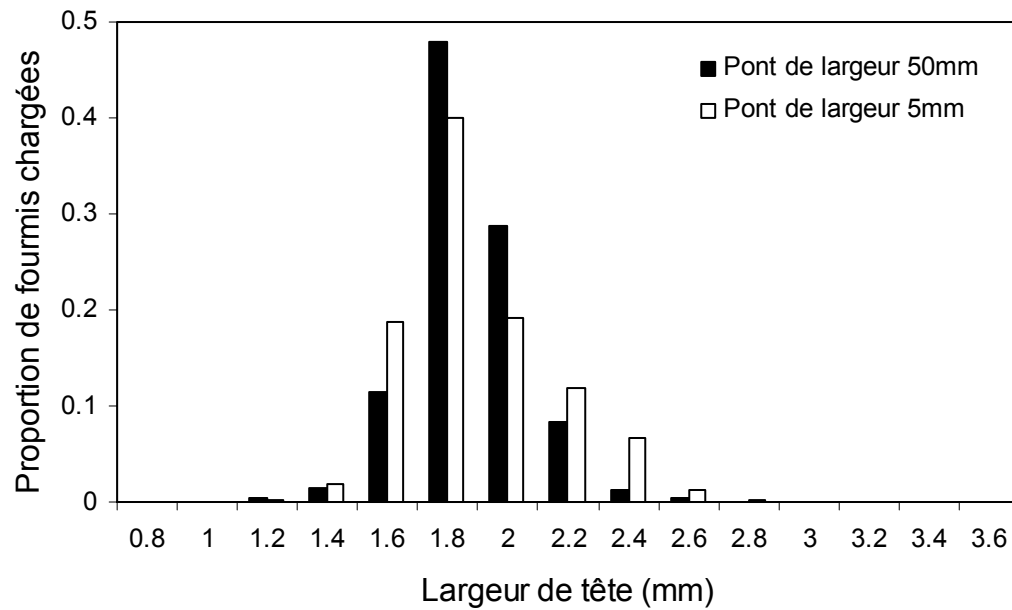


Figure VII-7 : Distribution des largeurs de tête des fourmis transporteuses capturées sur les ponts de largeur 50mm et les ponts de largeur 5mm (N=360 pour le pont 50mm et N=381 pour le pont 5mm).

VII.4.3.2 Fourmis non chargées

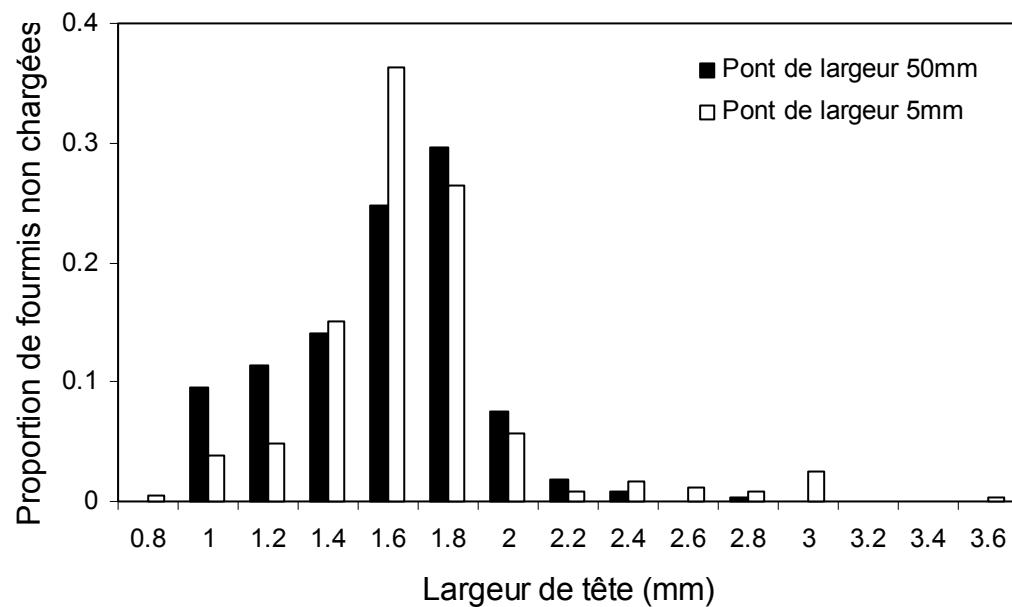


Figure VII-8: Distribution des largeurs de tête des fourmis non transporteuses capturées sur les ponts de largeur 50 mm et les ponts de largeur 5mm (N=263 pour le pont de 50mm et N=366 pour le pont de 5mm).

A l'inverse nous constatons sur la Figure VII-8 que les distributions des largeurs de tête des fourmis non transporteuses capturées sur le pont diffèrent significativement en fonction de la largeur du pont (Kolmogorov-Smirnov, $z=1.438$, $P=0.032$) (Figure VII-8). Les fourmis de petite taille sont plus représentées sur le pont large ($1.47 \pm e.s. 0.02$). A l'opposé on retrouve davantage de fourmis de grande taille sur les ponts étroits ($1.57 \pm e.s. 0.02$).

VII.4.3.3 Comparaison fourmis chargées – fourmis non chargées

Nous constatons que les distributions des largeurs de tête selon la catégorie de fourmi (chargée ou non chargée) sont significativement différentes pour les ponts larges ($ddl=2$, $\chi^2=105.31$, $P<0.001$

Figure VII-9) et pour les ponts étroits ($ddl=3$, $\chi^2=126.76$, $P<0.001$

Figure VII-10). Les transporteuses sont principalement des fourmis dont la largeur de tête est comprise entre 1.4 et 2mm. Nous constatons également que les fourmis de petite taille (0.8 – 1.4mm) sont très peu nombreuses dans la population des transporteuses (

Figure VII-9 et

Figure VII-10). A l'inverse les fourmis de grande taille (2 – 2.6mm) sont plus représentées dans la population des fourmis chargées que dans la population des fourmis non chargées.

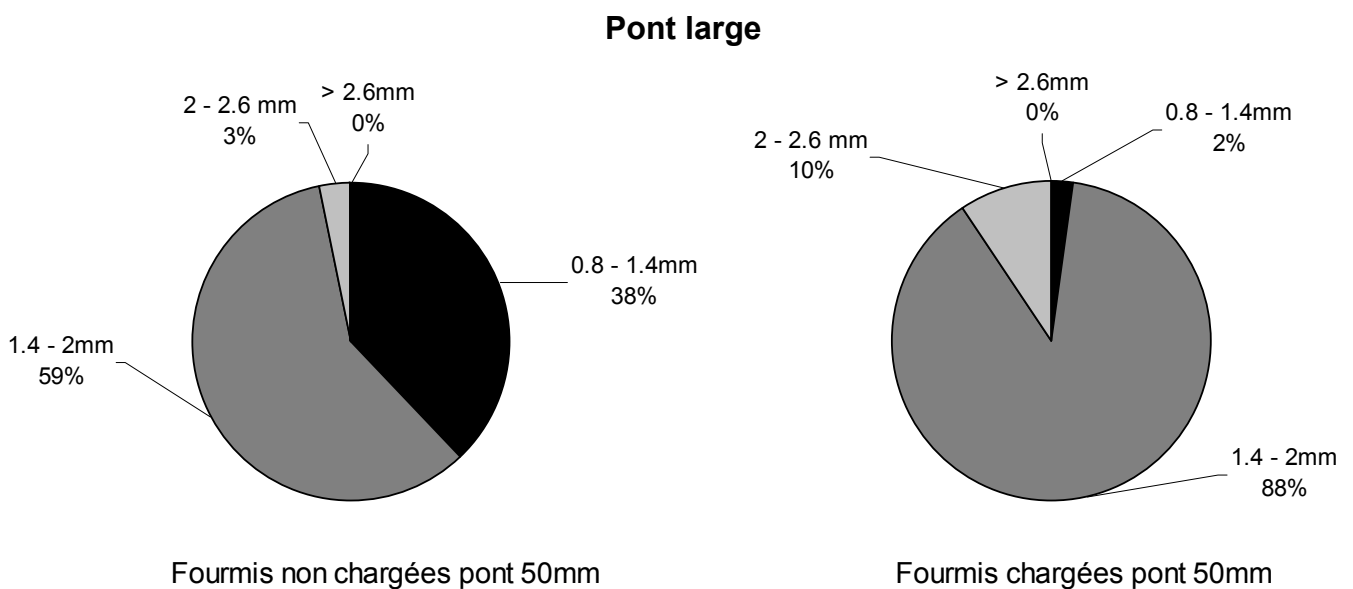


Figure VII-9 : Diagramme sectoriel présentant la distribution des largeurs de tête pour les fourmis chargées et non chargées lorsque le pont est large (50mm).

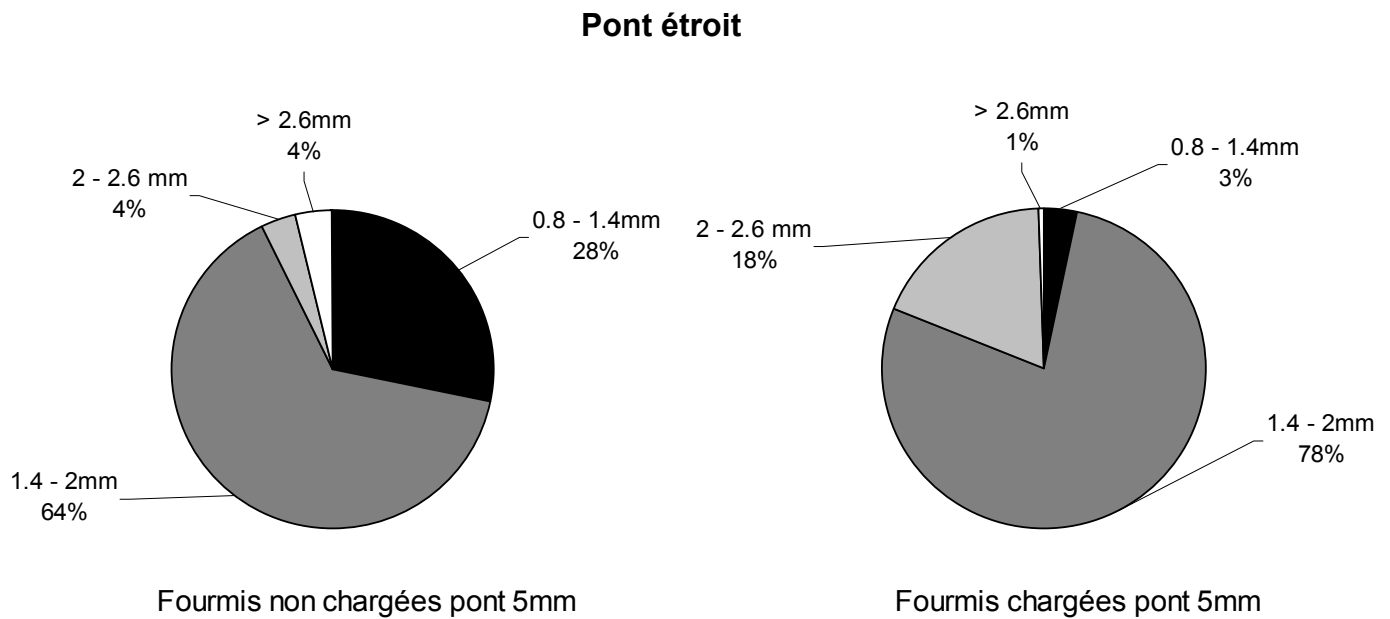


Figure VII-10 : Diagramme sectoriel présentant la distribution des largeurs de tête pour les fourmis chargées et non chargées lorsque le pont est étroit (5mm).

VII.4.3.4 Résumé

- L'aire des fragments découpés ne varie pas en fonction de la largeur du pont.
- L'aire du fragment est légèrement corrélée à la taille de la fourmi qui le découpe. Les fourmis de grande taille découpent de gros fragments.
- La taille des fourmis transporteuses ne varie pas en fonction de la largeur du pont.
- La taille des fourmis non transporteuses est légèrement affectée par la largeur du pont. Les fourmis sont plus petites sur le pont large.

VII.4.4 Probabilité de contact

Lorsqu'elle parcourt une distance de 10cm sur un pont étroit une fourmi chargée contacte en moyenne $4.25 \pm e.s0.35$ fourmis se dirigeant vers la source pour $12.8 \pm e.s0.59$ fourmis

rencontrées, alors que sur un pont large elle ne contactera que $1.87 \pm e.s.0.18$ fourmis pour $22.2 \pm e.s.1.04$ fourmis rencontrées.

Afin de comparer le nombre de contacts entre une fourmi retournant au nid et une fourmi progressant en direction opposée c'est-à-dire se rendant à la source, en fonction du nombre de rencontres, de la largeur du pont et de la catégorie de la fourmi (chargée ou non chargée) nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

$$\text{Contacts} = \text{intersection} + b_1 \text{ rencontres} + b_2 \text{ largeur} + b_3 \text{ catégorie} + b_4 \text{ int1} + b_5 \text{ int2} + b_6 \text{ int3} + b_7 \text{ int4}$$

Int1 : interaction entre largeur du pont et nombre de rencontres

Int2 : interaction entre catégorie de fourmi et nombre de rencontres

Int3 : interaction entre catégorie de fourmi et largeur du pont

Int 4 : interaction entre catégorie de fourmi, nombre de rencontres et largeur du pont.

b_1 , b_2 , b_3 , b_4 , b_5 , b_6 et b_7 sont les coefficients de régression du modèle.

Les variables indépendantes catégorielles (largeur et catégorie de fourmi) sont recodées en associant un nombre entier à chacune des modalités, la moyenne des nombres choisis devant être nulle ($50\text{mm}=1$ et $5\text{mm}=-1$, non chargée=-1 et chargée =1).

La variable indépendante continue (nombre de rencontres) est recodée sous une forme centrée, ceci est réalisé en soustrayant à chaque valeur la moyenne de la variable.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{7,239}=84.598$, $P<0.001$) et rend compte de 71.9% de la variance.

○ Nous constatons que le nombre de rencontres (Tableau VII-1 $P<0.001$), la catégorie de la fourmi (chargée ou non chargée) (Tableau VII-1 $P<0.001$), ainsi que la largeur du pont (Tableau VII-1 $P<0.001$) ont un effet significatif sur le nombre de contacts. Ceci signifie que :

- Quelle que soit la catégorie de la fourmi ou la largeur du pont, le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres.
- Quel que soit le nombre rencontres ou la largeur du pont, les fourmis chargées subissent plus de contacts que les fourmis non chargées.

- Quelle que soit la catégorie de la fourmi ou le nombre de rencontres, les fourmis parcourant le pont étroit contactent plus de fourmis que les fourmis se déplaçant sur un pont large.
- L'interaction entre la largeur du pont et le nombre de rencontres est significative ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression décrivant la relation entre le nombre de contacts et le nombre de rencontres toutes catégories de fourmi confondues sont significativement différentes (Tableau VII-1 $P < 0.001$). En d'autres termes, la probabilité de contact donnée par la pente de la droite de régression dépend de la largeur du pont (Figure VII-12). Nous pouvons en effet observer sur les Figure VII-12a et b que la probabilité de contact est plus grande sur un pont étroit que sur un pont large que la fourmi soit chargée ou non.
- L'interaction entre le nombre de rencontres et la catégorie de la fourmi est également significative (Tableau VII-1 $P < 0.001$) ce qui signifie que la probabilité de contact est affectée par le transport d'une charge. Nous voyons effectivement sur la Figure VII-11 que, quelle que soit la largeur du pont considérée, la probabilité de contact est plus importante pour une fourmi chargée.
- L'interaction entre la largeur du pont et la catégorie de fourmi est elle aussi significative (Tableau VII-1 $p < 0.001$). Ceci indique que pour un nombre de rencontres fixé, le nombre de contacts est différent selon la largeur du pont et le fait qu'une fourmi transporte ou pas une charge. En d'autres termes, pour un même nombre de rencontres l'effet de la largeur du pont sur le nombre de contacts est plus important pour des fourmis chargées que pour des fourmis non chargées.
- Les droites de régression représentées sur la Figure VII-11 et Figure VII-12a et b ont des pentes qui sont significativement différentes. En effet, l'interaction entre le transport d'une charge, la largeur du pont et le nombre de rencontres est significative (Tableau VII-1 $P < 0.001$).

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

$$\text{Nombre de contacts} = 2.57 - 1.5 \text{ largeur} + 0.20 \text{ rencontre} + 1.2 \text{ catégorie} - 0.1 \text{ int1} + 0.08 \text{ int2} - 0.9 \text{ int3} - 0.07 \text{ int4}$$

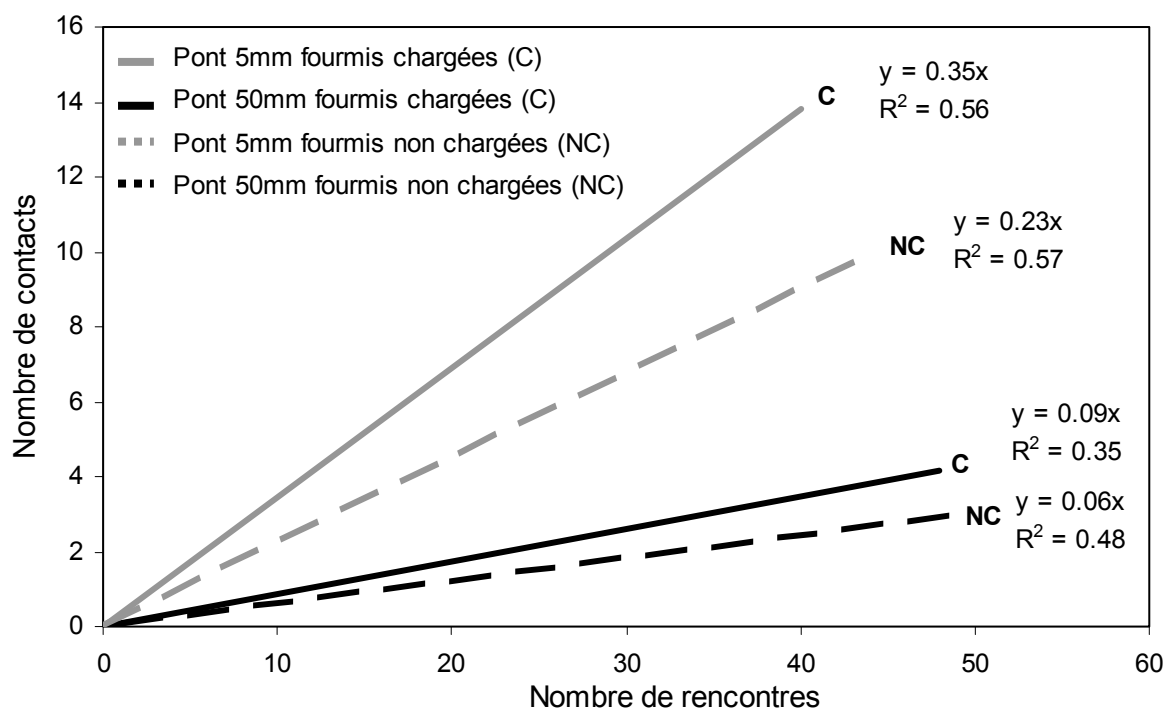


Figure VII-11 : Nombre de contacts qu'une fourmi chargée ou non chargée établit avec des fourmis se déplaçant en direction opposée (fourmis se dirigeant vers la source de nourriture) en fonction du nombre total de fourmis rencontrées et selon la largeur du pont.

	Coefficient non standardisé : b	Coefficient standardisé : β	t	Signification: P
Constante	2.57		26.99	$p < 0.001$
Largeur du pont	-1.49	-0.72	-15.68	$p < 0.001$
Catégorie de fourmi	1.16	0.56	12.16	$p < 0.001$
Nombre de rencontres	0.20	0.75	14.97	$p < 0.001$
Largeur * Rencontre	-0.10	-0.31	-7.70	$p < 0.001$
Catégorie * Rencontre	0.08	0.30	5.95	$p < 0.001$
Catégorie * Largeur	-0.93	-0.45	-9.77	$p < 0.001$
Catégorie * Largeur * Rencontre	-0.07	-0.27	-5.32	$p < 0.001$

Tableau VII-1 : Résultats du modèle de régression multiple testant l'effet de trois facteurs (nombre de rencontres, transport d'une charge et largeur du pont) sur le nombre de contacts.

L'analyse des coefficients de régression standardisés nous montre que le nombre de contacts résulte principalement de l'effet du nombre de rencontres survenues au cours du trajet ($\beta=0.751$), suivi de l'effet largeur du pont ($\beta=-0.723$), de l'effet catégorie de fourmi ($\beta=0.561$), et de l'interaction entre largeur du pont et catégorie de fourmi ($\beta=-0.451$) (Figure VII-1).

Une analyse supplémentaire de régression est effectuée pour les jeux de données de chaque largeur de pont lorsque les fourmis transportent une charge ($F_{1,59}=192.84$, $P<0.001$ et $F_{1,59}=401.26$, $P<0.001$ respectivement pour le pont large et le pont étroit) et lorsqu'elles ne sont pas chargées ($F_{1,59}=287.6$, $P<0.001$ et $F_{1,59}=443.63$, $P<0.001$ respectivement pour le pont large et le pont étroit). L'analyse de régression rend compte de 35%, 48%, 56% et 57% de la variance respectivement pour le pont large pour les fourmis chargées et non chargées et le pont étroit pour les fourmis chargées et non chargées. Les pentes des droites de régression (Figure VII-12 a et b) correspondent à la probabilité de contact. On constate ainsi que les probabilités de contact sur le pont étroit ($0.35 \pm \text{e.s } 0.017$ et $0.23 \pm \text{e.s } 0.011$, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées) sont quatre fois plus importantes que sur le pont large ($0.09 \pm \text{e.s } 0.006$ et $0.06 \pm \text{e.s } 0.004$, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées), et ceci reste vrai que les fourmis soient chargées ou non. Lorsque le pont est large les fourmis peuvent facilement être évitées, alors que sur un pont étroit elles sont pour ainsi dire inévitablement face à face. De plus, lorsque la fourmi est chargée nous pouvons aisément supposer que celle-ci est d'autant plus difficile à éviter sur un pont étroit.

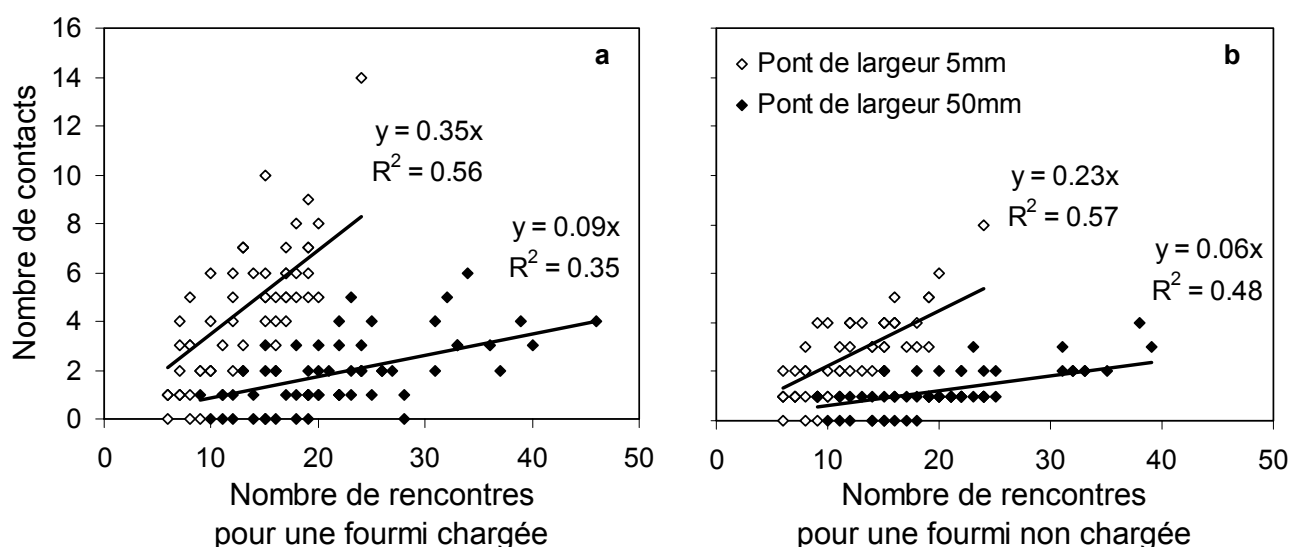


Figure VII-12: nombre de contacts qu'une fourmi chargée (a) ou non chargée (b) établit avec des fourmis se déplaçant en direction opposé (fourmis se dirigeant vers la source de nourriture) en fonction du nombre total de fourmis rencontrées, selon la largeur du pont (50mm et 5mm).

Nous avons également noté que la durée d'un contact était significativement plus longue sur un pont étroit que sur un pont large (Test de Student : $t=1.66$, $P=0.014$). Nous constatons que la distribution des durées de contacts est plus étendue pour un pont étroit (Figure VII-13). Nous pouvons supposer que sur un pont étroit les fourmis ont plus de difficulté à contourner la fourmi chargée lors d'un contact.

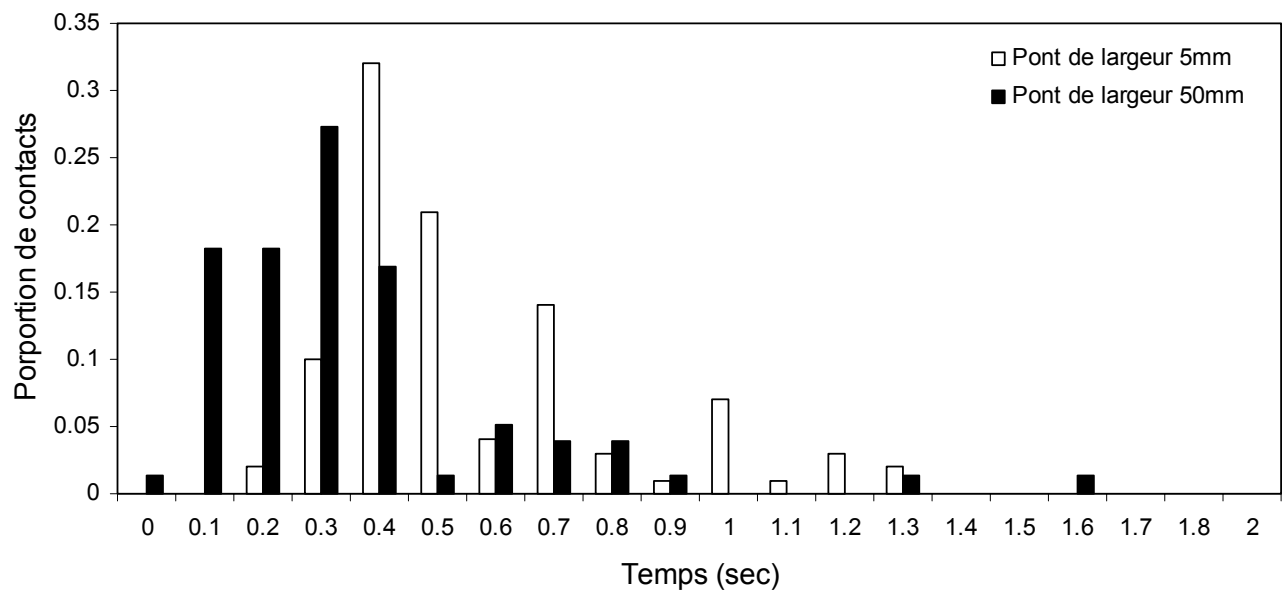


Figure VII-13 : Durée d'un contact entre une fourmi se dirigeant vers la source de nourriture et une fourmi chargée. N=100 pour les deux largeurs de pont.

- Le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres qui surviennent au cours du trajet.
- La probabilité de contact est plus importante pour un chemin étroit.
- La probabilité de contact est plus élevée pour les fourmis chargées d'un fragment.
- Une fourmi chargée contactera beaucoup plus de fourmis se dirigeant vers la source sur un pont étroit par unité de distance malgré le fait que le nombre de rencontres soit beaucoup moins important que sur un pont large.
- La durée d'un contact est significativement plus longue pour un pont étroit que pour un pont large.

VII.4.5 Temps de parcours

Afin d'étudier la relation liant le temps de parcours des fourmis chargées et non chargées au nombre de contacts subis tout au long du trajet en fonction de la largeur du pont considérée, nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

$$\text{Temps} = \text{constante} + b_1 \text{largeur} + b_2 \text{contact} + b_3 \text{catégorie fourmis} + b_4 \text{int1} + b_5 \text{int2} + b_6 \text{int3} + b_7 \text{int4}$$

$b_1, b_2, b_3, b_4, b_5, b_6, b_7$ sont les coefficients de régression du modèle.

Int1 : interaction entre largeur du pont et nombre de contacts

Int2 : interaction entre catégorie de fourmi et nombre de contacts

Int3 : interaction entre catégorie de fourmi et largeur du pont

Int 4 : interaction entre catégorie de fourmi, nombre de contacts et largeur du pont.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{7,519}=60.83, P<0.001$) et rend compte de 46% de la variance. Les deux variables indépendantes : largeur du pont (Tableau VII-2, $P<0.001$) et nombre de contacts (Tableau VII-2 $P<0.001$) ont un effet significatif sur le temps de parcours. Ce qui signifie d'une part, que le temps de parcours augmente linéairement avec le nombre de contacts, quelle que soit la largeur du pont et d'autre part, que pour un nombre de contacts donné le temps de parcours est plus élevé sur un pont étroit que sur un pont large.

A l'inverse, la catégorie de la fourmi (chargée ou non chargée) n'a pas d'effet significatif sur le temps de parcours des fourmis qui reviennent au nid (Tableau VII-2 $P=0.17$). De plus les différentes interactions entre variables indépendantes ne sont pas significatives, ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression correspondant au temps perdu par interaction représentées sur la Figure VII-14 ne sont pas significativement différentes (Tableau VII-2).

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

$$\text{Temps de parcours} = 7.32 - 0.52 \text{ largeur} + 0.69 \text{ contacts}$$

Largeur : 1(50mm) ou -1(5mm)

Contact : nombre de contacts – moyenne du nombre de contacts

L'analyse des coefficients de régression standardisés nous montre que le temps de parcours résulte principalement de l'effet du au nombre de contacts subis au cours du trajet ($\beta=0.50$), suivi de l'effet largeur du pont ($\beta=-0.32$).

	Coefficient non standardisé:B	Coefficient standardisé β	t	Signification: P
Constante	4.76		65.97	P<0.001
Largeur du pont	-0.52	-0.32	-7.21	P<0.001
Catégorie de fourmi	0.10	0.05	1.38	0.170
Nombre de contacts	0.69	0.50	11.07	P<0.001
Contact * Largeur	-0.04	-0.02	-0.57	0.572
Contact * Catégorie	-0.12	-0.09	-1.90	0.063
Catégorie * Largeur	-0.14	-0.08	-1.88	0.062
Contact * Largeur * Catégorie	-0.05	-0.03	-0.76	0.453

Tableau VII-2 : Résultats du modèle de régression multiple testant l'effet de trois facteurs (nombre de rencontres, transport d'une charge et largeur du pont) sur le temps de parcours.

Une analyse de régression est effectuée pour les jeux de données de chaque largeur de pont, selon que les fourmis sont chargées ou non ($F_{1,59}=10.47$, $P=0.002$, et $F_{1,199}=36.48$, $P<0.001$ pour le pont large, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées, $F_{1,59}=79.88$, $P<0.001$, et $F_{1,199}=180.92$, $P<0.001$ pour le pont étroit, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées). Les pentes des droites de régression correspondent au temps perdu par contact (Figure VII-14). Nous constatons que le temps perdu par contact est identique quelle que soit la condition considérée ($a=0.49 \pm IC_{0.95} 0.30$ et $a=0.83 \pm IC_{0.95} 0.27$ pour le pont de largeur 50mm, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées, et $a=0.65 \pm IC_{0.95} 0.15$ et $a=0.81 \pm IC_{0.95} 0.12$ pour le pont de largeur 5mm, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées). Le temps de parcours sans contact (intersection de la droite de régression avec l'axe des ordonnées) est plus important sur un pont étroit que sur un pont large, mais ils ne diffèrent pas en fonction de la catégorie de fourmis (chargées ou non chargée) ($b=3.33 \pm IC_{0.95} 0.44$ et $b=2.78 \pm IC_{0.95} 0.47$ pour le pont large, respectivement pour les fourmis

chargées et non chargées, et $b=4.35 \pm IC_{0.95} 0.45$ et $b=3.61 \pm IC_{0.95} 0.32$ pour le pont étroit, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées; Figure VII-14).

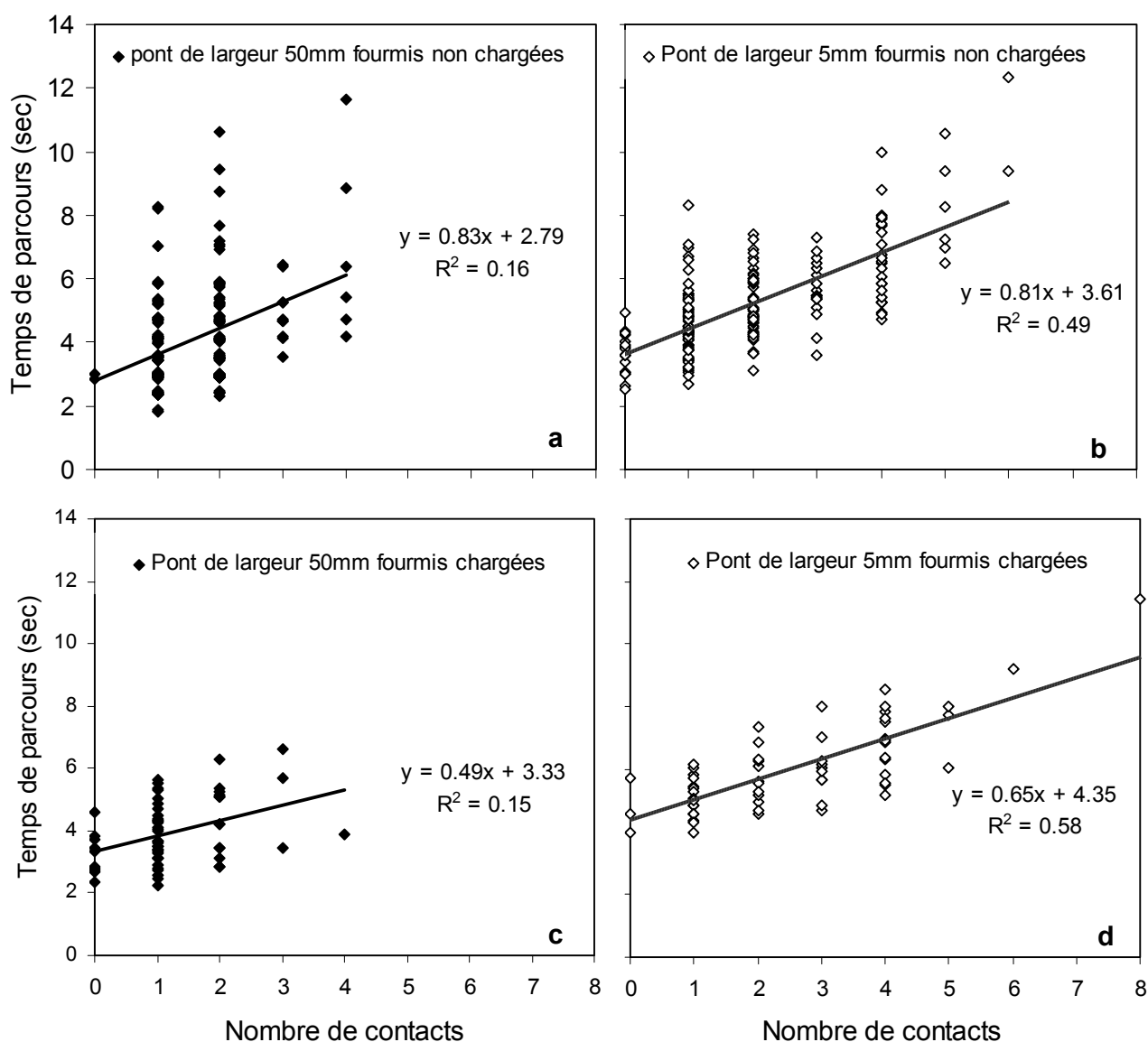


Figure VII-14: Temps de parcours exprimé en fonction du nombre de rencontres avec contact subi sur une distance de 10cm pour les ponts de largeur 50mm et 5mm en fonction de la catégorie de fourmi (chargées et non chargées).

Nous constatons que pour les ponts larges les modèles de régression n'expliquent que 14.7% et 15.6% de la variance du temps de parcours, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées. Ceci laisse supposer que le nombre de contacts n'est pas le seul paramètre à jouer un rôle dans les temps de parcours. Un pont large autorise plus de liberté de déplacement aux fourmis et augmente ainsi la variabilité interindividuelle dans les temps de parcours. Sur un

pont large le trajet des fourmis n'est pas obligatoirement rectiligne alors que sur un pont étroit les fourmis sont contraintes d'avancer en ligne droite du fait de l'étroitesse du pont. Nous constatons en effet que le nombre de contacts est un paramètre essentiel déterminant les temps de parcours obtenus pour le pont étroit puisqu'il explique à lui seul 57.9% et 49.4% de la variance observée, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées

- Le temps de parcours augmente linéairement avec le nombre de contacts.
- Le temps de parcours est également affecté par la largeur du chemin : pour un nombre de contacts donné, il est plus important sur un pont étroit que sur un pont large.
- Le transport d'une charge n'a aucune influence sur le temps de parcours.

VII.5 DISCUSSION

VII.5.1 Caractéristiques du trafic

VII.5.1.1 Temps de parcours

Le temps de parcours est beaucoup mieux expliqué par le nombre de contacts pour les ponts étroits que pour les ponts larges. Les temps de parcours relevés sur un pont large sont beaucoup plus variables que sur un pont étroit.

La vitesse des fourmis est influencée d'une part par la taille de celles-ci (*A. cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, *A. colombica* Shutler et Mullie 1991) et d'autre part par les interactions entre fourmis progressant en direction opposée (Burd et Aranwela 2003). Burd et Aranwela (2003) ont montré chez *A. cephalotes* que les collisions engendrées par des flux importants augmentent le temps de parcours des individus mais que ce paramètre apparaît comme secondaire comparé à l'influence que peut avoir la taille de l'individu. Nous pouvons supposer que cet effet peut s'exprimer pleinement sur un pont large où l'encombrement est limité. A l'opposé, sur un pont étroit où l'encombrement est élevé nous pouvons imaginer que les fourmis sont contraintes de se déplacer toutes à la même vitesse. Lewis et col. (1974) chez *Atta cephalotes* et Shutler et Mullie chez *A. colombica* (1991) avaient déjà montré que la taille de l'individu ou le port de la charge interviennent peu dans le déterminisme de la vitesse de déplacement dès lors que le volume de trafic sur la piste devient très important. Nous pouvons donc supposer que les différences de vitesse induites par la taille de la fourmi sont minimisées sur un pont étroit où les rencontres sont fréquentes et deviennent donc le principal facteur responsable des temps de parcours observés.

Le transport d'une charge ne semble pas avoir d'influence significative sur le temps de parcours. Or, de nombreuses études ont établi une relation entre le poids de la charge et la vitesse des fourmis chargées, les individus se déplaçant d'autant plus vite que le fragment est plus léger (chapitre VI.5 p282). Cependant, Roces et Nuñez (1993) montrent que le facteur principal influençant la vitesse des fourmis chargées s'avère être la qualité de la source. Ils montrent que l'état motivationnel des fourmis peut masquer l'effet du poids de la charge sur la vitesse des individus. Une fourmi qui sera recrutée pour une source riche se déplacera plus vite

qu'une fourmi recrutée pour une source pauvre. Burd et col. (2002) indiquent que la principale différence dans les vitesses observées chez *Atta cephalotes* entre fourmis chargées et non chargées provient de la direction de trajet : les fourmis qui se dirigent vers la source se déplacent plus vite que les fourmis qui retournent au nid, que celles-ci soient chargées ou pas. Ils trouvent en outre, de la même façon que dans notre étude, que la différence de vitesse entre fourmis chargées et non chargées revenant au nid est inexistante. Nous détaillerons plus amplement cet effet de la direction du trajet sur les temps de parcours dans le chapitre VIIIp333.

VII.5.1.2 Polymorphisme

La distribution des tailles de fourmis qui transportent des fragments n'est pas influencée par l'encombrement et correspond à celle obtenue lors d'une étude réalisée sur la même espèce par Howard (2001). À l'inverse nous avons remarqué un léger effet de l'encombrement sur la taille des fourmis non chargées.

Nous pouvons supposer que la contrainte imposée par la largeur encourage les fourmis qui sont chargées de l'entretien de la piste à sortir. Howard (2001) a montré qu'environ 5% des fourrageuses sont préposées au nettoyage de la piste. De plus ces fourmis sont en moyenne de plus grande taille que les autres fourrageuses. Nous pouvons imaginer que la largeur imposée est perçue comme un obstacle et encourage la sortie de ces individus. Burd (1995) a également observé une proportion inexplicée de fourmis de grande taille lorsqu'il dépose des arbres artificiels sur une piste déjà établie. Il suggère que ces fourmis ne perçoivent pas l'arbre artificiel comme une source de nourriture potentielle mais davantage comme un obstacle. Il note que ces fourmis de grande taille découpent les feuilles présentes sur la source artificielle et les déposent sur les bas-côtés de la piste à la manière d'un obstacle (Howard 2001). Ce comportement ne correspond pas à la formation d'une cache (Hart et Ratnieks 2001) puisque ces fragments ne sont jamais ramenés au nid.

La deuxième hypothèse que l'on peut invoquer concerne le niveau de suivi de piste selon la caste. Detrain et Pasteels (1991) ont en effet montré chez *Pheidole pallidula* que les majors suivent mieux la piste que les minors. Sur le pont étroit nous pouvons imaginer que, les dépôts de phéromone de piste sont plus regroupés du fait de la largeur du pont et que la piste serait par conséquent plus concentrée.

Nous pouvons invoquer enfin une dernière hypothèse basée sur la capacité des fourmis à progresser sur le pont étroit. En effet, il est possible que les fourmis de plus grande taille se déplacent plus aisément sur un pont étroit.

VII.5.2 Taille du fragment

Nous avons vu que la taille des fragments n'est pas modifiée par l'encombrement. En d'autres termes, seul le nombre de fourmis qui découpent des fragments est affecté par l'encombrement, le comportement de découpage demeure quant à lui inchangé. Par conséquent, la taille des fragments n'est pas affectée par les temps de parcours qui sont supérieurs sur les ponts étroits et, par suite, par la dépense énergétique qui est plus élevée (Lighton et col. 1987). Nous pouvons donc dans le cadre de nos expériences éliminer l'hypothèse d'une compensation de la dépense énergétique par le transport de charges plus grandes. En effet, les fourmis d'une taille donnée découpent des fragments de taille identique en présence de ponts étroits ou larges.

Nous retrouvons dans notre travail, la relation entre la taille de la fourmi et l'aire du fragment découpé mis en évidence par Weber (1972). Cette relation, bien que significative, reste faible. L'utilisation du Parafilm nous a permis d'éliminer tous les facteurs liés aux caractéristiques de la source (densité, dureté, richesse en sève...). Nous avons également éliminé le facteur jeûne en nourrissant les fourmis *ad libitum*. La familiarité de la source a été réduite par l'utilisation de la même espèce de plante pendant toute la session expérimentale. Il semble par conséquent que le comportement de découpage ne soit pas aussi déterministe que le laissait supposer Weber (1972). De nombreux auteurs s'accordent à dire que le comportement de découpage dépend de multiples paramètres et l'importance des uns vis-à-vis des autres demeure encore inconnue (Burd 2000b, Roces et Nuñez 1993).

VII.5.3 Nombre de fragments ramenés au nid

Le flux mesuré sur un pont de largeur 50 mm correspond au trafic observé sur le terrain par Lighton et col. (1987) sur la même espèce. L'encombrement provoqué par la diminution de la largeur du pont offert aux fourmis a une influence sur le flux de fourmis circulant sur le

pont : le flux total diminue de moitié. Nous pouvons écarter l'hypothèse d'une élimination des fourmis par un mécanisme de demi-tours, la probabilité de demi-tour étant comparable sur les deux dispositifs utilisés. Ce résultat semble plutôt dû à la physique du dispositif, c'est-à-dire à une limitation de la capacité d'accueil sur le pont étroit.

A l'inverse, le nombre de fourmis chargées sur le pont étroit est bien plus important que sur le pont large. Nous proposons deux hypothèses pour expliquer cet étonnant résultat.

VII.5.3.1 Première hypothèse : stimulation et état motivationnel

Nous avons vu dans un premier temps que le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres qui surviennent au cours du trajet. La probabilité de contact est quatre fois plus importante pour un chemin étroit, ce qui s'explique simplement par la largeur du pont. En effet, sur un pont étroit les fourmis sont fréquemment contraintes de marcher sur les bords pour s'éviter lorsqu'elles se croisent (VIIIp333). La probabilité de contact demeure cependant relativement faible (0.23) comparée à la probabilités observée précédemment pour *Lasius niger* (0.7) pour des rapports taille de fourmis/largeur de pont comparables. Chez *Atta colombica* une fourmi qui évite une première fourmi évite plus facilement les congénères qui la suivent. Nous reviendrons plus longuement sur ce phénomène dans le chapitre VIIIp333, lorsque nous aborderons l'organisation temporelle des flux sur les ponts étroits.

La probabilité de contact est plus élevée pour les fourmis chargées d'un fragment que pour les fourmis revenant au nid non chargées. Cette différence est beaucoup plus marquée sur des chemins étroits. Sur les ponts de largeur 5mm les fourmis chargées occupent le centre du pont et ne parcourent jamais les bords du pont (VIIIp333). A l'inverse, les fourmis non chargées n'hésitent pas à emprunter les bords pour éviter une fourmi qui se trouve face à elle, limitant ainsi le nombre de rencontres avec contact (VIIIp333). La probabilité de contact est également plus forte pour les fourmis chargées car la surface de contact est plus grande. En effet, la fourmi accompagnée de son fragment représente un obstacle de plus grandes dimensions qu'une fourmi non chargée pour un individu progressant en direction opposée. Sur le pont étroit, nous observons qu'une fourmi chargée occupe en effet toute la largeur du pont, et alors que deux fourmis non chargées peuvent se croiser aisément, la fourmi chargée constitue un obstacle inévitable.

Si nous considérons le nombre absolu de contacts par fourmi chargée, malgré le fait que le nombre de rencontres soit deux fois plus important sur un pont large que sur un pont étroit, une fourmi chargée contacte deux fois plus de fourmis se dirigeant vers la source sur un pont étroit que sur un pont large. Nous pouvons donc supposer que ces contacts pourraient expliquer le nombre de fragments transportés qui est également deux fois plus important sur un pont étroit que sur un pont large.

Howard (2001) suggère que les contacts pourraient servir au transfert d'information concernant les caractéristiques de la source de nourriture. Burd et Aranwela (2003) reprennent cette hypothèse pour expliquer pourquoi les *Atta* ne forment pas des lignes de trafic unidirectionnelles, comme cela est observé chez les fourmis légionnaires (Franks 1985, Couzin et Franks 2003) ou les termites (Miura et Matsumoto 1998a et b). Ils supposent que les contacts permettent le transfert d'information entre les fourmis qui reviennent de la source et les fourmis sortant du nid et suggèrent par conséquent que la mise en place d'une organisation en files de déplacement nuirait à ces échanges. L'idée d'un transfert d'information par l'intermédiaire des rencontres avait initialement été introduite par Moffett (1987). Cet auteur a montré chez *Pheidologeton diversus* que les contacts avec les fourmis chargées servent d'indice aux fourmis transportant une charge pour s'orienter correctement vers le nid. Ce mécanisme permet aux fourmis de ne pas faire de mauvais choix au niveau des bifurcations des pistes. Cette idée de transfert d'information a été également reprise par Le Breton et Fourcassié (2004). Ces auteurs montrent chez *Lasius niger* que le comportement de la recrutee peut être modifié par de brefs contacts avec la scout lorsque celle-ci vient de trouver de la nourriture. Les fourmis recrutées ont des trajectoires de recherche différentes et des vitesses de déplacement variables selon les caractéristiques de la nourriture trouvée par la scout.

Nous pouvons supposer dans notre cas que les contacts répétés avec des fourmis chargées augmentent l'état motivationnel des fourmis se dirigeant vers la source de nourriture, et les incitent ainsi à découper une fois parvenues à la source. Les individus peu motivés à découper pourraient être stimulés. Nous pouvons en effet imaginer, soit que le nombre de contacts modifie la probabilité d'expression du comportement de découpage (Deneubourg et col. 1987), soit qu'il existe un polyéthisme fonctionnant sur un système de seuil de réponse (Bonabeau et Theraulaz 1999, Beshers et Fewell 2001). Suivant cette dernière hypothèse, il y aurait sur la piste d'une part des fourmis qui auraient un seuil de découpage relativement bas et qui ne nécessiteraient peu ou pas de stimulation physique par l'intermédiaire de contacts, et d'autre part des fourmis qui auraient un seuil plus élevé et qui nécessiteraient des interactions répétées

avec des fourmis chargées pour entreprendre le découpage d'un fragment. Cette approche dérive des modèles de seuils de réponse dans lesquels la spécialisation comportementale résulte d'une variabilité individuelle dans la réponse à un stimulus d'une intensité donnée. C'est ce que l'on appelle communément l'idiosyncrasie (les individus manifestent indépendamment de leur âge et de leur caste physique des réactions variables face à des agents extérieurs, physiques ou autres).

Meudec a par exemple montré chez *Tapinoma erraticum* (1982) que la variabilité interindividuelle (fourmi active et fourmi inactive) affectant le transport d'items alimentaires est fonction d'événements affectant les fourmis :

- la perception du congénère occupé à réaliser la tâche.
- la quantité d'items à transporter : le surcroît de travail n'est pas effectué grâce à un apport d'ouvrières transporteuses mais par un effort plus important de la population active.
- le niveau d'activité des congénères : si on regroupe des fourmis actives entre elles beaucoup deviennent inactives, et vice et versa.

Dans le même ordre d'idée, Abraham et Pasteels (1980) montrent chez *Myrmica rubra* qu'il existe de grandes différences d'activité entre les fourmis, ceci générant une division du travail dans les tâches relatives au transport du couvain. Le transport du couvain est principalement assuré par une sous-population de fourmis appelées « fourmis actives ». Le polyéthisme observé n'est ni lié à l'âge, ni à la taille de la fourmi. C'est le degré de motivation qui détermine la performance de l'individu. On peut d'ailleurs réussir à motiver artificiellement les ouvrières classées « inactives » en les isolant avec du couvain et ainsi provoquer le comportement de transport chez ces ouvrières.

Les différences interindividuelles dans les performances associées à la réalisation d'une tâche seraient sous la dépendance de l'état physiologique, l'expérience ou le génotype de chaque individu (Page 1997). La variation dans le seuil individuel de réponse génère un système combinant une spécialisation individuelle dans la réalisation d'une tâche et une flexibilité à l'échelle de la colonie. En effet, les individus dont le seuil de réponse est bas vont réaliser de façon privilégiée une certaine tâche. Ce processus qui peut se combiner à des effets d'apprentissage et d'expérience, va entraîner l'apparition de spécialistes (*self reinforcement models* : Theraulaz et col. 1998, Beshers et Fewell 2001). En accomplissant la tâche, ces individus vont diminuer l'intensité du stimulus et donc réduire la probabilité qu'un congénère,

avec un seuil de réponse plus élevé, réalise cette tâche. En revanche, lorsque l'intensité du stimulus excédera une valeur critique les spécialistes ne pourront pas, seuls, accomplir l'intégralité de la tâche. L'intensité du stimulus dépassera le seuil de réponse des individus non-spécialistes qui exécuteront la tâche, permettant à la colonie de produire une réponse globale flexible.

Dans notre expérience le nombre de contacts établis entre une fourmi chargée et un individu se dirigeant vers la source est beaucoup plus important lorsque le pont est étroit ce qui pourrait activer le comportement de découpage chez des fourmis qui seraient considérées « inactive » selon la classification de Meudec.

Dans le cas d'une modification de la probabilité de découpage (Deneubourg et col. 1987), tous les individus ont un seuil de réponse comparable face au stimulus. Selon cette hypothèse, le nombre de contacts influencerait la probabilité d'expression du comportement de découpage. Ceci suppose donc que la probabilité de découpage n'est pas constante au cours de la période de récolte. Les contacts répétés avec les fourmis chargées tout au long du parcours, augmenteraient la probabilité de découpage.

La modification de la probabilité de découpage peut, au même titre que la variabilité des seuils de réponses, générer un certain degré de polyéthisme. Les fourmis qui auront contacté peu de fourmis chargées seront « inactives » une fois parvenues à la source et, à l'opposé, les fourmis qui auront interagi avec de nombreuses congénères chargées seront « actives » et découperont des fragments. Le modèle développé par Deneubourg et col. (1987) peut engendrer du polyéthisme sans faire appel à une variabilité individuelle initiale mais en s'appuyant sur l'augmentation ou la diminution de la probabilité de réalisation d'un certain comportement en fonction des stimulations extérieures. Ce mécanisme de stimulation est en fait une boucle positive supplémentaire qui s'ajoute aux autres mécanismes d'amplification, en particulier le suivi de piste. Cela peut conduire à des focalisations plus importantes

VII.5.3.2 Deuxième hypothèse : perturbation à la source

Lorsque l'encombrement est inexistant (pont large), de nombreuses fourmis arrivent à la source par unité de temps. Certains auteurs ont montré que des perturbations pouvaient avoir

lieu au niveau de source lorsque la densité d'individus devient trop importante (Taylor 1978, Howard et Tschinkel 1981, Halley et Burd 2004). Halley et Burd (2004) montrent chez *Linepithema humile* que les contacts survenant entre les fourmis qui parviennent à la source de nourriture et celles qui sont occupées à se nourrir entraînent la cessation d'activité de boisson d'un certain nombre d'individus par l'intermédiaire de réactions en chaîne. Ces auteurs signalent également que, suite à la perturbation, une certaine proportion de fourmis ne reprennent pas leur activité de boisson et reviennent au nid. Howard et Tschinkel (1981) montrent le même type de perturbation au niveau de la source chez *Solenopsis invicta* dont l'activité locomotrice augmente avec la température. Lorsque la température est élevée, les fourmis occupées à se nourrir sont continuellement interrompues par leurs congénères qui se déplacent incessamment autour de la source. Ces auteurs constatent que la quantité de nourriture ramenée au nid est ainsi directement corrélée avec la température extérieure.

Nous pouvons donc imaginer dans notre travail, que le taux de perturbation est beaucoup plus important dans les expériences avec un pont large, puisque la population arrivant à la source par unité de temps est deux fois plus importante que dans les expériences avec un pont étroit. Nous avons fréquemment observé que les individus qui cherchent un site de découpage disponible perturbent les fourmis occupées à couper un fragment. Suite à une perturbation nous avons généralement noté que les fourmis cessent de découper et ne reprennent que très rarement leur activité.

En conclusion, la contrainte imposée par la largeur du chemin ne s'avère pas être un obstacle au fourragement, malgré le fait que les fourmis soient ralenties dans leur progression. A l'inverse, elle permet de ramener plus de nourriture au nid par unité de temps. L'encombrement à la source apparaît dès lors plus préjudiciable que l'encombrement sur les pistes. L'encombrement sur les pistes permettrait indirectement de réguler le nombre de fourmis qui arrivent à la source. Nous pouvons ainsi imaginer que si la quantité de nourriture disponible était plus grande nous pourrions avoir un nombre de fourmis chargées plus important sur un pont large. Celui-ci deviendrait alors plus efficace en terme de l'apport alimentaire qu'il permettrait de véhiculer.

VII.5.4 Conclusion

L'apport alimentaire par unité de temps est donc plus grand lorsque nous diminuons la largeur du chemin offert aux fourmis. Ce résultat est en accord avec la théorie selon laquelle la maximisation de l'apport de nourriture se manifeste au niveau de la colonie et non au niveau individuel. En d'autres termes, les temps de parcours élevés résultant de l'encombrement ne sont pas compensés par la découpe de fragments de plus grandes tailles mais par un nombre plus élevé de fragments découpés. Cet ajustement, qui apparaît comme une réponse efficace à la contrainte imposée au trafic, découlerait de mécanismes relativement simples résultant, soit des interactions qui ont lieu sur la piste, soit de l'encombrement intervenant à la source. Dans la nature les fourmis découpeuses de feuilles se déplacent sur des pistes relativement large, jusqu'à 30cm (Fowler et Robinson 1979). Ceci pourrait alors paraître « sous-optimal » car d'après nos résultats une largeur plus faible permettrait un apport plus élevé de nourriture par unité de temps. Néanmoins, il faut noter que les fourmis fourragent dans les arbres et sont donc contraintes de se déplacer sur des branches qui sont fréquemment de faible largeur. Nous pouvons donc imaginer que dans la nature cette régulation du nombre de découpeuses s'opère davantage au niveau de la source qu'au niveau de la piste.

VII.5.5 Perspectives

Si notre première hypothèse s'avère exacte, le flux de fourmis chargées devrait diminuer si nous écartons du flux les fourmis transporteuses. Burd (2000b) a intercepté au niveau de la piste toutes les fourmis qui reviennent chargées au nid. Il a ensuite observé le flux de recrutes sortant du nid et n'a noté aucun changement dans la dynamique de recrutement. Il conclue que le retour des chargées n'est pas essentiel dans l'établissement du processus de recrutement. Il suppose que l'essentiel du recrutement est réalisé par les fourmis non transporteuses, ce qui permettrait un transfert d'information plus rapide. Cette étude ne nous donne toutefois aucune information sur l'effet que peut avoir l'interception des fourmis transporteuses sur le flux de fourmis revenant chargées au nid. Il serait donc intéressant de refaire ce travail en étudiant l'impact du flux de fourmis chargées non pas sur les fourmis qui sortent du nid, mais sur les fourmis qui reviennent chargées de la source.

Afin de vérifier notre deuxième hypothèse, il serait nécessaire de réaliser des observations au niveau de la source. Ceci nous permettrait de noter le nombre de fourmis découpeuses qui sont perturbées en fonction de la densité de population à la source. Nous pourrions également limiter ces effets d'encombrement en offrant plus de nourriture et en multipliant ainsi le nombre de site de découpages disponibles.

ORGANISATION
TEMPORELLE
DU TRAFIC SUR UN
CHEMIN ETROIT
CHEZ LA FOURMI
ATTA COLOMBICA

« Il est toujours plus plaisant de suivre que de guider. »

Montaigne

VIII ORGANISATION TEMPORELLE DU TRAFIC SUR UN CHEMIN ETROIT

RÉSUMÉ

Dans ce chapitre nous avons étudié l'organisation temporelle des flux sur un chemin étroit chez la fourmi *Atta colombica*.

Nous avons dans un premier temps conduit des analyses de séquences afin de déterminer si les fourmis formaient des groupes désynchronisés. Dans un second temps, nous avons réalisé des observations au niveau individuel afin d'identifier les mécanismes qui sont à l'origine de la formation des groupes.

Au niveau collectif nous avons mis en évidence que les fourmis forment des groupes désynchronisés de grande taille.

Au niveau individuel, dans un premier temps l'analyse des temps de parcours nous a permis de montrer que les fourmis non chargées qui reviennent au nid ajustent leur vitesse de déplacement à celle des fourmis chargées. Dans un second temps, par une étude précise de l'issue des rencontres entre fourmis nous avons identifié une série de règles de priorité. Ces règles dépendent de la taille des individus, de leur direction de trajet et de leur catégorie (chargée ou non chargée). Les individus de petite taille ont priorité sur les individus de grande taille. Les fourmis qui rentrent au nid cèdent la priorité à celles qui se dirigent vers la source. Enfin, Les individus chargés sont prioritaires par rapport à l'ensemble de la population.

A la lumière de ces résultats nous avons conduit de nouvelles analyses de séquences afin de déterminer la position des fourmis chargées au sein des groupes. Nous avons ainsi noté que les fourmis chargées se trouvent majoritairement à l'avant des groupes et que plus de 50% des groupes sont conduits par une fourmi chargée.

L'ensemble de ces résultats semble indiquer que les fourmis chargées interviennent activement dans la formation des groupes. Nous pouvons supposer que les différences de vitesse permettent le rassemblement de nombreux individus à la suite des fourmis chargées et que les règles de priorité permettent la stabilisation des groupes ainsi formés.

L'organisation temporelle permet de limiter les encombrements et pourrait fournir une hypothèse pour expliquer le taux de nourriture ramenée au nid sur un chemin étroit.

VIII.1 INTRODUCTION

Nous avons vu au cours du chapitre Vp217 que l'organisation du trafic était fonction de la largeur du chemin offert à une colonie de *Lasius niger*. Nous avons en effet constaté l'alternance de groupes en présence d'encombrements. Cette organisation facilite le déplacement des individus et permet de maintenir constant l'apport de nourriture au nid. Nous allons au cours de ce chapitre étudier chez *Atta colombica* l'organisation du trafic sur un chemin étroit et tenter de déterminer le rôle du transport d'une charge et du polymorphisme dans la mise en place de l'organisation du trafic.

Chez des espèces polymorphes comme les fourmis coupeuses de feuilles, il a été montré d'une part que la vitesse des fourmis augmente avec la taille des individus (Rudolph et Loudon 1986, Shutler et Mullie 1991), et d'autre part qu'elle diminue avec le poids de la charge (chapitre VI.5 p282). Le transport d'une charge peut affecter l'organisation du trafic d'une part par la diminution de vitesse qu'elle occasionne, mais aussi par l'encombrement qu'elle peut créer comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent. Nous pouvons donc nous demander dans quelle mesure une grande variabilité dans la vitesse de déplacement ne va pas affecter la structuration du trafic et le transport de la nourriture chez les fourmis. Burd et col. (2002) montrent que le flux de fourmis qui se dirige vers la source est moins affecté par les ralentissements dus à l'encombrement que le flux de fourmis qui revient au nid. Ils suggèrent que les fourmis chargées, dont la vitesse de déplacement est affectée par le transport d'une charge, pourraient provoquer des ralentissements qui génèreraient la formation de clusters. En d'autres termes ils supposent que les fourmis non transporteuses qui reviennent au nid ajusteraient leur vitesse de déplacement à celle des fourmis chargées. Il est fort probable que l'étroitesse du chemin amplifie cet effet en limitant la possibilité de dépassement sur le pont. Cet effet a également été rapporté par Shutler et Mullie (*A. colombica* 1991). Ces auteurs indiquent que les fourmis qui utilisent des sentiers étroits dans la litière du sol peuvent être contraintes de se déplacer toutes à la même vitesse, quelle que soit la masse de leur fardeau ou leur masse corporelle, simplement parce qu'elles se gênent mutuellement. Nous allons au cours de ce chapitre vérifier cette hypothèse. Nous analyserons en quoi l'ajustement des vitesses peut générer une organisation temporelle des flux sur le pont.

Le temps de parcours est enfin affecté par le nombre de rencontres avec contact qui ont lieu au cours du trajet (Shepherd 1982, Burd et Aranwela 2003). Le lien entre temps de

parcours et interaction a également été montré au chapitre VIIp293. Le temps de parcours augmente linéairement avec le nombre de contacts. Nous avons également relevé dans ce chapitre que la probabilité de contact était cinq fois plus importante sur un chemin étroit. Les contacts entre deux fourmis n'ont pas obligatoirement une répercussion semblable sur les deux individus impliqués dans la rencontre. Nous avons en effet observé chez *Lasius niger* (chapitre Vp217) l'existence de règles de priorité lors des rencontres à l'entrée du chemin étroit en faveur de la fourmi spatialement confinée. L'issue de ces rencontres génère un pattern oscillant qui permet de maintenir un flux important sur le chemin. Les règles de priorité, si elles existent chez les fourmis coupeuses de feuilles, pourraient dépendre à la fois de la taille des individus impliqués dans la rencontre mais également du transport d'une charge. De nombreux auteurs observent fréquemment que les individus chargés de nourriture occupent la zone centrale de la piste (termites : Miura et Matsumoto 1998a, 1988b, Jander et Daumer 1974, Grassé 1986, fourmis légionnaires : Gotwald 1995). Il peut donc exister des règles comportementales au sein du trafic qui pourraient expliquer une telle structuration. Burd et Aranwela (2003) ont observé chez *Atta cephalotes* que les fourmis chargées semblent prioritaires lors de leurs déplacements. Ils observent en effet que lorsqu'une fourmi qui se dirige vers la source de nourriture rencontre une fourmi chargée retournant au nid, elle contourne cette dernière. Ces auteurs rapportent que la direction de trajet des fourmis chargées n'est pas affectée par les interactions engagées avec les fourmis se dirigeant vers la source de nourriture. Il apparaît alors envisageable que la position centrale des individus chargés au niveau des pistes résulte de règles de priorité en faveur des fourmis qui transportent des charges. Nous pouvons donc nous demander dans quelle mesure ces règles de priorité pourraient avoir une influence sur la coordination des déplacements lorsque le chemin offert aux fourmis est étroit. Les observations de Burd et Aranwela (2003) demeurant qualitatives, nous avons au cours de notre travail quantifié ces règles de priorité et tenter de déterminer leur influence sur la coordination du trafic. Nous analyserons donc l'issue des différentes rencontres en considérant le sens de déplacement, la catégorie (chargée ou non chargée) et la taille des individus.

VIII.2 OBJECTIFS ET PLAN

Au cours de ce chapitre étudierons l'organisation temporelle du trafic sur un pont étroit chez *Atta colombica*. Pour cela nous allons dans un premier temps déterminer si on peut mettre en évidence une alternance entre les flux aller et retour, comme nous l'avons précédemment fait dans le chapitre Vp217 chez *Lasius niger*. Dans un second temps, nous mesurerons les paramètres comportementaux individuels tels que le temps de parcours, les règles de priorité et la position des fourmis au sein des groupes en relation avec le polymorphisme et le polyéthisme (fourmis chargées et fourmis non chargées).

Nous tenterons ainsi de faire le lien entre les comportements individuels et l'organisation temporelle des flux.

Nous discuterons en fin de chapitre de l'importance de cette organisation sur la quantité de nourriture ramenée au nid.

VIII.3 MESURES

Toutes les mesures sont réalisées pour des ponts de largeur 5 mm sur les expériences qui ont été exposées au chapitre VII p293.

VIII.3.1 Organisation temporelle

Les mesures ont été réalisées sur cinq expériences dont les flux sont comparables. Nous avons noté pour chaque largeur de pont utilisée, la direction de trajet et la catégorie (chargée ou non chargée) de chaque fourmi sur une ligne située au milieu du pont à 150 cm du nid et de la source. Nos relevés débutent à partir du premier retour d'une fourmi transportant un fragment et se prolongent pendant une heure. Les séquences ont donc une durée fixe d'une heure.

Des tests de séquences nous ont permis de déterminer si les séquences de fourmis relevées sont aléatoires ou organisées (Voir chap. Vp217 pour le détail concernant le test de séquence) lorsque l'on considère les facteurs suivants :

- sens de déplacement (Aller= +1 vs Retour (fourmi chargée et fourmi non chargée) = -1).
- Catégorie de fourmi (fourmis chargées= +1 vs fourmis non chargées = -1)

VIII.3.2 Polymorphisme

Nous avons déterminé quatre classes de taille à partir de la longueur du corps, correspondant à quatre castes. Or, les castes chez les *Atta* sont basées sur des mesures de largeur de tête auxquelles nous n'avons pas accès à partir des films réalisés. Les correspondances entre largeur de tête et longueur du corps ont été par conséquent déterminées à partir des relations allométriques établies par Feener et col. (1988) chez *Atta colombica*.

Les minimes : <2.5mm de long, ce qui correspond à une largeur de tête inférieure à 1mm

Les submedia : de 2.5mm à 4mm de long, ce qui correspond à une largeur de tête comprise entre 1mm et 1.4mm

Les media : de 4mm à 5.5mm de long, ce qui correspond à une largeur de tête comprise entre 1.4mm et 1.8mm

Les maxima : 5.5mm à 7mm de long, ce qui correspond à une largeur de tête comprise entre 1.8mm et 2.2mm

Les soldats : >7mm de long, ce qui correspond à une largeur de tête supérieure à 7mm.

A partir des vidéos montrant les fourmis se déplaçant au centre du pont, nous avons analysé 120 images à raison d'une image toutes les 15 secondes. Les relevés débutent quinze minutes après le retour de la première fourmi chargée, c'est-à-dire lorsque le flux est déjà stable.

Nous avons déterminé la direction de trajet et la caste des fourmis présentes sur chaque image. Nous avons également identifié les fourmis chargées.

VIII.3.3 Temps de parcours

Nous avons mesuré le temps de parcours de 50 fourmis sur 10cm de distance pour chaque classe de taille et chaque direction de trajet. Nous avons également relevé les temps de parcours de 50 fourmis chargées. Les relevés débutent quinze minutes après le retour de la première fourmi chargée.

VIII.4 RESULTATS

VIII.4.1 Taille des groupes

VIII.4.1.1 Groupes en fonction de la direction de trajet

Les fourmis chargées et non chargées qui reviennent au nid sont regroupées car elles forment ensemble le flux retour. Nous avons donc la variable dichotomique suivante : 1= aller et -1= retour.

Nous comparons la distribution expérimentale des tailles de groupes aller et retour avec une distribution théorique.

Lorsque la probabilité pour que deux fourmis se suivent est indépendante du nombre de fourmis qui ont précédé :

La probabilité $P(i)$ d'avoir un groupe de taille i s'écrit : $p(i) = p^{i-1}(1-p)$ où :

p : probabilité d'avoir une fourmi qui se dirige dans la même direction que la précédente

$1-p = q$: probabilité d'avoir un fourmi qui vient en direction opposée.

Après transformation logarithmique on obtient:

$$\ln P(i) = (i-1) \ln p + \ln(1-p)$$

$$\ln P(i) = (i-1) \ln(1-q) + \ln(q)$$

$$\ln P(i) = i \ln(1-q) + \ln\left(\frac{q}{1-q}\right) = i \ln(p) + \ln\left(\frac{1-p}{p}\right)$$

Cette équation montre que si nous n'avons pas d'effet de groupe, nous avons une dépendance linéaire entre $\ln P(i)$ et i .

Etant donné que le nombre de fourmis se déplaçant dans une direction est égale au nombre de fourmis progressant dans la direction opposée, nous avons dans le cas théorique $p=q=0.5$: $\ln P(i) = i \ln(0.5) = -0.69i$

L'analyse des séquences obtenues pour les cinq expériences analysées nous permet de conclure qu'il existe une alternance entre des groupes de fourmis se dirigeant vers la source de nourriture et des groupes de fourmis revenant au nid ($Z=-43.42$, $Z=-50.43$, $Z=-20.23$, $Z=-$

36.702, $Z=49.1$, $P<0.001$ respectivement pour les cinq expériences). Les groupes de fourmis se déplaçant dans la même direction sont donc « désynchronisés ». La taille moyenne d'un groupe est de 5.1 ± 0.07 ($N=4052$) fourmis.

La distribution obtenue pour le pont expérimental est significativement différente de la distribution théorique (Test de Kolmogorov-Smirnov $Z=2.35$, $P<0.001$) (Figure VIII-1). La proportion de fourmis se déplaçant « seules » est diminuée de moitié, et nous obtenons des séquences de grande taille pouvant aller jusqu'à 73 fourmis évoluant dans la même direction et qui ne croisent aucune fourmi venant en direction opposée au niveau de l'endroit où nous mesurons la séquence. La distribution expérimentale des tailles de groupes décrit une loi exponentielle négative ($F_{1,29}=1083.96$, $P<0.001$, $a=-0.23$, $R^2=0.99$), ce qui signifie que la probabilité p pour une fourmi d'être suivie par une congénère est constante (démonstration : Jeanson 2003) et égale à 0.79 ($=e^{-0.23}$), quelle que soit la taille du groupe déjà formé. Et par conséquent la probabilité $(1-p)$ qu'une fourmi arrive sur la ligne de mesure lorsqu'une fourmi vient de passer en direction opposée est constante est égale à 0.21 ($=1 - e^{-0.23}$).

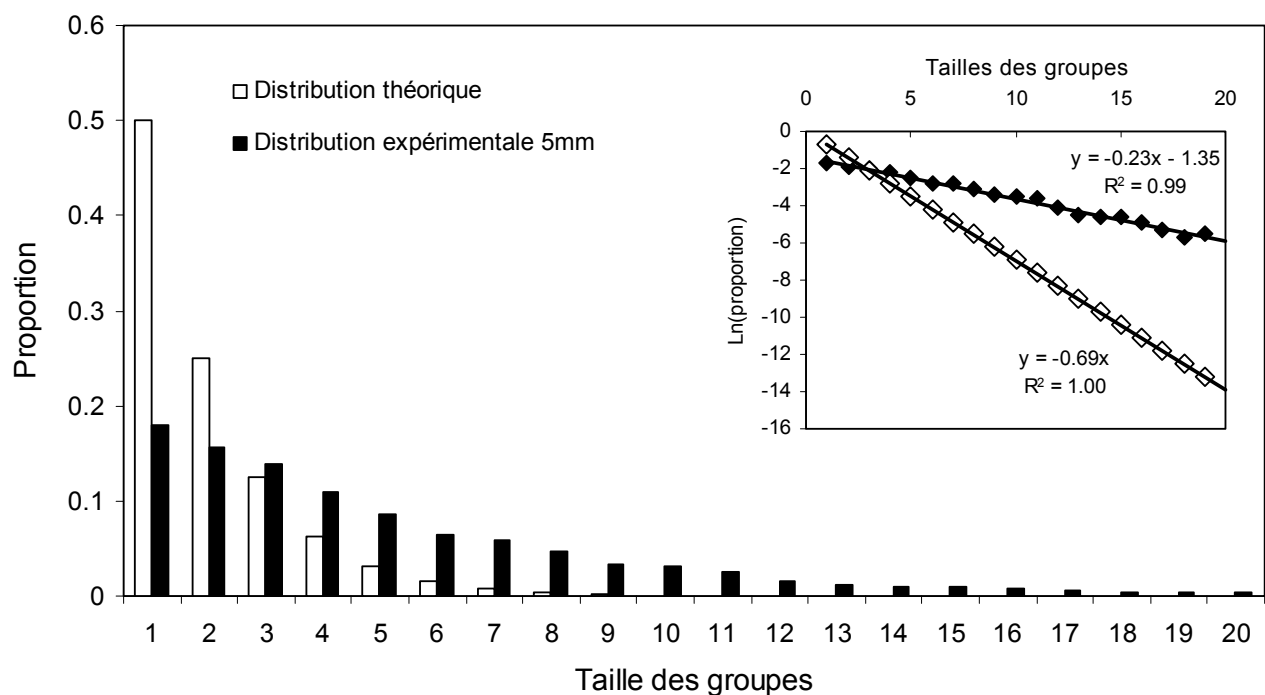


Figure VIII-1: Distribution des tailles des groupes de fourmis qui se déplacent dans la même direction pour le pont de largeur 5mm ($n=4526$). Nous avons cumulé les résultats obtenus pour les cinq expériences analysées et pour les deux directions de trajet.

VIII.4.1.2 Groupe en fonction de la catégorie de fourmi

Nous déterminerons ici si les fourmis chargées sont groupées ou aléatoirement distribuées dans la population de fourmis qui reviennent au nid. Nous ne considérons par conséquent pour cette analyse que les fourmis qui reviennent de la source chargées ou non chargées. Nous avons donc la variable dichotomique suivante : fourmi non chargée = -1 et fourmi chargée = +1

L'analyse des séquences obtenues pour les cinq expériences nous permet de conclure que les fourmis chargées ne sont pas distribuées aléatoirement au sein de la population de fourmis non chargées ($Z=-8.57$, $Z=-7.79$, $Z=-11.24$, $Z=-8.67$, $Z=4.59$, $P<0.001$ respectivement pour les cinq expériences). Nous pouvons voir néanmoins que la distribution des tailles des groupes de fourmis non chargées ne diffère pas d'une distribution théorique (Kolmogorov-Smirnov : $Z=0.474$, $P=0.978$, Figure VIII-2). La distribution théorique est obtenue à partir de la probabilité théorique d'observer une fourmi chargée après le passage d'une fourmi non chargée $p = 0.23$ (cette probabilité correspondant à la proportion de fourmis chargées au sein de la population de fourmis revenant au nid).

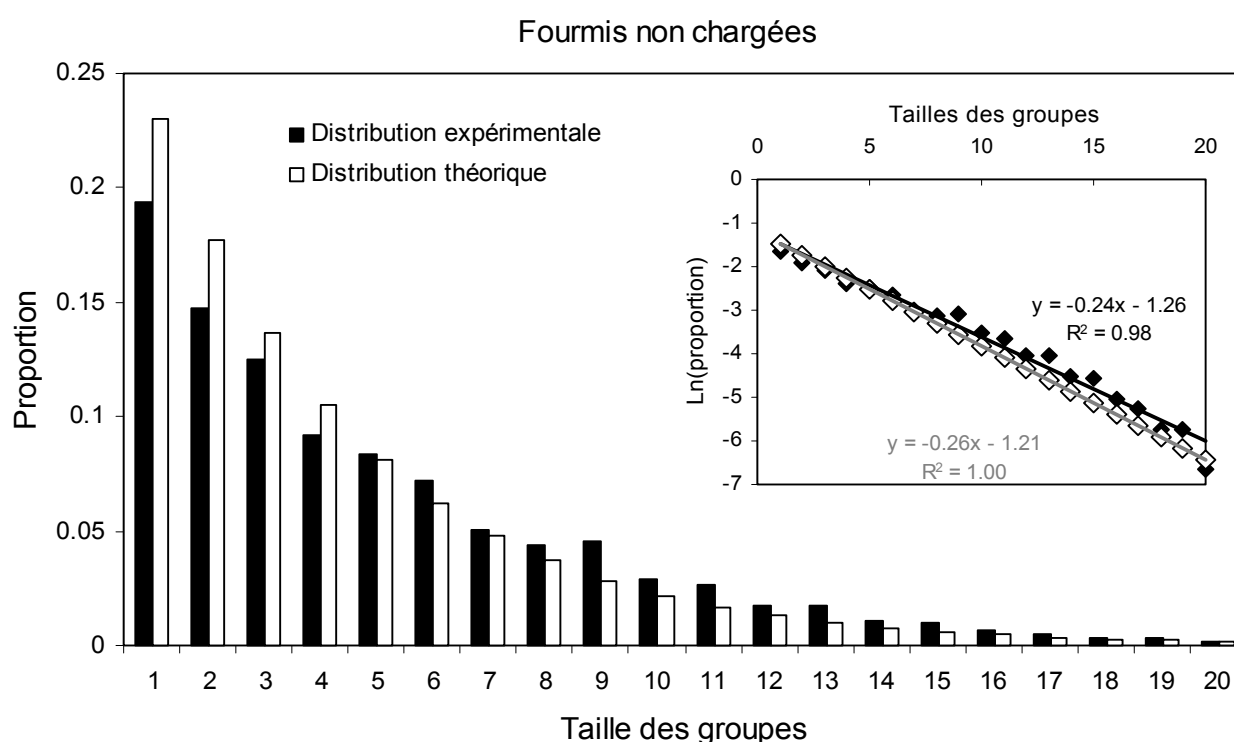


Figure VIII-2 : Distribution de tailles de groupes de fourmis non chargées pour le pont de largeur 5mm ($n=4526$). Nous avons cumulé les résultats obtenus pour les cinq expériences analysées.

La distribution expérimentale des tailles des groupes décrit une loi exponentielle ($F_{1,19}=771.25$, $P<0.001$, $a=-0.24$, $R^2=0.98$), ce qui signifie que la probabilité pour une fourmi d'être suivie par une congénère non chargée est constante et égale 0.79 ($=e^{-0.24}$), quelle que soit la taille du groupe déjà formé. Et par conséquent la probabilité qu'une fourmi chargée arrive sur la ligne de mesure lorsqu'une fourmi non chargée vient de passer est constante et égale à $p=0.21$ ($=1 - e^{-0.24}$). Nous constatons que la valeur de la probabilité obtenue expérimentalement est relativement proche de la valeur théorique (0.21 vs. 0.23).

Il semble que les différences décelées par le test de séquence trouvent leur origine dans la distribution des fourmis chargées au sein de la séquence. Toutefois, la comparaison des distributions expérimentales ne nous permet pas de mettre en évidence cette différence (Figure VIII-3, Kolmogorov-Smirnov : $Z=0.671$, $P=0.759$). La distribution théorique est obtenue à partir de la probabilité d'observer une fourmi non chargée après le passage d'une fourmi chargée $p=0.77$ (la probabilité correspondant à la proportion de fourmis non chargées au sein de la population de fourmis revenant au nid).

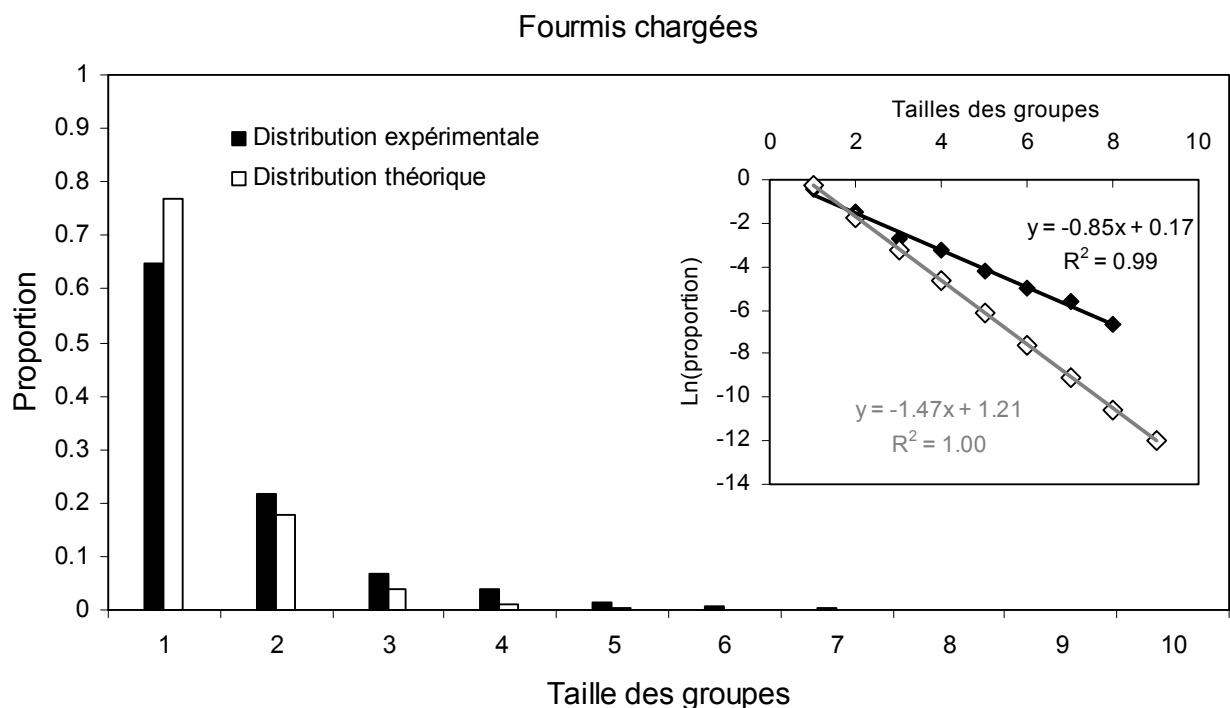


Figure VIII-3: Distribution des tailles de groupes de fourmis chargées pour le pont de largeur 5mm ($n=4526$) Nous avons cumulé les résultats obtenus pour les cinq expériences analysées

La distribution expérimentale des tailles de groupes décrit une loi exponentielle ($F_{1,19}=774.59$ $P<0.001$, $a=-0.85$. $R^2=0.99$), ce qui signifie que la probabilité pour une fourmi chargée d'être suivie par un congénère non chargée est constante et égale à 0.43 ($=e^{-0.85}$) quelle que soit la taille du groupe déjà formé. Et par conséquent la probabilité qu'une fourmi non chargée arrive sur la ligne de mesure lorsqu'une fourmi chargée vient de passer est constante est égale à $p=0.57$ ($=1 - e^{-0.85}$). Nous constatons que la valeur de la probabilité obtenue expérimentalement est différente de la valeur théorique (0.57 vs. 0.77).

Il faut toutefois rester prudent face à ces ajustements car notre échantillon se distribue sur un nombre restreint de taille de groupes (7).

VIII.4.2 Polymorphisme et Temps de parcours

Dans le but de déterminer l'origine de ces groupes nous allons nous intéresser dans un premier temps à la composition de ces groupes et aux vitesses de déplacement des individus au sein des groupes.

VIII.4.2.1 Polymorphisme

La proportion de fourmis non chargées appartenant à chaque classe de taille est identique dans les deux directions de trajet ($\chi^2=9.09$, $ddl=4$, $P=0.06$). La moitié des fourmis présentes sur la piste appartiennent à la classe des media. Les maxima et les submédia sont présentes dans des proportions comparables sur la piste (Figure VIII-4). Les minimas quant à elles sont faiblement représentées sur la piste (Figure VIII-4).

Les fourmis chargées sont en grande partie des media et des maxima. Les submedia découpent et transportent peu de fragments (Figure VIII-4). Les minimas quant à elles ne participent pas au transport des fragments (Figure VIII-4). Le transport est donc principalement assuré par les maxima et les média (Figure VIII-4).

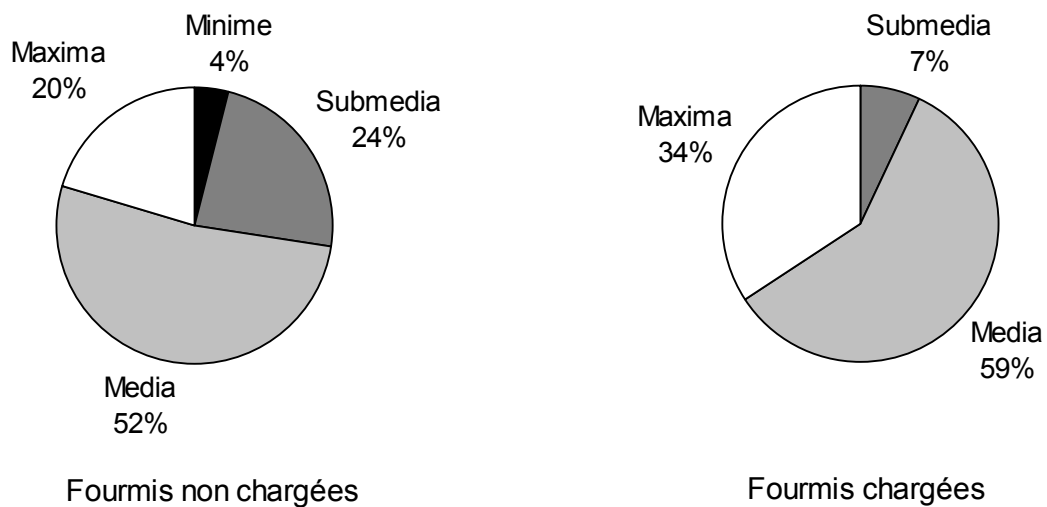


Figure VIII-4: Diagramme sectoriel exprimant la contribution de chaque caste à la population de fourmis chargées (N=179) et non chargées (N=1362).

VIII.4.2.2 Temps de parcours sans interaction

En premier lieu, les temps de parcours sont significativement différents selon la taille des fourmis et ceci est vrai pour les fourmis qui se dirigent vers la source et celles qui en reviennent (ANOVA à deux facteurs, données normalisées par transformation logarithmique, effet taille : $F_{4,392}=14.49$, $P<0.001$, Figure VIII-5). Nous constatons que les minimes se déplacent significativement plus lentement que les fourmis de taille supérieure (Test post Hoc T3 de Dunnett : $P<0.001$, Figure VIII-5). Les submédia, les média et les maxima ont des temps de trajet semblables (submédia vs média : $P=0.534$; média vs maxima : $P=0.999$ et submédia vs maxima : $P=0.156$ Figure VIII-5).

Les fourmis chargées se déplacent à la même vitesse que les submédia et les média ($P=0.981$ et $P=0.157$), mais plus lentement que les maxima ($P=0.042$) et plus rapidement que les minimes ($P=0.005$) (Figure VIII-5).

En second lieu nous remarquons que les fourmis qui se dirigent vers la source, quelle que soit leur taille, se déplacent plus rapidement que les fourmis qui reviennent au nid (effet direction de trajet : $F_{1,392}=18.85$, $P<0.001$, Figure VIII-5). L'interaction entre la taille de la fourmi et la direction du trajet n'est pas significative ($F_{3,392}=1.16$, $P=0.324$).

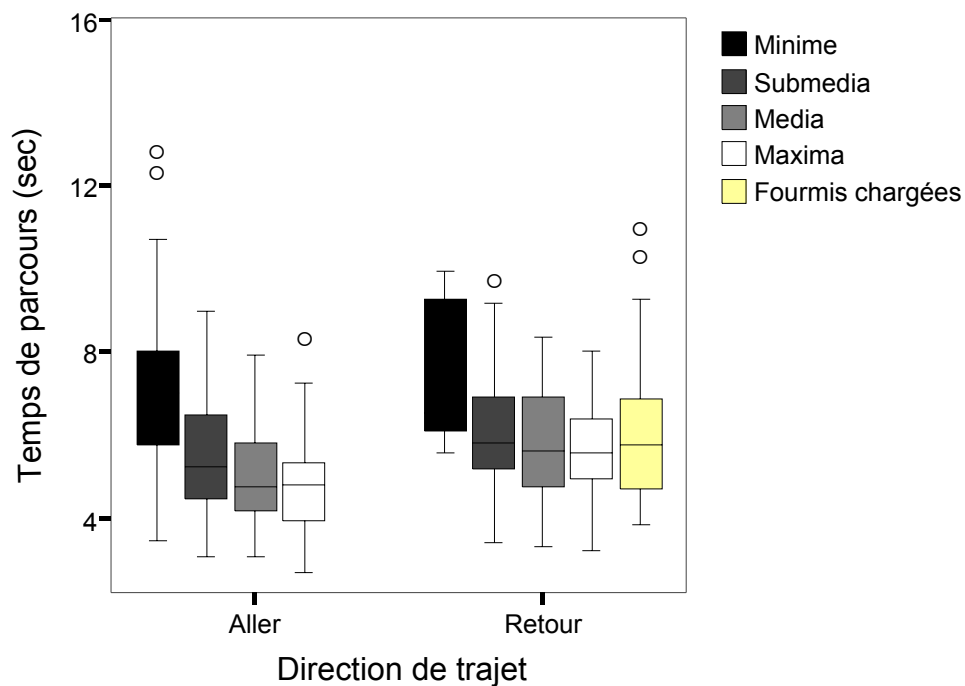


Figure VIII-5: Temps de parcours sur une distance de 10cm selon la taille des fourmis et leur direction de trajet. (N=50 pour chaque boîte à moustache).

VIII.4.2.3 Temps de parcours et fourmis chargées

VIII.4.2.3.1 Mesures

Nous avons vu précédemment que les fourmis se dirigeant vers la source se déplaçaient plus rapidement que les fourmis qui reviennent au nid. Nous avons donc précisé l'analyse dans le but de déterminer si cette différence provient réellement d'une différence intrinsèque résultant de la direction de trajet. Nous pouvons en effet supposer que les fourmis qui transportent des fragments ralentissent les fourmis non transporteuses.

Afin de vérifier cette hypothèse nous avons mesuré les temps de parcours des fourmis suivantes sur une distance de 10cm :

- 110 fourmis chargées.

- 110 fourmis non transporteuses qui suivent des fourmis chargées lorsqu'elles reviennent au nid. (Nous avons également relevé les cas où des fourmis chargées sont dépassées par des fourmis non transporteuses)
- 50 fourmis non transporteuses qui parcourent le pont en l'absence de fourmis chargées sur la portion considérée lorsqu'elle retournent au nid.
- 110 fourmis qui se dirigent vers la source de nourriture.

La proportion de fourmis appartenant à chaque caste étant semblable selon les deux directions de trajet, nous avons négligé pour cette analyse le paramètre taille de la fourmi.

Ces mesures ont été réalisées 15 minutes après le début de l'expérience.

VIII.4.2.3.2 Résultats

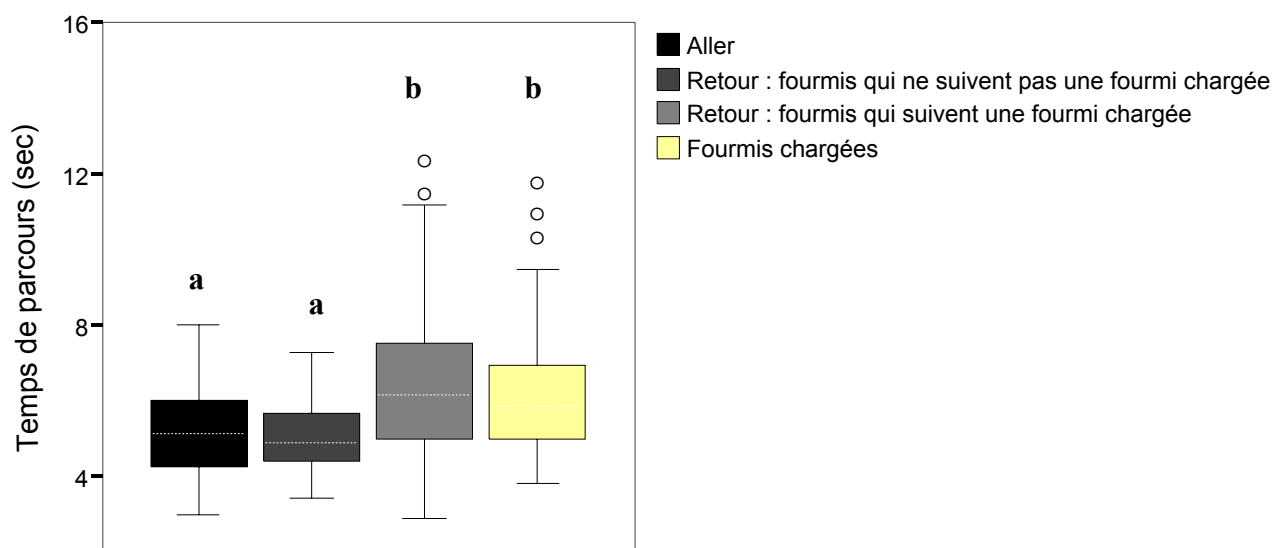


Figure VIII-6 : Temps de parcours sur une distance de 10cm selon la direction de trajet. Les fourmis se dirigeant vers le nid sont regroupées en trois sous groupes : les fourmis chargées (N=110), les fourmis non chargées suivant une fourmi chargée (N=110) et les fourmis non chargées en l'absence de fourmis chargées (N=50). Les boîtes surmontées de la même lettre (a ou b) ne sont pas significativement différentes entre elles (test post-hoc T_3 de Dunnett $P < 0.001$).

L'analyse des temps de parcours nous montre clairement que la différence observée précédemment découle principalement de la vitesse de déplacement des fourmis chargées

(Anova : $F_{3,380}=17.89$, $P<0.001$). En effet les temps de parcours des fourmis qui se dirigent vers la source de nourriture ne sont pas significativement différents des temps de parcours relevés pour des fourmis se déplaçant vers le nid en l'absence de fourmi chargée sur le trajet parcouru (Test post Hoc T3 de Dunnett $P=0.991$). À l'inverse, nous pouvons voir sur la Figure VIII-6 que les fourmis chargées ainsi que les fourmis qui les suivent se déplacent plus lentement que les fourmis se dirigeant vers la source ($P<0.001$) et que celles qui se dirigent vers le nid en l'absence de fourmis chargées ($P<0.001$). Les fourmis qui suivent une fourmi chargée d'un fragment se déplacent à la même vitesse que les fourmis chargées ($P=0.895$).

Il semble donc que les fourmis chargées ralentissent les fourmis non chargées qui reviennent au nid.

De plus il est important de noter que nous avons seulement relevé 8 fourmis non chargées dépassant une fourmi chargée sur 110 fourmis chargées suivies.

VIII.4.2.4 Résumé

- Les temps de parcours sont affectés par la taille des fourmis.
- Les fourmis chargées se déplacent plus lentement que les fourmis non chargées.
- En l'absence de fourmis chargées, les fourmis non chargées se déplacent à la même vitesse, quelle que soit la direction de trajet considérée.
- Les fourmis qui suivent les fourmis chargées se déplacent à la même vitesse que ces dernières et ne tentent que rarement de les dépasser.

VIII.4.3 Règles de priorité

Burd et col. (2002), suggèrent chez *Atta cephalotes* que les fourmis chargées auraient priorité sur les fourmis se déplaçant en direction opposée. Ils observent en effet que les fourmis se dirigeant vers la source contournent les fourmis chargées au cours de leur progression sur la piste. Nous avons donc quantifié ces règles de priorité.

Nous avons analysé pour cela, les rencontres avec contact qui ont lieu entre une fourmi chargée et une fourmi se déplaçant en direction opposée ($N=281$). Pour chaque rencontre avec

contact nous avons relevé la taille de la fourmi impliquée dans la rencontre. Nous avons noté ensuite la fourmi qui faisait un écart par rapport à son trajet d'origine et la fourmi qui continuait en ligne droite suite à un contact.

Nous avons réalisé des mesures semblables sur des fourmis revenant au nid non chargées (N=664). Nous avons donc quantifié les règles de priorité pour deux fourmis non chargées progressant en direction opposée lors d'une rencontre avec contact.

VIII.4.3.1 Priorité après une rencontre avec contact

VIII.4.3.1.1 Fourmis chargées

Nous constatons que, quelle que soit la taille des fourmis auxquelles sont confrontées les fourmis chargées, celles-ci s'avèrent pratiquement toujours prioritaires (Tableau VIII-1). En effet, lors d'un contact les fourmis se dirigeant vers la source cèdent le passage aux fourmis chargées d'un fragment.

Rencontre avec Contact	Proportion de fourmis chargées qui gardent leur trajectoire d'origine après un contact	N	P	X ²
fourmi chargée vs minime	0.97	32	<0.001	29.1
fourmi chargée vs submedia	0.97	65	<0.001	57.2
fourmi chargée vs media	0.99	102	<0.001	98.1
fourmi chargée vs maxima	0.98	82	<0.001	74.2

Tableau VIII-1: Proportion de fourmis chargées qui conservent leur trajectoire d'origine en fonction de la taille de la fourmi contactée après une rencontre. χ^2 comparaison de la distribution observée (fourmis gardant ou non leur trajectoire d'origine) à une distribution théorique (50% / 50%).

VIII.4.3.1.2 Fourmis non chargées

Les minimales sont majoritairement prioritaires, quelle que soit la taille de la fourmi qu'elles contactent et quelle que soit leur direction de trajet sur le pont (Tableau VIII-2). Nous

pouvons supposer qu'une minime est aisément contournée par les autres fourmis qui sont de plus grande taille.

Les submedia, les media et les maxima sont prioritaires sur les autres fourmis lorsqu'elles se dirigent vers la source de nourriture, excepté lorsqu'elles rencontrent des minimas (Tableau VIII-2). A l'opposé, lorsqu'elles reviennent au nid elles cèdent la priorité aux fourmis qui se dirigent vers la source de nourriture (Tableau VIII-2).

Fourmis se dirigeant vers la source	Fourmis contactées (se dirigeant vers le nid)	Proportion de fourmis qui gardent leur trajectoire d'origine	N	X ²	P
Minime	Minime	0.60	30	1.20	0.273
	submedia	0.80	50	18.00	<0.001
	media	0.82	50	20.48	<0.001
	maxima	0.97	30	26.13	<0.001
Submedia	Minime	0.40	30	1.20	0.273
	submedia	0.78	50	15.68	<0.001
	media	0.74	50	11.52	0.001
	maxima	0.66	50	5.12	0.024
Media	Minime	0.17	30	13.33	<0.001
	submedia	0.82	50	20.48	<0.001
	media	0.72	60	11.27	0.001
	maxima	0.82	34	14.24	<0.001
Maxima	Minime	0.25	20	5.00	0.025
	submedia	0.76	50	13.52	<0.001
	media	0.84	50	23.12	<0.001
	maxima	0.93	30	22.53	<0.001

Tableau VIII-2: Proportion de fourmis non chargées qui conservent leur trajectoire d'origine en fonction de la taille de la fourmi contactée après une rencontre. χ^2 comparaison de la distribution observée (fourmis gardant ou non leur trajectoire d'origine) à une distribution théorique (50% / 50%).

En conclusion, les minimas mises à part, les fourmis qui se dirigent vers la source de nourriture sont prioritaires sur celles qui en reviennent non chargées, et ce, quelle que soit leur

caste d'appartenance. Nous constatons que, globalement, lorsqu'une fourmi qui se dirige vers la source de nourriture contacte sur son parcours une fourmi revenant au nid non chargée elle a une probabilité de 0.22 de dévier de sa trajectoire d'origine ($\chi^2 = 101.97$, $P < 0.001$). Par conséquent, les fourmis qui reviennent non chargées n'ont pas comme leur congénère chargée la priorité sur les fourmis qui se dirigent vers la source. La proportion de fourmis non chargées rentrant au nid qui sont déviées de leur chemin lorsqu'elles contactent une fourmi se déplaçant en direction opposée est égale à 0.78 (toutes castes confondues).

VIII.4.3.2 Passage sur le bord

Les fourmis qui dévient de leur trajectoire d'origine après un contact ont une forte tendance à basculer sur le bord du pont (0.69 et 0.78, respectivement pour les fourmis se rendant à la source et pour les fourmis qui en reviennent, $\chi^2 = 2.79$, $ddl = 1$, $P = 0.095$, Figure VIII-7).

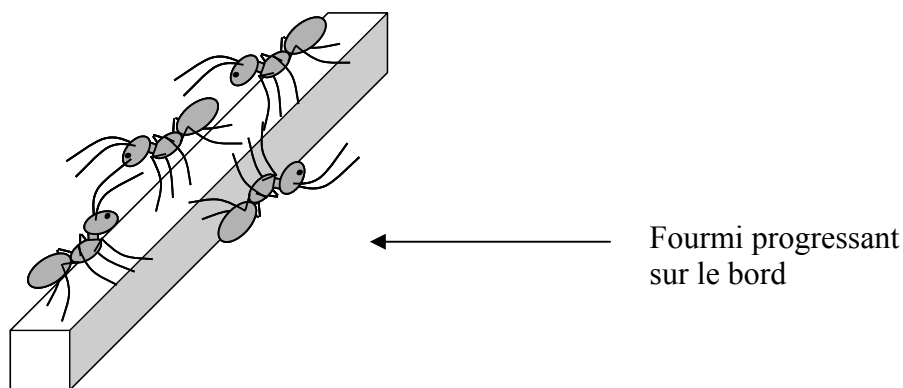


Figure VIII-7 : Déplacement sur le bord après une rencontre avec contact.

VIII.4.3.2.1 Mesures

Nous avons par conséquent relevé le nombre de fois où une fourmi emprunte le bord du pont suite à une rencontre avec contact. Nous avons noté le nombre de fourmis croisées durant la progression sur le bord du pont suite à une rencontre avec contact jusqu'à ce que la fourmi remonte sur la surface plane du pont. Nous avons effectué ces observations sur les fourmis qui retournent au nid ($N=100$) et sur les fourmis qui se rendent à la source. Pour ces dernières nous ferons la différence entre une fourmi qui contacte une fourmi chargée ($N=100$) et une fourmi qui contacte une fourmi non chargée ($N=100$). Les fourmis chargées n'empruntent

qu'exceptionnellement les bords, nous n'avons donc pas été en mesure de faire ces mesures pour celles-ci.

VIII.4.3.2.2 Résultats

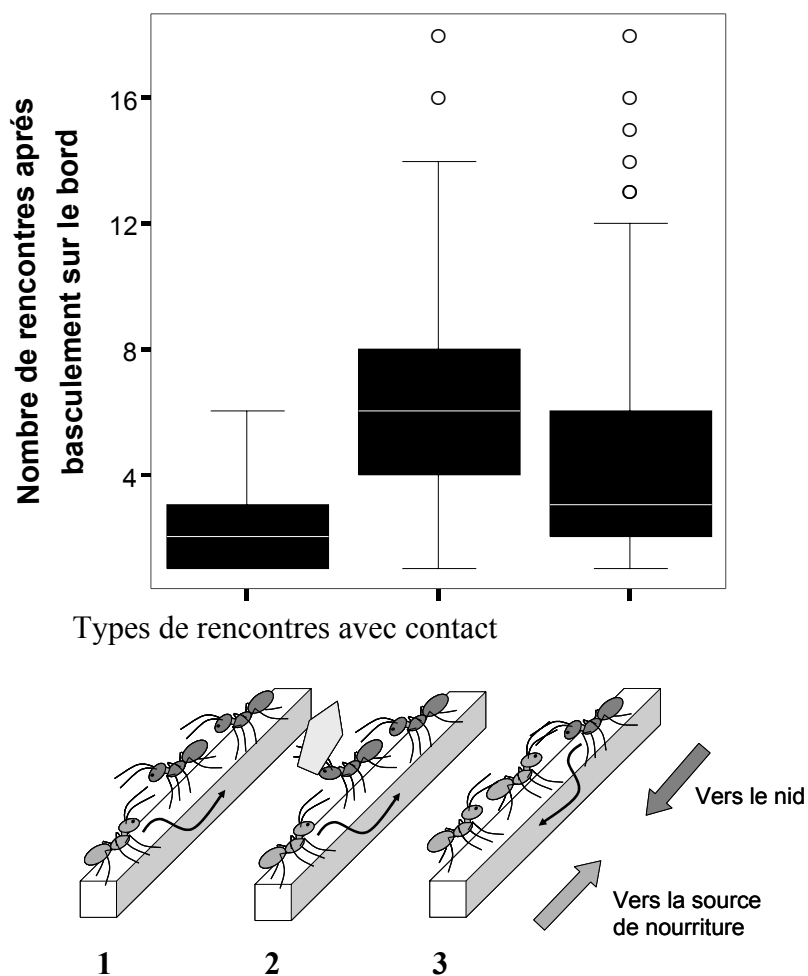


Figure VIII-8 : Nombre de fourmis rencontrées par une fourmi qui a basculé sur le bord après un contact avant que cette dernière remonte sur le pont.

1 : Fourmi se dirigeant vers la source de nourriture qui bascule sur le bord après un contact avec une fourmi non chargée.

2 : Fourmi se dirigeant vers la source de nourriture qui bascule sur le bord après un contact avec une fourmi chargée.

3 : Fourmi se dirigeant vers le nid qui bascule sur le bord après un contact avec une fourmi se dirigeant vers la source de nourriture.

La moyenne du nombre de fourmis rencontrées après qu'une fourmi ait basculé sur le bord et avant qu'elle remonte sur la partie plane du pont est significativement plus importante lorsqu'une fourmi se dirigeant vers la source contacte une fourmi chargée ($6.3 \pm e.s.0.13$) que lorsqu'elle contacte une fourmi non chargée ($2.2 \pm e.s.0.13$) (Anova sur les données normalisées par une transformation logarithmique, $F_{2,299}=65.86$, $P<0.001$, Test post Hoc T3 de Dunnett $P<0.001$, Figure VIII-8). Lorsqu'une fourmi qui se rend à la source de nourriture bascule sur le bord du pont après un contact avec une fourmi non chargée revenant au nid, nous constatons qu'elle remonte rapidement sur la partie plane du pont. À l'inverse, lorsqu'elle contacte une fourmi chargée, elle cède le passage aux fourmis qui suivent la fourmi chargée et tarde donc à remonter sur la partie plane du pont. La règle de priorité en faveur des fourmis chargées qui se rendent à la source est donc confirmée.

La moyenne du nombre de fourmis rencontrées après qu'une fourmi ait basculé sur le bord et avant qu'elle remonte sur la partie plane du pont, est plus importante pour une fourmi qui revient au nid ($4.6 \pm e.s.0.38$) que pour une fourmi qui va à la source de nourriture ($2.2 \pm e.s.0.13$) (Test post Hoc T3 de Dunnett $p<0.001$ Figure VIII-8). Lorsqu'une fourmi non chargée revenant au nid a concédé le milieu du pont à une fourmi se dirigeant vers la source, elle tarde à remonter sur la partie plane du pont. Elle laisse ainsi la voie libre aux fourmis qui suivent la fourmi contactée. La règle de priorité en faveur des fourmis qui se rendent à la source est donc confirmée par ces observations.

Rencontre avec contact entre deux fourmis non chargées :

Nous pouvons voir sur la Figure VIII-9 que la distribution du nombre de fourmis rencontrées après un basculement sur le bord suite à un contact avec une fourmi non chargée décrit une loi exponentielle négative ($F_{1,4}=128.6$, $a=-0.58$, $P<0.001$, et $F_{1,15}=156.8$, $a=-0.20$ $P<0.001$, respectivement pour les fourmis se dirigeant vers la source et les fourmis revenant au nid). La loi exponentielle est caractéristique des processus dit « sans mémoire » c'est-à-dire que la probabilité pour une fourmi de remonter sur le pont après un contact ne dépend pas du nombre de fourmis qu'elle a déjà laissé passer (Jeanson 2003).

Lorsque les fourmis ont basculé sur le bord elles ont une probabilité constante de laisser passer une fourmi qui se dirige en sens opposé avant de remonter sur le pont ($e^{-0.58}=0.56$ et $e^{-0.20}=0.82$, respectivement pour les fourmis qui vont à la source et celles qui en reviennent). La

probabilité est calculée à partir de la pente de la droite de régression obtenue à partir d'une transformation logarithmique des données (encart Figure VIII-9).

Ceci signifie également que pour les deux populations de fourmis la probabilité de remonter sur la partie plane du pont est constante ($1 - e^{-0.58} = 0.44$ et $1 - e^{-0.20} = 0.18$, respectivement pour les fourmis qui vont à la source et celles qui en reviennent). Les deux distributions diffèrent significativement l'une de l'autre (Kolmogorov-Smirnov, $Z=1.797$, $P=0.003$, Figure VIII-9). Ceci indique que la probabilité de remonter sur le pont après chaque fourmi rencontrée est significativement différente selon la direction de trajet de la fourmi. Les fourmis qui reviennent de la source ont une probabilité plus faible de remonter sur la surface plane du pont après une rencontre avec contact que les fourmis qui se dirigent vers la source de nourriture.

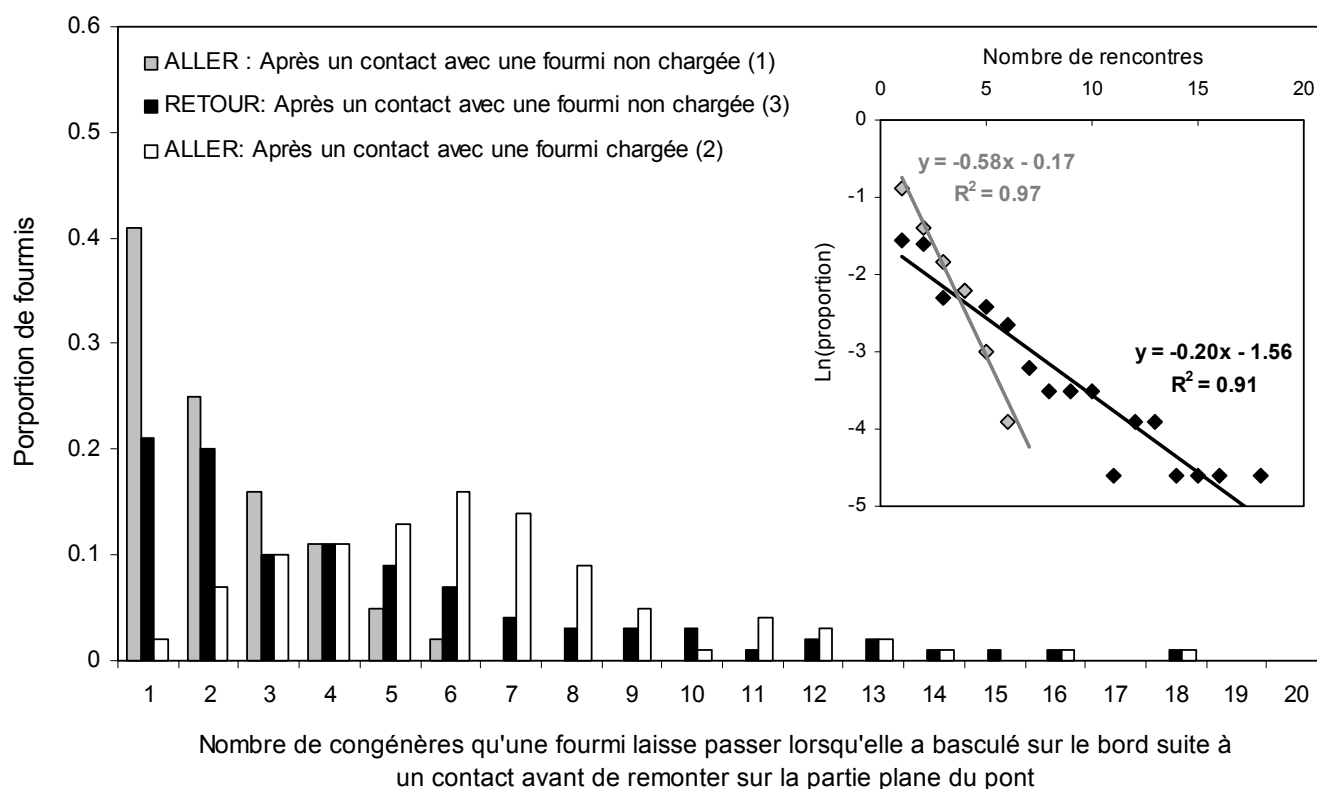


Figure VIII-9: Distribution du nombre de fourmis croisées par fourmi, lorsqu'une fourmi progresse sur le bord du pont suite à une rencontre avec contact.

1 : Fourmi se dirigeant vers la source de nourriture qui bascule sur le bord après un contact avec une fourmi non chargée.

2 : Fourmi se dirigeant vers la source de nourriture qui bascule sur le bord après un contact avec une fourmi chargée.

3 : Fourmi se dirigeant vers le nid qui bascule sur le bord après un contact avec une fourmi se dirigeant vers la source de nourriture.

Rencontre avec contact entre une fourmi chargée et une fourmi non chargée :

Lorsqu'une fourmi qui se dirige vers la source de nourriture contacte une fourmi chargée, nous constatons que sa probabilité de remonter sur la partie plane du pont n'est pas constante. La distribution du nombre de fourmis rencontrées après basculement sur le bord du pont décrit une loi de Poisson (paramètre de Poisson =6.3, $P=0.071$, comparaison de la distribution de Poisson théorique obtenu et de la distribution expérimentale : Kolmogorov- Smirnov, $Z=0.556$, $P=0.916$). Nous pouvons donc conclure que la probabilité de remonter sur le pont dépend ici du nombre de fourmis rencontrées. La probabilité de remonter n'est pas constante elle augmente avec le nombre d'individus déjà croisés. Lorsque la fourmi bascule sur le bord après un contact avec une fourmi chargée sa probabilité de remonter sur le pont est extrêmement faible et elle laisse ainsi passer un certain nombre de fourmis. Cette probabilité va augmenter avec le nombre de fourmis et va ensuite demeurer constante (la queue de la distribution d'une loi de Poisson est une exponentielle). Elle ne dépendra donc plus du nombre de fourmis rencontrées.

Ce résultat suggère l'existence d'un comportement coopératif exprimé par les fourmis rencontrant une fourmi chargée. Nous pouvons supposer également que les fourmis chargées sont suivies de près par un certain nombre d'individus (comme le laisser présager les résultats concernant l'ajustement des temps de parcours). Le nombre d'individus suivant une fourmi chargée pourrait s'avérer plus grand que le nombre d'individus suivant une fourmi non chargée. C'est ce que nous allons tenter de déterminer dans la partie qui va suivre.

VIII.4.3.3 Résumé

- Les fourmis se dirigeant vers la source de nourriture cèdent la priorité aux fourmis qui reviennent chargées suite à une rencontre avec contact.
- Les fourmis qui reviennent de la source non chargées laissent la priorité aux fourmis qui sortent du nid et se dirigent vers la source de nourriture.
- La majorité des rencontres avec contact entraîne le basculement vers le bord du pont de l'un des deux individus impliqué dans la rencontre.
- Lors d'un basculement sur le bord, les fourmis qui sortent du nid ont une probabilité constante et élevée de remonter sur le pont

- A l'inverse les fourmis qui reviennent au nid ont une probabilité constante plus faible de remonter sur la partie plane du pont et laisse ainsi la voie libre aux fourmis se déplaçant en direction de la source de nourriture.
- Les fourmis qui se dirigent vers la source de nourriture et qui basculent ensuite sur le bord suite à une rencontre avec une fourmi chargée, ont une probabilité de remonter sur le pont qui varie avec le nombre de fourmis qui suivent la fourmi chargée.

VIII.4.4 Formation des groupes

VIII.4.4.1 Mesures

Les fourmis chargées ont donc priorité à la fois sur les fourmis qui se dirigent vers la source de nourriture, celles-ci leur cédant le passage, mais aussi sur les fourmis qui reviennent non chargées de la source puisque celles-ci tentent rarement de les dépasser. Les fourmis chargées progressant plus lentement, nous pouvons dès lors imaginer que les fourmis situées derrière elles vont être ralenties dans leur progression conduisant ainsi à la formation des groupes.

Si les fourmis chargées sont à l'origine de la formation des groupes, le nombre d'individus suivant une fourmi chargée devrait s'avérer plus grand que le nombre d'individus suivant une fourmi non chargée. Nous avons par conséquent dans un premier temps comptabilisé les groupes progressant avec une fourmi chargée en tête et nous avons noté leur taille. Nous avons ensuite fait de même avec les groupes se dirigeant vers le nid menés par une fourmi non chargée.

Dans un second temps, nous avons examiné la position des fourmis chargées au sein des groupes afin de déterminer si les fourmis chargées sont plus représentées à l'avant des groupes. Au préalable, nous avons considéré la proportion de fourmis chargées au sein des groupes selon la taille du groupe auxquelles elles appartiennent. Nous pourrions ainsi comparer ces proportions à la proportion globale de fourmis chargées au sein du flux de fourmis revenant au nid.

Ces mesures ont été réalisées sur les 5 expériences utilisées précédemment lors de l'analyse des séquences.

VIII.4.4.2 Résultats

VIII.4.4.2.1 Distribution des tailles de groupes

Nous constatons que les distributions des tailles de groupes illustrées sur la Figure VIII-10 sont significativement différentes (Kolmogorov-Smirnov, $Z=4.186$, $P<0.001$). Les groupes conduits par des fourmis chargées sont de plus grande taille ($6.9 \pm e.s0.22$) que les groupes menés par des fourmis non chargées ($4.6 \pm e.s0.1$) (test de Mann et Whitney $P \leq 0.001$).

Nous remarquons également que les fourmis chargées sont presque toujours suivi d'au moins une fourmi. En effet, la proportion de fourmis chargées se déplaçant de manière isolée est relativement faible.

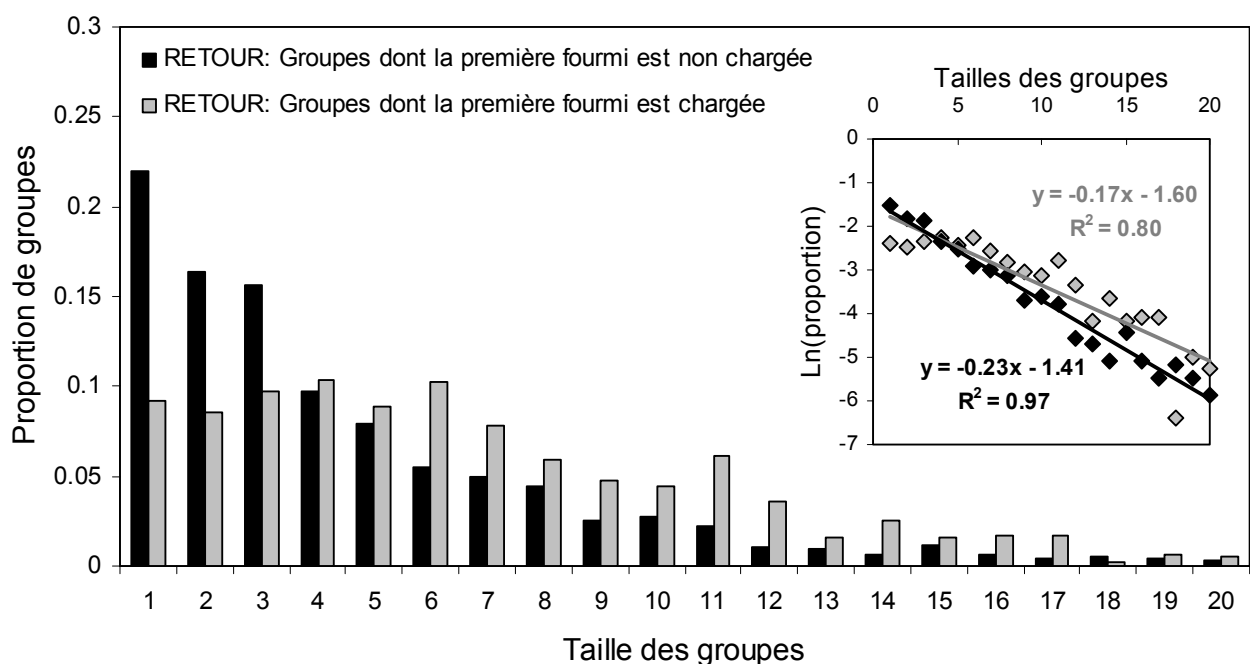


Figure VIII-10: Distribution de la tailles des groupes se dirigeant vers la nid selon que les groupes sont menés par des fourmis chargée (N=598) ou non chargées (N=1443).

La distribution des tailles de groupes pour les groupes conduits par une fourmi non chargée suit une loi exponentielle négative ($F_{1,19}=593.39$, $P<0.001$, $a=-0.23$, $IC_{0.95}=0.02$,

$R^2=0.97$). Ceci signifie qu'une fourmi qui se déplace sur le pont a une probabilité égale à 0.79 ($e^{-0.23}$) d'être suivie par une autre fourmi. Cette probabilité est constante au cours du temps et ne dépend pas du nombre de fourmis déjà présentes dans le groupe.

La distribution des tailles de groupes conduits par une fourmi chargée suit également une loi exponentielle négative ($F_{1,19}=73.81$, $P<0.001$, $a=-0.17$, $IC_{0.95}=0.04$, $R^2=80.4$) En d'autres termes, une fourmi chargée aura une probabilité constante égale à 0.85 ($e^{-0.17}$) d'être suivie d'une autre fourmi, quelle que soit la taille du groupe.

VIII.4.4.2.2 Proportion de fourmis chargées selon la taille du groupe

La proportion de fourmis chargée par rapport à la population totale de fourmis revenant au nid est égale à 0.23 (Nombre de fourmis chargées / Nombre total de fourmis revenant au nid). Cette proportion sera considérée dans la suite des analyses comme la proportion de fourmis chargées théorique attendue.

Nous constatons sur la Figure VIII-11, que cette proportion n'est pas constante en fonction de la taille du groupe (Tableau VIII-3), même si elle reste proche des valeurs attendues. Les fourmis chargées sont sous-représentées dans les groupes de petite taille (<5 fourmis) et légèrement surreprésentées dans les groupes de grande taille (>5 fourmis). Ceci laisse supposer que les fourmis chargées ne sont pas distribuées aléatoirement au sein du flux de fourmis revenant au nid.

Nous constatons que la proportion de fourmis chargées croît avec la taille du groupe selon une loi de puissance 0.23. Nous pouvons supposer que les différences de vitesse observées entre fourmis chargées et non chargées vont favoriser la formation des groupes. Les fourmis non chargées vont être fréquemment ralenties par une fourmi chargée située devant elle. Ces ralentissements vont favoriser la formation des groupes. C'est pourquoi les fourmis chargées seront rarement observées dans des groupes de petite taille par rapport aux groupes de grande taille.

Taille du groupe	Proportion observée de fourmis chargées au sein des groupes	Proportion théorique de fourmis chargées au sein des groupes	P	X ²
1	0.15	0.23	<0.001	14.40
2	0.16	0.23	<0.001	17.65
3	0.19	0.23	0.005	8.00
4	0.20	0.23	0.061	3.51
5	0.20	0.23	0.012	6.38
6	0.28	0.23	0.001	11.75
7	0.27	0.23	0.011	6.40
8	0.22	0.23	0.537	0.38
9	0.27	0.23	0.022	5.27
10	0.27	0.23	0.016	5.83
11	0.25	0.23	0.193	1.69
12	0.26	0.23	0.153	2.05
13	0.23	0.23	0.842	0.04
14	0.26	0.23	0.352	0.86
15	0.27	0.23	0.068	3.33

Tableau VIII-3: Proportions de fourmis chargées au sein des groupes obtenues expérimentalement et proportions de fourmis chargées attendues.

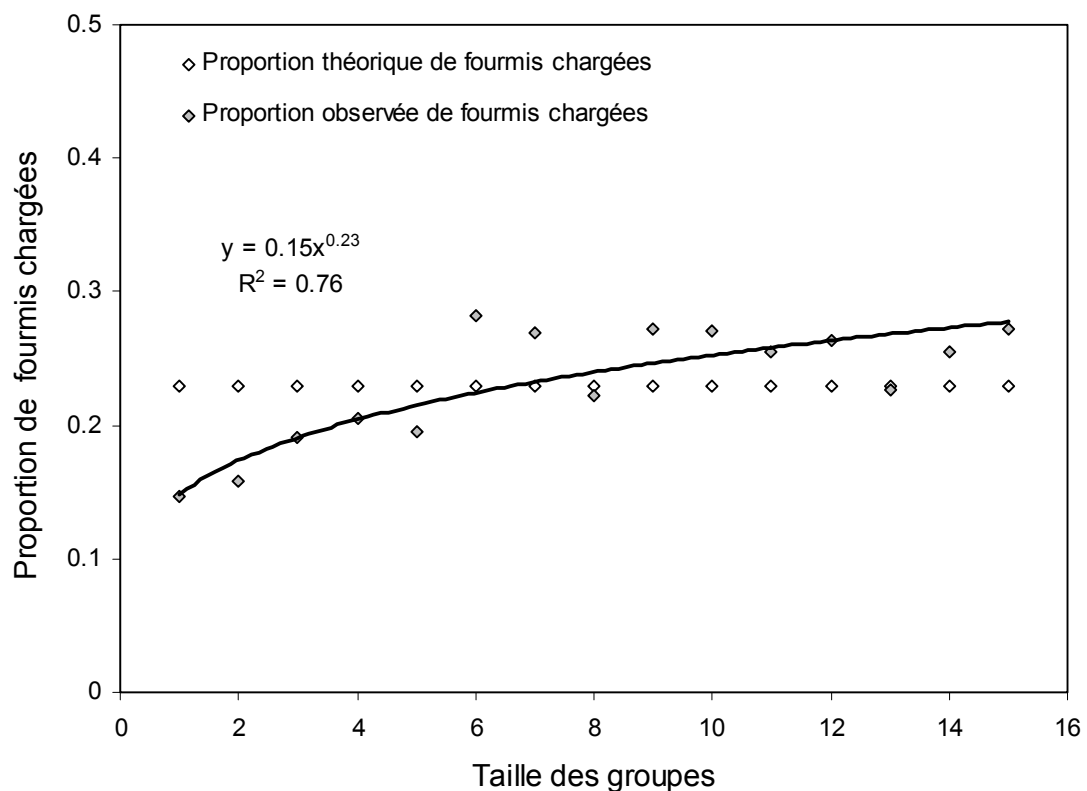


Figure VIII-11 : Proportion de fourmis chargées (N= 2091/9004) au sein des différentes tailles de groupes considérées.

VIII.4.4.2.3 Position des fourmis chargées au sein des groupes

VIII.4.4.2.3.1 Fourmi chargée en première position

NB : La proportion de fourmis chargées au sein des groupes de n individus est égale à p . Nous avons par conséquent $n * p$ fourmis chargées par groupe. En théorie, si les fourmis chargées sont également réparties au sein des groupes, chacune d'elles aura une probabilité égale à $\frac{1}{n}$ d'occuper la première position du groupe. La probabilité d'avoir une fourmi chargée à la première position d'un groupe P sera alors égale à : $P = p * n * \frac{1}{n} = p$.

En théorie, si les fourmis chargées sont distribuées aléatoirement au sein des groupes, la proportion de groupes dans lesquels la fourmi chargée occupe la première position devrait correspondre à la proportion de fourmis chargées présentes dans le groupe.

La proportion de fourmis chargées qui conduisent des groupes de petite taille (1 à 3) n'est significativement différente de la proportion théorique supposant que les fourmis chargées sont distribuées aléatoirement dans le groupe (Tableau VIII-4).

Lorsque la taille du groupe excède trois fourmis nous remarquons que la proportion de groupes où une fourmi chargée occupe la première position est significativement supérieure à la proportion de fourmis chargées au sein des groupes. Les fourmis chargées ne sont donc pas distribuées aléatoirement au sein des groupes. Le résultat suivant confirme l'idée selon laquelle les fourmis chargées ralentiraient les fourmis non chargées qui par conséquent s'accumuleraient derrière celles-ci (Tableau VIII-4).

Nous constatons que la proportion de groupes conduits par une fourmi chargée augmente selon un loi de puissance positive ($F_{1, 13}=158.96$, $P<0.001$, Figure VIII-12). La formation de grands groupes semble donc fortement influencée par la présence de fourmis chargées dans le flux. Les groupes de grande taille ont de plus fortes chances d'être conduits par des fourmis chargées que les groupes de petite taille. Ce résultat appuie l'hypothèse selon laquelle les fourmis chargées seraient à l'origine de la formation des groupes. Or, nous pouvons imaginer que la probabilité pour qu'une fourmi chargée soit dépassée par les fourmis situées derrière elle augmente avec la taille du groupe. Cette hypothèse expliquerait pourquoi la proportion de groupes conduits par une fourmi chargée augmente moins rapidement que la taille du groupe.

Taille du groupe	Proportion observée de fourmis chargées en première position des groupes	Proportion attendue de fourmis chargées au sein des groupes	P	X ²
1	0.15	0.15	1.000	0.00
2	0.18	0.16	0.417	0.66
3	0.25	0.19	0.014	6.08
4	0.32	0.20	<0.001	15.33
5	0.31	0.20	<0.001	14.73
6	0.44	0.28	<0.001	16.30
7	0.40	0.27	0.001	10.46
8	0.38	0.22	<0.001	13.82
9	0.44	0.27	0.003	8.78
10	0.43	0.27	0.002	9.37
11	0.42	0.25	0.005	7.76
12	0.53	0.26	0.001	11.88
13	0.43	0.23	0.028	4.86
14	0.57	0.26	0.001	11.06
15	0.48	0.27	0.019	5.46

Tableau VIII-4 : Proportion de groupes conduits par une fourmi chargée selon la taille du groupe considéré comparé à la proportion de fourmis chargées au sein des groupes.

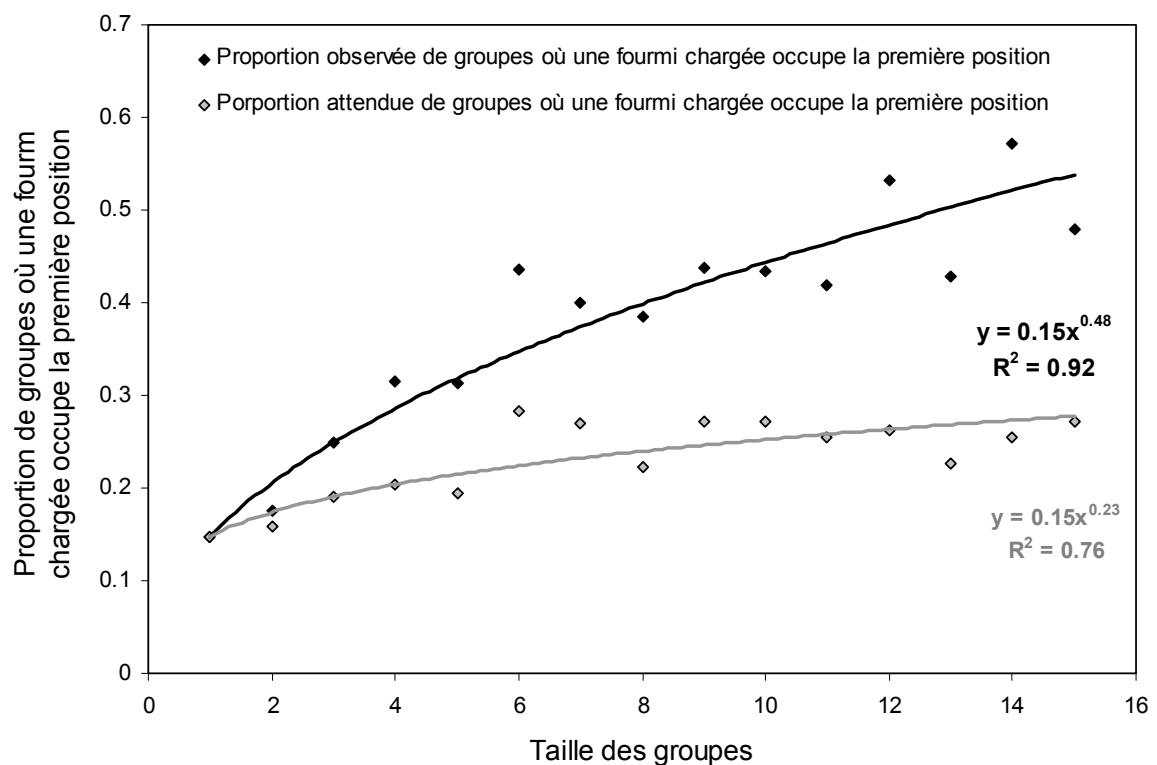


Figure VIII-12 : Proportions attendues et observées de groupes conduits par une fourmi chargée (N=563) en fonction de la taille du groupe considéré.

VIII.4.4.2.3.2 Fourmi chargée en dernière position

Les résultats précédents sont confirmés par l'observation des groupes où la fourmi chargée est en dernière position.

Dans un premier temps nous remarquons que la proportion de groupes se terminant par une fourmi chargée ne varie pas en fonction de la taille des groupes considérés ($\chi^2=7.28$, $P=0.887$, $ddl=13$, Figure VIII-13). Elle oscille autour de 0.1.

Dans un second temps nous pouvons voir que cette proportion est différente de la proportion de fourmis chargées au sein des groupes (Tableau VIII-5, Figure VIII-13).

Nous constatons par conséquent une fois de plus que les fourmis chargées ne sont pas distribuées aléatoirement au sein des groupes.

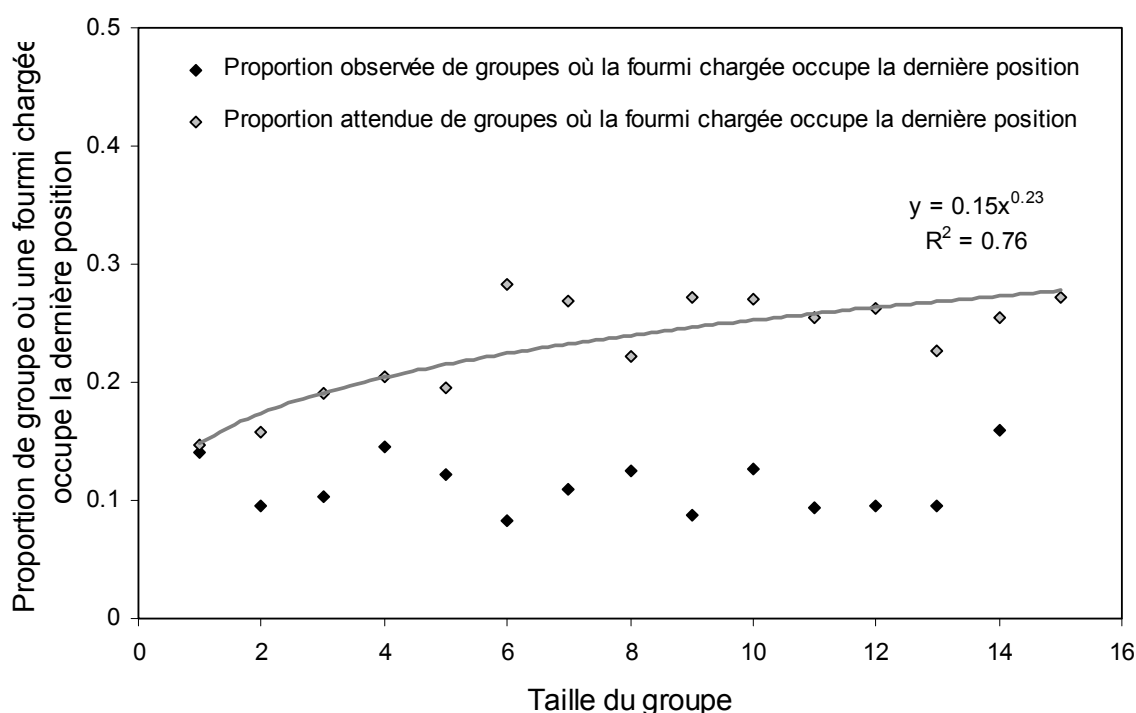


Figure VIII-13 : Proportion de groupes se terminant par une fourmi chargée et proportion théorique de fourmis chargées attendues en dernière position (N=180) en fonction de la taille du groupe considéré.

La position des fourmis chargées au sein des groupes est illustrée sur la Figure VIII-14. Nous notons que les fourmis chargées occupent majoritairement les premières positions du groupe.

Taille du groupe	Proportion observée de fourmis chargées en dernière position des groupes	Proportion de fourmis chargées au sein des groupes	P	X ²
1	0.15	0.15	1.000	0.00
2	0.14	0.16	0.417	0.66
3	0.09	0.19	<0.001	16.06
4	0.10	0.20	<0.001	12.73
5	0.14	0.20	0.100	2.71
6	0.12	0.28	<0.001	17.85
7	0.08	0.27	<0.001	21.05
8	0.11	0.22	0.010	6.67
9	0.12	0.27	0.008	7.03
10	0.09	0.27	0.001	11.83
11	0.12	0.25	0.030	4.70
12	0.09	0.26	0.030	4.73
13	0.09	0.23	0.079	3.08
14	0.09	0.26	0.045	4.03
15	0.16	0.27	0.208	1.58

Tableau VIII-5: Proportion de groupes où une fourmi chargée occupe la dernière position selon la taille du groupe considéré comparée à la proportion de fourmis chargées au sein des groupes.

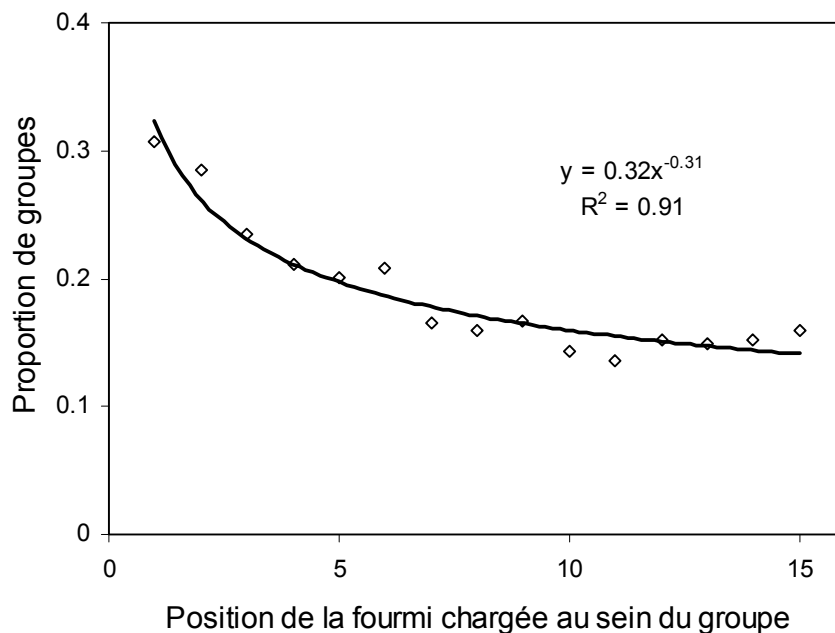


Figure VIII-14 : Position des fourmis chargées au sein des groupes. Chaque proportion est calculée ainsi :

Ex : proportion de groupe où une fourmi chargée est en troisième position = Nombre de chargée en troisième position / nombre de groupe de taille ≥ 3

VIII.4.4.3 Résumé

- Les groupes conduits par une fourmi chargée sont de plus grande taille.
- Les fourmis chargées ne sont pas aléatoirement distribuées au sein des groupes.
- Les fourmis chargées sont surreprésentées dans les groupes de grande taille.
- Les fourmis chargées occupent majoritairement les premières places du groupe.
- Les fourmis chargées sont sous-représentées dans les dernières positions.

VIII.5 DISCUSSION

VIII.5.1 Temps de parcours

L'analyse du polymorphisme confirme les données obtenues dans le chapitre 6. Nous avons constaté que les minimales sont sous-représentées dans la population de fourrageuses. Les médians dominent comme cela a déjà été montré chez de nombreuses espèces de fourmis découpeuses de feuilles (Stradling 1978, Fowler et Robinson 1979, Wilson 1980 etc.).

La vitesse de déplacement dépend de la taille de l'individu : les individus de petite taille se déplacent plus lentement que les individus de grande taille. Ce résultat confirme les résultats obtenus par certains auteurs (Rudolph et Loudon 1986 *Atta cephalotes*, Shutler et Mullie 1991 *Atta colombica*).

Le temps de parcours des fourmis qui reviennent au nid non chargées est influencé par la progression des fourmis chargées sur le pont. La différence dans les vitesses de déplacement observées entre les deux directions de trajet n'est que le simple résultat du ralentissement provoqué par les fourmis chargées sur leurs congénères non chargées. Nous n'avons pas observé comme Miura et Matsumoto (1998a, 1998b) chez les termites de différence de vitesse intrinsèque entre les fourmis se dirigeant vers la source et les fourmis qui en reviennent.

Les fourmis chargées se déplacent plus lentement que les fourmis non chargées, comme cela a été démontré par de nombreux auteurs (*A. colombica*, Lighton et col. 1987, *Pogonomyrmex rugosus* Lighton 1993, *Camponotus herculeanus* Nielsen et col. 1982, *Dorymyrmex goetschi* Torres-Contreras et Vasquez 2004) et la vitesse de déplacement dépend du poids de la charge (chapitre VI.5 p282). Dans le chapitre VII p 293 nous n'avons pas tenu compte de la dichotomie entre les fourmis qui suivent une fourmi chargée et les fourmis se déplaçant librement sur le « pont ». Or, en ne considérant qu'une seule catégorie il est possible que les différences dans les temps de parcours entre fourmis chargées et fourmis non chargées aient pu être masquées.

Néanmoins nous avons montré au cours du chapitre VII p 293 que le temps de parcours dépendait principalement du nombre de rencontres avec contact. La probabilité de contact est plus importante pour des fourmis chargées que pour des fourmis non chargées. Les ralentissements provoqués par les rencontres avec contact se répercutent sur l'ensemble du

trafic étant donné que les fourmis non chargées ne dépassent que très rarement les fourmis chargées. De plus, nous avons vu que lorsqu'une fourmi qui se dirige vers la source de nourriture contacte une fourmi chargée, elle se place sur le bord et cède le passage à la fois à la fourmi contactée mais aussi aux fourmis qui la suivent. Ce comportement permet aux fourmis qui sont situées derrière la fourmi chargée d'éviter un certain nombre de rencontres avec contact. Ceci explique sans aucun doute les différences observées entre les probabilités de contact estimées pour les fourmis chargées et les fourmis non chargées (chapitre VII p 293). Cet effet est amplifié par le fait que les fourmis chargées occupent fréquemment la première position au sein des groupes.

VIII.5.2 Formation de groupe

Les fourmis chargées ont priorité sur le flux des fourmis se dirigeant vers la source. Ceci a déjà été démontré pour les fourmis légionnaires par Couzin et Franks (2003). Zollikofer (1994) a montré que les fourmis chargées sont moins mobiles car le transport d'un fragment va modifier leur comportement locomoteur. Lorsque la fourmi transporte une charge la position des membres est modifiée, ce qui lui permet de conserver une certaine stabilité. Cette modification du comportement locomoteur, si elle permet de conserver une certaine vitesse de déplacement, limite la mobilité des individus. Nous pouvons donc supposer que les règles de priorité dont bénéficient les fourmis chargées ne soient que le résultat de la réduction de mobilité engendrée par le transport d'une charge. Cette hypothèse est aussi invoquée chez les fourmis légionnaires pour expliquer la position centrale des fourmis chargées au sein des pistes (Couzin et Franks 2003). Ces auteurs invoquent l'hypothèse d'un manque de manœuvrabilité de la part de la fourmi transportant une proie. Une fourmi non chargée qui contacte une fourmi chargée la contournera par conséquent plus aisément que l'inverse. Nous avons vu en outre que les fourmis chargées se déplaçaient moins vite que les fourmis non chargées. Nous pouvons donc imaginer que le contournement sera effectué plus rapidement par une fourmi non chargée. Une fourmi transportant un fragment pourrait être déséquilibrée par le poids du fragment si elle s'aventurait sur les bords du pont.

La priorité donnée aux fourmis chargées s'exprime aussi lorsque l'on considère les fourmis qui la suivent. Nous avons en effet remarqué que celles-ci avaient une probabilité faible de doubler une fourmi chargée d'un fragment. C'est pourquoi les fourmis chargées occupent les

premières positions des groupes. Les fourmis qui la suivent sont alors contraintes d'ajuster leur vitesse à celle de la fourmi chargée. Cet ajustement participe certainement à la formation des groupes. Ce résultat est proche de celui observé par de nombreux auteurs étudiant le trafic autoroutier lorsque deux voies sont offertes aux véhicules (Helbing et Huberman 1998, Nagatani 2000, Revue par Helbing 2001). Ces auteurs montrent que la variation de vitesse entre les véhicules stabilise l'écoulement du flux et permet d'éviter les embouteillages pour certaine valeur de densité. Les véhicules les plus lents génèrent des clusters en imposant aux véhicules situés derrière eux de ralentir. La formation de ces clusters va permettre de diluer les ralentissements sur toute la voie de l'autoroute. Les véhicules vont donc tous rouler à une vitesse comparable, formant des groupes compacts qui vont limiter les changements de voie qui sont source de perturbations (Kerner et Konhäuser 1993, Hossain et MacDonald 1998, Wright 1998, Nagatani 2000, revue par Chowdhury et col. 2000).

Le fait que l'on retrouve encore des fourmis chargées au niveau des dernières positions des groupes pourrait s'expliquer par la fusion de deux groupes menés par des fourmis chargées. En effet, la variabilité des vitesses de déplacement résultant du poids de la charge et de la taille de l'individu permettra à deux groupes évoluant à des vitesses différentes de se rassembler après avoir parcouru une certaine distance.

L'ajustement des vitesses va générer des groupes relativement compacts (observation personnelle). Ceci pourrait expliquer pourquoi lorsqu'une fourmi qui se dirige vers la source contacte une fourmi chargée et bascule sur le bord, elle tarde à remonter sur la partie plane du pont. En effet, le fait que le groupe soit fortement compacté peut l'empêcher de s'insinuer entre deux fourmis et la contraindre à attendre que le passage se libère pour enfin remonter.

La priorité du flux retour n'est cependant valable que pour les fourmis chargées. Nous avons vu en effet que, excepté les minimas, la majorité des fourmis qui reviennent au nid non chargées cèdent le passage aux fourmis se dirigeant vers la source. De plus, nous avons noté que la probabilité de remonter sur le pont après une rencontre avec contact pour les fourmis qui reviennent à la source non chargée est plus faible que pour les fourmis se dirigeant vers la source de nourriture. L'état motivationnel pourrait expliquer ces règles de priorité. Nous pouvons supposer que les fourmis se dirigeant vers la source sont plus motivées que les fourmis revenant au nid non chargées et qu'elles sont par conséquent moins enclines à céder le passage. L'état motivationnel des fourmis non chargées pourrait s'avérer relativement réduit étant donné qu'elles ne transportent pas de nourriture.

VIII.5.3 Conséquences de l'organisation temporelle sur le nombre de fragments ramenés

Nous avons vu au cours du chapitre VII p 293 que les fourmis ramènent deux fois plus de fragments lorsque le pont est étroit. Dans le but d'expliquer cette différence nous avons invoqué l'hypothèse du transfert d'information (Burd et Aranwela 2003) et d'un système de seuil de réponse variable au sein de la population de fourrageuses.

Nous pouvons à partir des résultats obtenus dans ce chapitre avancer une nouvelle hypothèse basée sur l'organisation en groupes des flux. En effet nous pouvons affirmer que les fourmis arrivent en groupe au niveau de la source et nous pouvons dès lors suggérer qu'elles ont de fortes chances de se suivre et de graver le même arbre. Or, Roces et col. (1993 *Atta cephalotes*) ont démontré que les fourmis émettent des stridulations lorsqu'elles découpent et lorsqu'elles quittent la feuille découpée. Lorsque ce comportement est effectué sur la feuille il attire les congénères (Roces 1993 *Atta cephalotes*) et joue le rôle d'un feed-back positif au même titre que la piste. Ce comportement a aussi été observé chez d'autres espèces de myrmicine (*Messor minor* et *Messor wasmanni* : Grasso et col. 1999 ; *Messor capitatus* : Baroni-Urbani et col. 1988 ; *Messor rufitarsis* : Hahn et Maschwitz 1985). Ces espèces émettent des stridulations immédiatement après avoir découvert une source de nourriture. Hölldobler (1995) suggère que la stridulation agirait comme une amplification ou un recrutement local qui modulerait la réponse des congénères à la piste et faciliterait le recrutement jusqu'à la source de nourriture. Tautz et col. (1995) ont également démontré que la stridulation améliore le découpage. De plus, le fait qu'une feuille ait déjà été découpée par une fourmi va augmenter sa probabilité d'être découpée à nouveau (Barrer et Cherrett 1972 *Atta cephalotes*) Cet effet constitue également un feedback positif au même titre que le comportement de stridulation. Il provoque une distribution non aléatoire des fourmis au niveau de la source de nourriture. Barrer et Cherrett (1972) observent par exemple une focalisation des fourmis sur 4 ou 5 feuilles lorsqu'ils offrent 15 feuilles à découper.

Au cours de nos expériences nous n'avons pas quantifié ces comportements néanmoins nous avons observé que les fourmis avaient tendance à focaliser leur activité de fourragement sur la moitié des arbres disponibles au niveau de l'aire de récolte. En d'autres termes, les fourmis ne semblaient pas se distribuer aléatoirement sur les différents arbres artificiels présents au niveau de l'aire de fourragement.

La stridulation et le découpage constituent deux phénomènes de rétroactions positives qui, amplifiés par l'arrivée en groupe des fourmis, pourraient rendre compte de la quantité de nourriture ramenée au nid. Toutefois les données fournies par la littérature et les nôtres ne nous permettent pas d'éliminer l'hypothèse du transfert d'information au profit d'une hypothèse basée sur des phénomènes de rétroactions positives au niveau de la source amplifié par l'organisation temporelle du flux.

Nous pouvons conclure de cette étude que les fourmis chargées semblent être à elles seules responsables de l'organisation temporelle des flux. Leur distribution quasi aléatoire dans le flux permet de générer des clusters qui, par la mise en place de règles de priorité, se croisent aisément sur le pont.

Les règles de priorité accompagnées de l'ajustement coopératif de la vitesse de déplacement permettent chez les fourmis de maintenir le transport de nourriture et semble donc une réponse efficace aux contraintes imposées au trafic.

ORGANISATION SPATIOTEMPORELLE DU TRAFIC SUR UN CHEMIN LARGE CHEZ LA FOURMI *ATTA COLOMBICA*

*« Tenex-vous prudemment entre les deux extrêmes; Marchez au milieu
: c'est le plus sûr des systèmes. »*

Ovide

IX ORGANISATION SPATIOTEMPORELLE DU TRAFIC SUR UN CHEMIN LARGE

RÉSUMÉ

Dans ce chapitre nous avons étudié l'organisation spatiale et temporelle du trafic sur un pont large chez la fourmi *Atta colombica*.

A la différence des ponts étroits nous n'avons pu déceler d'organisation temporelle des flux : les fourmis ne semblent pas former de groupes lorsque le pont est large. Les fourmis chargées apparaissent distribuées aléatoirement au sein du flux de fourmis revenant au nid.

Une analyse de la position de chaque individu sur le pont selon sa taille, sa direction de trajet, et sa catégorie (chargé ou non chargé) nous a permis de mettre en évidence une certaine organisation spatiale. La majorité des individus qui vont à la source se déplacent au centre et, à l'inverse, les individus qui reviennent au nid sont fréquemment rencontrés sur les bords de la piste. Les fourmis chargées ainsi que les fourmis de petites tailles se trouvent, dans leur quasi-totalité, au centre de la piste.

Cette organisation spatiale est fortement liée aux règles de priorité que nous avons identifiées et qui sont identiques à celles que nous avons mises en évidence dans le chapitre précédent. Les individus de petite taille ont priorité sur les individus de grande taille. Les fourmis qui rentrent au nid cèdent la priorité à celles qui se dirigent vers la source. Enfin, les individus chargés sont prioritaires par rapport à l'ensemble de la population.

Il semble que les individus qui ont priorité sur leurs congénères demeurent au centre de la piste. A l'opposé, les individus qui cèdent le passage sont amenés, suite aux multiples contournements, à rejoindre les bords de la piste.

Cette organisation favorise le transfert d'information entre les fourmis qui se dirigent vers la source et celles qui en reviennent chargées. Elle permet également de limiter les encombrements.

IX.1 INTRODUCTION

Les pistes permanentes établies par les fourmis du genre *Atta* peuvent permettre à des milliers d'individus de participer au fourragement (Fowler et col. 1986). La coordination du trafic sur les pistes va jouer un rôle essentiel dans la quantité de nourriture ramenée au nid (Howard 2001, Burd et col. 2002). Burd et col. (2002) ont montré qu'il n'y a pas d'organisation spatiale du trafic chez les *Atta*. Ils ne retrouvent pas, de la même façon que chez les termites (Miura et Matsumoto 1998a, 1998b), les fourmis légionnaires (*Eciton burchelli* Franks 1985, Couzin et Franks 2003, *Dorylus* Gotwald 1995) et les piétons (Helbing 1992, Helbing et col. 2001, Helbing sous presse), la formation de file d'individus se déplaçant dans la même direction. Ils expliquent cette absence d'organisation en suggérant que les rencontres permettraient le transfert d'information. Chez *Pheidologeton diversus* (Moffett 1987) par exemple, les fourmis se servent des collisions avec les fourmis chargées de nourriture comme indice pour déterminer la direction du nid.

Burd et Aranwela (2003) ont considéré l'organisation du trafic uniquement en terme de direction de déplacement, c'est-à-dire qu'ils ont étudié la ségrégation des flux aller et retour sur les pistes. Il est tout à fait possible cependant que d'autres types d'organisations spatiales existent que celle consistant à former des files de fourmis. Dans ce chapitre nous avons réalisé une analyse de la structuration spatiale en prenant en compte non seulement la direction de déplacement mais aussi la taille de l'individu et le transport d'une charge. En effet, les fourmis coupeuses feuilles sont hautement polymorphes et leur vitesse de déplacement varie en fonction des rencontres avec leurs congénères (Shepherd 1982, Burd et Aranwela 2003), de leur taille (Rudolph et Loudon 1986, Shutler et Mullie 1991) et du transport d'une charge (chapitre VI.5 p282). La vitesse diminue avec le nombre de rencontres et le transport d'une charge et elle augmente avec la taille de l'individu. Burd et col. (2002) suggèrent que la variabilité dans les vitesses de déplacement pourrait expliquer en partie l'absence de file d'individus se déplaçant dans la même direction sur les pistes d'*Atta*. En effet, chez les fourmis légionnaires où on observe une telle structuration spatiale, les fourmis progressent toutes à la même vitesse (Franks 1985). Or, les fourmis légionnaires, au même titre que les *Atta*, présentent un polymorphisme très important et on devrait donc s'attendre à avoir des différences de vitesse au sein de la population de fourrageuses. Burd et col. (2002) suggèrent que cette absence de variabilité résulte d'un ajustement coopératif de la vitesse au sein de la population. Les individus

progresseraient par conséquent tous à la même vitesse, formant ainsi une colonne compacte. Dans le cas du trafic automobile Helbing et Huberman (1998) ont montré que lorsque les conducteurs de voitures ajustent leur vitesse de déplacement à celle des véhicules les plus lents, la densité locale de voitures augmente (les voitures vont se rassembler derrière la voiture qui roule à la vitesse la plus faible). Pour une certaine valeur seuil de densité, le changement de voie devient négligeable et ainsi l'organisation du trafic demeure stable et les embouteillages limités. Nous avons observé un tel ajustement sur des ponts étroits (VIII p333). Cependant on peut se demander si cela reste vrai lorsqu'on augmente la largeur du pont et donc qu'on facilite les manœuvres de dépassement.

Burd et Aranwela (2003) ont observé chez *Atta cephalotes* que les fourmis chargées sont prioritaires lors de leurs déplacements. Dans le chapitre précédent nous avons pu mettre en évidence ces règles de priorité chez *Atta colombica* et démontrer leur rôle dans l'organisation temporelle des déplacements. Nous analyserons par conséquent ici l'issue des rencontres inter-fourmis selon la direction de trajet, la taille, et le transport d'une charge, dans le but de déterminer l'influence des rencontres sur l'organisation spatiale des déplacements.

L'organisation spatiale des flux n'exclut aucunement qu'elle soit associée à une organisation temporelle. En effet, nous avons vu dans le du chapitre précédent que les flux pouvaient se structurer temporellement lorsque la largeur du chemin offert ne permet aucune organisation spatiale. Nous étudierons ici si cette organisation temporelle n'apparaît que sur des chemins étroits ou bien si elle s'observe aussi sur des chemins larges.

IX.2 OBJECTIFS ET PLAN

Au cours de ce chapitre nous allons de tenter de déterminer l'organisation spatiale du trafic sur un pont large.

Dans un premier temps nous observerons si les flux sont organisés temporellement.

Dans un deuxième temps, nous identifierons la position spatiale des individus selon leur taille, leur direction de trajet, et le fait qu'ils transportent ou non un fragment. Nous tenterons ainsi de mettre en évidence une organisation spatiale du flux.

Dans un troisième temps, nous mesurerons les paramètres comportementaux individuels tel que le temps de parcours et les règles de priorité en relation avec le polymorphisme et le polyéthisme (fourmis chargées et non chargées). Nous tenterons ainsi d'identifier les comportements individuels responsables de l'organisation spatiale du trafic

Nous discuterons enfin de l'influence de cette organisation sur la quantité de nourriture ramenée au nid.

IX.3 MESURES

Toutes les analyses qui vont suivre ont été réalisées pour les ponts large de 50mm sur les expériences analysés au cours des chapitres VIIp293.

IX.3.1 Organisation temporelle

Les mesures ont été effectuées sur cinq expériences dont les flux sont comparables. Nous avons noté pour chaque expérience la direction de trajet et la catégorie (chargée ou non chargée) de chaque fourmi sur une ligne située au milieu du pont à 150 cm du nid et de la source. Nos relevées débutent à partir du premier retour d'une fourmi transportant un fragment et se prolongent pendant une heure. Les séquences ont donc une durée fixe d'une heure.

Des tests de séquence nous ont permis de déterminer si les séquences de fourmis relevées sont aléatoires ou organisées. (Voir chap. Vp217 pour le détail concernant le test de séquence) lorsque l'on considère le sens de déplacement (Aller= +1 vs. Retour (fourmis chargée et fourmis non chargée) = -1).

Nous comparerons la distribution expérimentale des tailles de groupes obtenus avec la distribution théorique calculée pour des probabilités $p=0.5$ d'apparition d'une fourmi selon son sens de déplacement (voir chapitre VIII.4.1 p340).

IX.3.2 Polymorphisme

Nous avons analysé 120 photos à raison d'une image toutes les 15 secondes quinze minutes après le retour de la première fourmi chargée. Nous avons déterminé la direction de trajet et la caste des fourmis présentes sur chaque photo. Nous avons également identifié les fourmis chargées.

IX.3.3 Temps de parcours

Nous avons mesuré le temps de parcours de 50 fourmis sur 10cm de distance pour chaque classe de taille et chaque direction de trajet. Nous avons également relevé les temps de parcours de 50 fourmis chargées.

IX.3.4 Organisation spatiale

L'analyse de l'organisation spatiale du trafic a été réalisée sur une expérience caractérisée par un flux proche du flux moyen calculé sur les douze répétitions de l'expérience.

Nous avons déterminé sur le pont deux zones périphériques (zone périphérique droite et zone périphérique gauche) et une zone centrale (Figure IX-1).

L'analyse de 120 photos (1 photo/15secondes) nous a permis de déterminer la caste et la direction de trajet des fourmis présentes dans chaque zone.

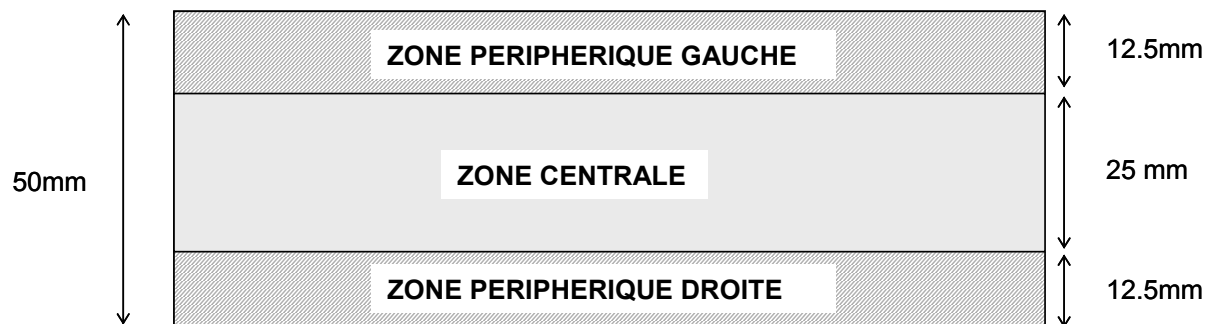


Figure IX-1 : Illustration des zones choisies pour l'étude de l'organisation spatiale du trafic.

IX.3.5 Interactions.

Nous avons analysés 50 interactions pour chaque combinaison d'interaction possible selon les castes d'appartenance de chaque fourmi et leur direction de trajet. Nous obtenons 20 combinaisons possibles (4 catégories de fourmis à l'aller, 4 catégories de fourmis au retour plus les fourmis chargées).

Ex : minime vs minime, minime vs submedia, minime vs media, minime vs maxima, minime vs fourmi chargée, etc.

Suite à chaque interaction, nous avons noté la fourmi qui faisait un écart par rapport à son trajet d'origine et la fourmi qui continuait en ligne droite

IX.4 RESULTATS

IX.4.1 Organisation temporelle

IX.4.1.1 Distribution des tailles de groupes

Les fourmis chargées et non chargées qui reviennent au nid sont regroupées car elles forment ensemble le flux retour. Nous avons donc la variable dichotomique suivante : 1= aller et -1= retour.

L'étude des séquences obtenues pour l'expérience analysée nous permet de conclure qu'il n'existe pas d'alternance entre des groupes de fourmis se dirigeant vers la source de nourriture et des groupes de fourmis revenant au nid ($Z=-1.42$, $P=0.071$). Les groupes de fourmis se déplaçant dans la même direction ne sont donc pas « désynchronisés ».

Nous constatons que la distribution des tailles de groupes obtenue expérimentalement (Test de Kolmogorov-Smirnov : $Z=0.567$, $P=0.901$ Figure IX-2) ne diffère pas significativement de la distribution théorique. La distribution décrit une loi exponentielle négative ($F_{1,13}=398.05$, $P<0.001$, $R^2=0.97$, $a=-0.59$) ce qui signifie que la probabilité pour une fourmi d'être suivie par une congénère est constante, quelle que soit la taille du groupe déjà formé. Cette probabilité ($e^{-0.59}=0.55$) n'est pas significativement différente de celle obtenue à partir de la distribution théorique (0.5).

La taille moyenne d'un groupe est égale à 2.13 ± 0.03 . La taille des groupes varie de 1 à 14 fourmis.

Il n'y a donc aucune organisation temporelle décelable. Comme nous l'avons vu dans le chapitre Vp217, ce résultat n'exclut pas une organisation en groupe, cela nous renseigne principalement sur le degré de désynchronisation des flux aller et retour.

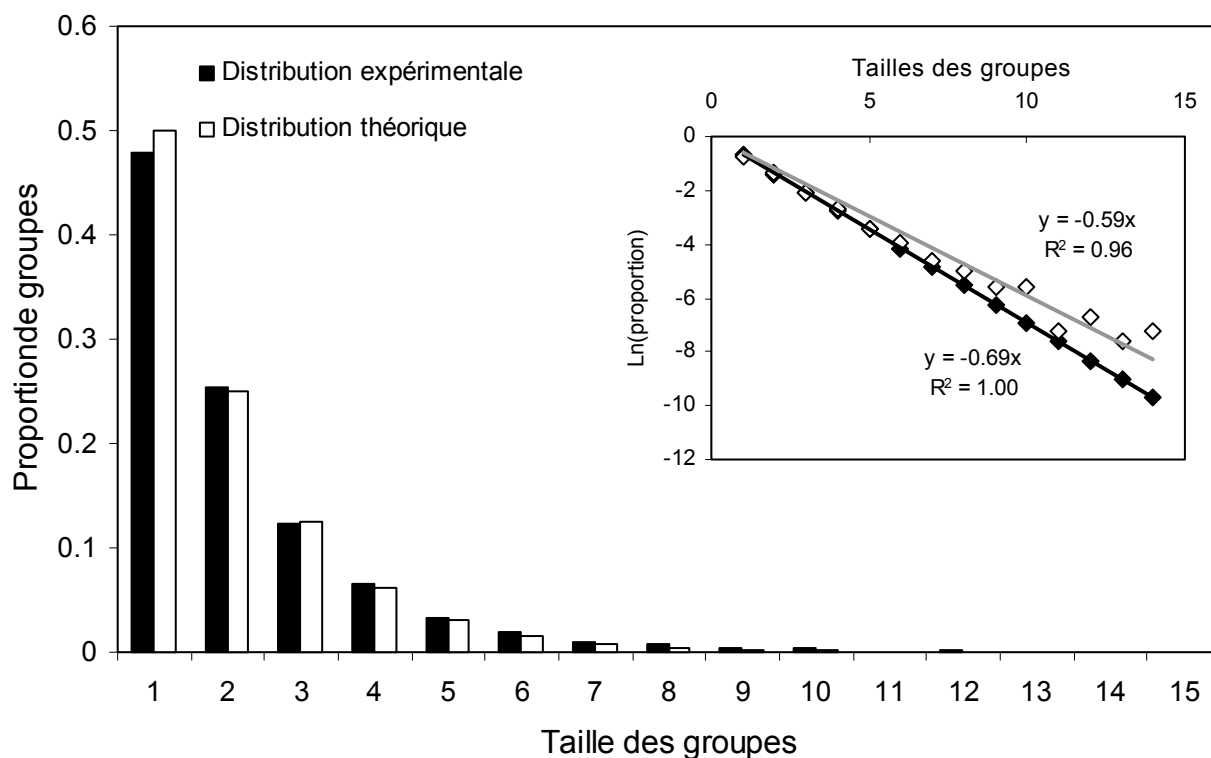


Figure IX-2: Distribution des tailles de groupes établie à partir de la séquence obtenue par l'analyse d'une expérience avec un pont de largeur 50mm et la distribution obtenue à partir d'une séquence aléatoire (N=4128).

IX.4.1.2 Groupes et fourmis chargées

IX.4.1.2.1 Taille des groupes

Nous remarquons que les distributions de taille des groupes ne diffèrent pas significativement entre les groupes conduits par des fourmis chargées ou les groupes menés par des fourmis non chargées (Test de Kolmogorov-Smirnov : $Z=1.278$, $P=0.076$, Figure IX-3). La taille des groupes conduits par des fourmis non chargées ($2.24 \pm e.s.0.04$) ne diffère pas significativement de la taille des groupes menés par des fourmis chargées ($2.32 \pm e.s.0.17$) (test de Mann et Whitney : $P=0.280$). Pour les groupes conduits par les fourmis chargées la tendance est néanmoins à des groupes plus grands.

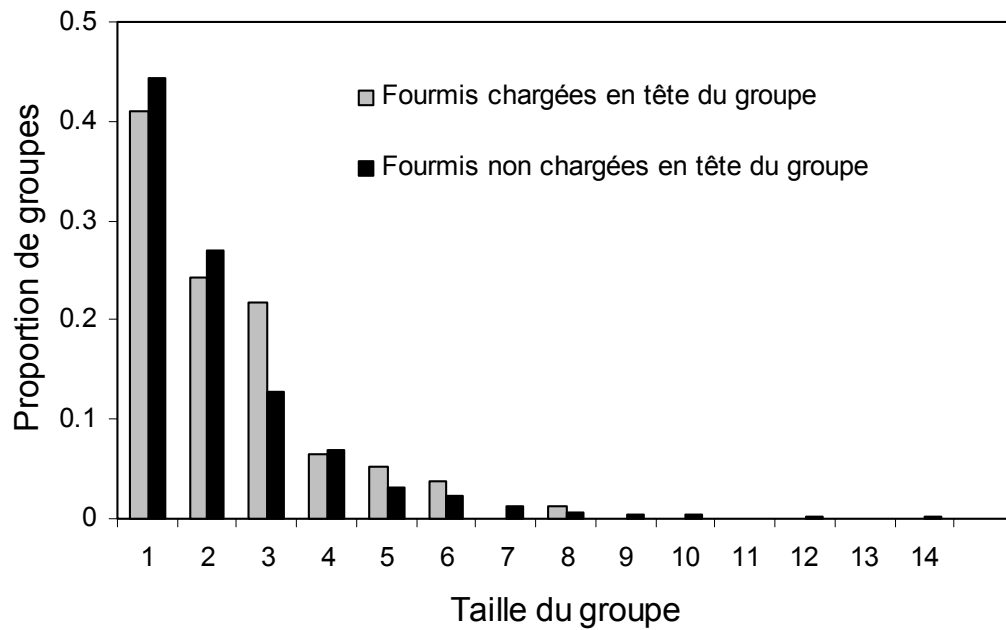


Figure IX-3 : Distribution de la taille des groupes se dirigeant vers le nid selon que les groupes sont menés par des fourmis chargées (N=78) ou non chargées (N=1986).

IX.4.1.2.2 Proportion de fourmis chargées au sein des groupes

Taille du groupe	Proportion observée de fourmis chargées au sein des groupes	Proportion théorique de fourmis chargées au sein des groupes	P	X ²
1	0.04	0.04	0.358	0.85
2	0.03	0.04	0.111	2.54
3	0.05	0.04	0.237	1.40
4	0.04	0.04	0.539	0.38
5	0.06	0.04	0.135	2.23
6	0.06	0.04	0.077	3.13
7	0.05	0.04	0.515	0.42
8	0.02	0.04	0.280	1.17
9	0.02	0.04	0.389	0.74
10	0.03	0.04	0.610	0.26

Tableau IX-1: Proportion de fourmis chargées au sein des groupes obtenue expérimentalement et proportion de fourmis chargées attendue.

A l'opposé de ce que nous avons obtenu pour les ponts de largeur 5 mm, nous remarquons ici que la proportion de fourmis chargées au sein des groupes est constante quelle que soit la taille du groupe considéré. La proportion observée n'est pas significativement différente de la proportion théorique obtenue à partir du nombre total de fourmis chargées prenant part au flux retour (Tableau IX-1, Figure IX-4).

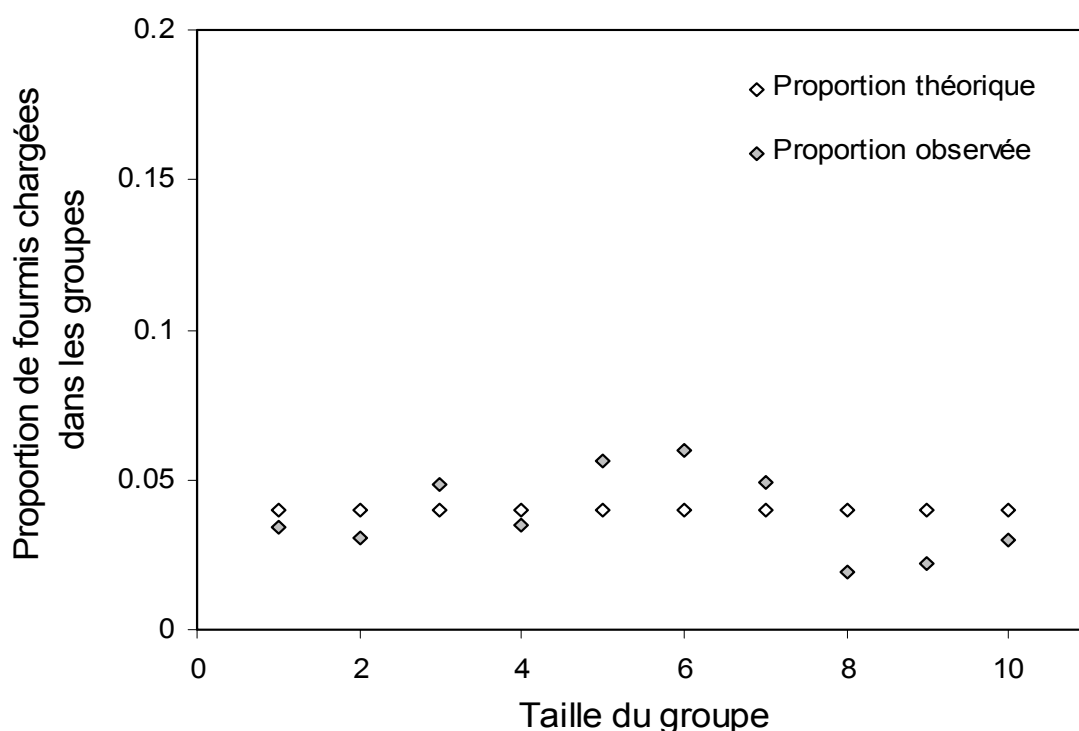


Figure IX-4 : Proportion de fourmis chargées (N= 182/4519) au sein des différentes tailles de groupes considérées.

IX.4.1.2.3 Fourmis chargées en première position

NB : La proportion de fourmis chargées au sein des groupes de n individus est égale à p . Nous avons par conséquent $n * p$ fourmis chargées par groupe. En théorie, si les fourmis chargées sont également réparties au sein des groupes, chacune d'elles aura une probabilité égale à $\frac{1}{n}$ d'occuper la première position du groupe. La probabilité d'avoir une fourmi chargée à la première position d'un groupe P sera alors égale à :

$$P = p * n * \frac{1}{n} = p .$$

En théorie, si les fourmis chargées sont distribuées aléatoirement au sein des groupes, la proportion de groupes où la fourmi chargée occupe la première position devrait correspondre à la proportion de fourmis chargées présentes dans le groupe.

Nous constatons que les fourmis chargées n'occupent pas la première place de façon privilégiée (Figure 5, Tableau IX-2), puisque la proportion de fourmis en première position correspond à la proportion de fourmis chargées observée au sein de notre échantillon de fourmis revenant au nid (0.04). Les fourmis chargées se déplaçant sur le pont de largeur 50mm ne génèrent donc pas la formation de groupes, comme nous avons pu l'observer sur un pont de largeur 5mm.

Taille du groupe	Proportion de fourmis chargées placée en première position du groupe	Proportion théorique de fourmis chargées au sein des groupes	P	X ²
1	0.04	0.04	0.358	0.85
2	0.03	0.04	0.363	0.83
3	0.06	0.04	0.106	2.61
4	0.04	0.04	0.759	0.09
5	0.06	0.04	0.428	0.63
6	0.06	0.04	0.470	0.52
7	0.04	0.04	0.968	0.00
8	0.08	0.04	0.497	0.46
9	0.00	0.04	0.519	0.42
10	0.00	0.04	0.519	0.42

Tableau IX-2: Proportion de fourmis chargées placée en première position du groupe selon la taille du groupe considéré, comparé à la proportion de fourmis chargées au sein des groupes. Nous avons fait les comparaisons avec les proportions théoriques utilisées précédemment puisqu'elles ne sont pas significativement différentes des proportions expérimentales de fourmis chargées au sein des groupes (Tableau IX-1).

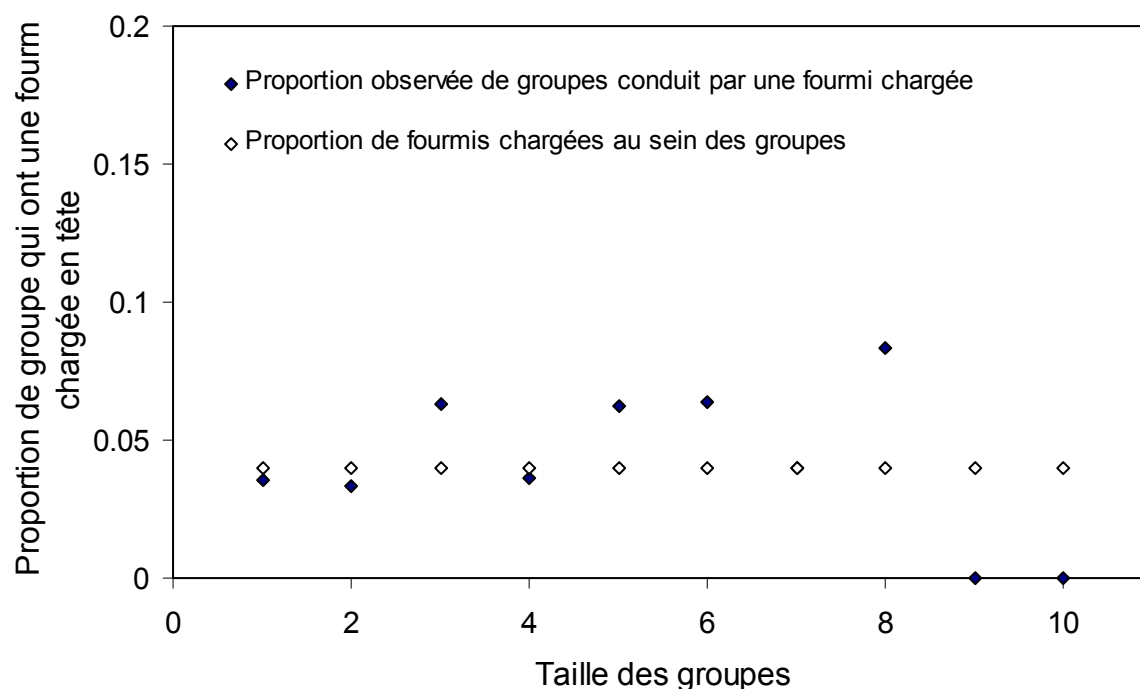


Figure IX-5 : Proportion de groupes conduits par une fourmi chargée et proportion théorique de fourmis chargées dans le groupe en fonction de la taille du groupe considéré.

IX.4.1.3 Résumé

- Il n'y a pas d'alternance de groupe aller et retour sur un pont large.
- Les groupes observés sont de taille équivalente, qu'ils soient conduits par une fourmi chargée ou non chargée.
- Les fourmis chargées sont distribuées aléatoirement au sein des groupes.
- La première position au sein des groupes n'est pas préférentiellement occupée par les fourmis chargées.

IX.4.2 Polymorphisme et temps de parcours

IX.4.2.1 Polymorphisme

La proportion de fourmis appartenant à chaque classe de taille est identique dans les deux sens si nous ne considérons que les fourmis non chargées ($\chi^2=2.51$, $ddl=3$, $P=0.64$). La moitié des fourmis présentes sur la piste appartiennent à la classe des media. Nous constatons que les

maxima sont moins représentées sur la piste sur un pont large que sur un pont de largeur 5mm (12% vs. 20%, $\chi^2=45.28$, ddl=1, $P<0.001$) (Chapitre VIII p333). A l'inverse, les minimas sont beaucoup plus représentées sur un pont large que sur un pont étroit (11% vs 4%, $\chi^2=53.79$, ddl=1, $P<0.001$).

Les fourmis chargées sont en grande partie des media et des maxima. Les submedia découpent et transportent peu de fragments (Figure IX-6). Les minimas ne participent pas au transport des fragments (Figure IX-6). Le transport est principalement assuré par les maxima et les media (Figure IX-6). Le distribution des tailles n'est pas significativement différente de celle observée sur un pont de largeur 5mm ($\chi^2=1.67$, ddl=2, $P=0.643$). Ceci confirme les résultats obtenus au chapitre 6 avec la mesure de la largeur de la tête.

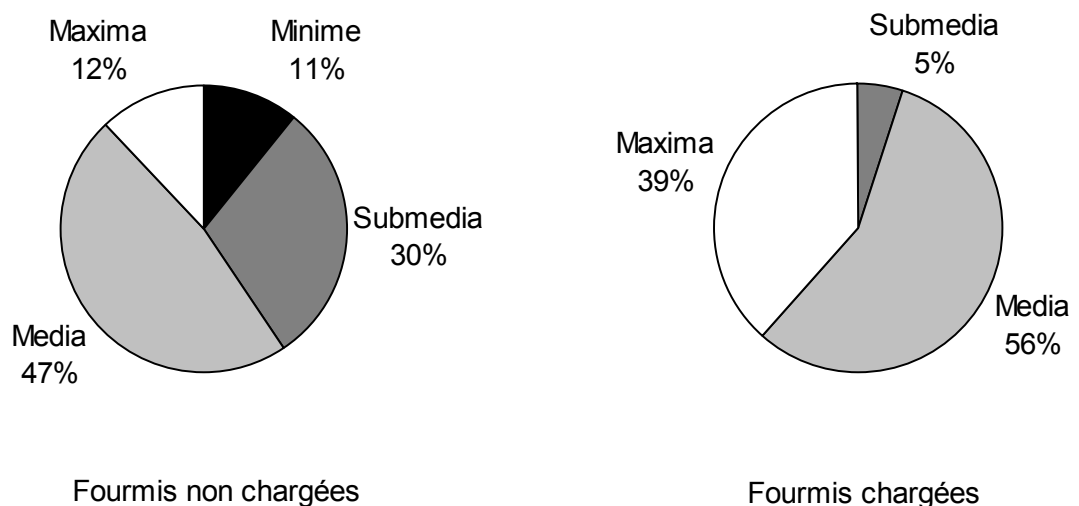


Figure IX-6: Diagramme sectoriel exprimant la contribution de chaque caste à la population de fourmis non chargées (N=2126) et chargées (N=44).

IX.4.2.2 Temps de parcours

Les temps de parcours ne varient pas en fonction de la direction de trajet considérée (Figure IX-7, Anova à deux facteurs, effet direction de trajet : $F_{1,449}=0.119$, $P=0.730$). La taille de la fourmi à l'inverse a un effet significatif sur le temps de parcours ($F_{4,459}=19.24$, $P<0.001$). Les minimas se déplacent plus lentement que les autres castes (Test Post Hoc T3 de Dunnett : minimas vs. submedia : $P<0.001$, minime vs. media : $P<0.001$, minime vs. maxima : $P<0.001$).

Le transport d'une charge n'affecte pas significativement le temps de parcours (fourmis chargées vs. submédia : $P=0.999$, fourmis chargées vs. média : $P=0.983$ et fourmis chargées vs. maxima : 0.752). Les fourmis chargées ne ralentissent donc pas les fourmis non transporteuses comme nous l'avions vu sur le pont de largeur 5mm.

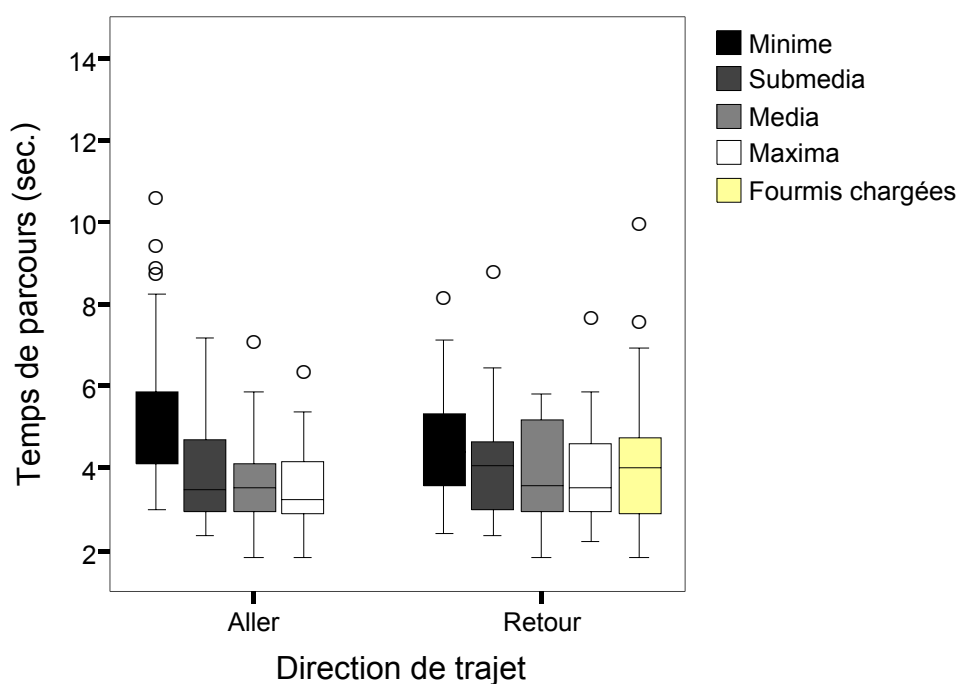


Figure IX-7 : Temps de parcours sur une distance de 10cm selon la taille des fourmis, leur direction de trajet (N=50 pour chaque boîte à moustache) et le fait qu'elles portent ou non une charge.

IX.4.3 Organisation spatiale

Nous n'avons décelé aucune organisation temporelle sur les ponts larges. Nous allons donc dans ce qui suit tenter d'identifier une organisation spatiale.

IX.4.3.1.1 Distribution spatiale des fourmis

Nous constatons que la répartition des fourmis au sein des zones définies n'est pas aléatoire (Tableau IX-3) et dépend à la fois de la direction du trajet et de la caste d'appartenance de la fourmi considérée.

Le flux de fourmis qui se dirigent vers la source est majoritairement représenté au centre du pont par rapport aux zones périphériques. La proportion observée (0.67, N=10124) est significativement différente de celle attendue par une distribution aléatoire sur le pont ($\chi^2=131.98$, $ddl=1$, $P<0.001$). A l'inverse le flux de fourmis qui reviennent au nid est plus représenté au niveau des zones périphériques. La proportion observée (0.63, N=1109) est significativement différente de celle attendue par une distribution aléatoire ($\chi^2=69.32$, $ddl=1$, $P<0.001$).

Les minimas occupent majoritairement la zone centrale et ceci reste vrai, quelle que soit la direction de leur trajet (Tableau IX-3 effet direction de trajet $\chi^2=2.96$, $ddl=1$, $P=0.085$).

Les submedia et les media occupent en grande partie la zone centrale lorsqu'elles se dirigent vers la source de nourriture et les zones périphériques lorsqu'elles reviennent au nid (Tableau IX-3 effet direction de trajet : $\chi^2=100.61$, $ddl=1$, $P<0.001$ et $\chi^2=74.74$ $P<0.001$, respectivement pour les submedia et les media)

Les maxima occupent autant la zone centrale que les zones périphériques lorsqu'elles se dirigent vers la source de nourriture, mais présentent une claire préférence pour les zones périphériques lorsqu'elles retournent au nid (Tableau IX-3 effet direction de trajet : $\chi^2=23.43$, $ddl=1$, $P<0.001$).

Les fourmis chargées sont pour ainsi dire observées exclusivement dans la zone centrale du pont.

Direction de trajet	caste	Proportion de fourmis dans la zone centrale	N	P	X ²
Vers la source	minime	0.87	122	< 0.001	66.39
	submedia	0.69	325	< 0.001	48.08
	media	0.63	458	< 0.001	30.41
	maxima	0.55	119	0.233	1.42
Vers le nid	minime	0.78	111	< 0.001	35.76
	submedia	0.33	305	< 0.001	36.15
	media	0.36	551	< 0.001	45.88
	maxima	0.26	142	< 0.001	32.56
	Fourmis chargées	0.94	192	< 0.001	150.52

Tableau IX-3 : Répartition spatiale des fourmis selon leur caste d'appartenance et leur direction de trajet. Le test du khi deux effectué compare les proportions observées à une proportion théorique égale à 0.5.

IX.4.3.1.2 Règles de priorité

Dans le but de comprendre les mécanismes qui sous-tendent les répartitions spatiales des fourmis sur les pistes nous avons analysé les rencontres et les comportements qui en résultent (Tableau IX-4).

- Nous constatons que les minimas ne dévient que rarement de leur trajectoire d'origine après une rencontre avec contact, mis à part lorsqu'elles rencontrent une congénère appartenant à la même caste (Tableau IX-4). Il est important de noter que les minimas peuvent parfois circuler sous les fourmis de grande taille (media et maxima), ce qui permet aux deux fourmis impliquées dans la rencontre de conserver leur trajectoire d'origine. De plus, lors de nos observations nous avons remarqué que l'amplitude de la déviation varie en fonction de la taille de la fourmi. Par conséquent, nous pouvons aisément supposer que le contournement d'une minime par des fourmis de plus grande taille n'occasionnera pas une grande perte de temps. Cependant ces suppositions restent à quantifier.
- Les submedia qui se dirigent vers le nid gardent majoritairement leur trajectoire d'origine face à des fourmis de même taille et face à des media (Tableau IX-4). A l'inverse, elles laissent la voie libre aux minimas provenant de la source et aux fourmis chargées (Tableau IX-4). Face à des maxima, elles ont autant de chance de dévier de leur trajectoire que de la conserver après une rencontre avec contact (Tableau IX-4).
- Les media qui se dirigent vers la source de nourriture parviennent à conserver leur trajectoire face aux submedia, aux fourmis de même caste et aux maxima (Tableau IX-4). A l'opposé, elles cèdent le passage aux minimas et aux fourmis chargées (Tableau IX-4). Il est important de ne pas oublier que les media représentent à elles seules 50% de la population des fourrageuses présentes sur le pont.
- Les maxima qui se déplacent en direction de la source de nourriture cèdent significativement la priorité aux fourmis chargées (Tableau IX-4). Elles ont autant de chance de céder que d'obtenir la priorité face à des fourmis non chargées, quelle que soit leur caste d'appartenance (Tableau IX-4). Face aux minimas il est fréquent que les deux

fourmis conservent leur trajectoire d'origine, la maxima passant par dessus la minime (Tableau IX-4).

- Les fourmis chargées ont par conséquent la voie libre suite à une rencontre avec contact dans la majorité des cas (Tableau IX-4).

Fourmi se dirigeant vers la source	Fourmi contactée (se dirigeant vers le nid)	Porportion de fourmis qui conservent leur trajectoire d'origine	N	X ²	P
Minime	Minime	0.43	30	0.53	0.45
	submedia	0.84	50	23.12	<0.001
	media	0.90	50	32.00	<0.001
	maxima	0.97	30	26.13	<0.001
	Fourmi chargée	0.73	30	6.53	0.011
Submedia	Minime	0.07	30	22.53	<0.001
	submedia	0.68	50	6.48	0.01
	media	0.64	50	3.92	0.048
	maxima	0.57	30	0.53	0.465
	Fourmi chargée	0.10	50	32.00	<0.001
Media	Minime	0.23	30	8.53	0.003
	submedia	0.70	50	8.00	0.005
	media	0.66	50	5.12	0.023
	maxima	0.68	50	6.48	0.011
	Fourmi chargée	0.04	50	42.32	<0.001
Maxima	Minime	0.33	30	3.33	0.07
	submedia	0.60	50	2.00	0.157
	media	0.58	50	1.28	0.258
	maxima	0.46	30	0.32	0.572
	Fourmi chargée	0.10	30	19.20	<0.001

Tableau IX-4: Proportion de fourmis qui gardent leur trajectoire suite à une rencontre avec contact selon la caste de la fourmi rencontrée et la direction de trajet de la fourmi considérée.

Nous pouvons constater qu'il y a une corrélation entre les règles de priorité et la répartition spatiale des fourmis sur le pont. En effet, les fourmis qui ont la priorité comme les minimas et les fourmis chargées occupent la zone centrale du pont.

Les media et les submedia cèdent le passage lorsqu'elles reviennent au nid et nous les retrouvons principalement à la périphérie. Lorsqu'elles se dirigent vers la source elles obtiennent plus aisément la priorité et nous les retrouvons essentiellement dans la zone centrale.

Les maxima sont distribuées aléatoirement sur le pont lorsqu'elles se dirigent vers la source et l'analyse des rencontres avec contact nous indique qu'elles ne bénéficient d'aucune règle de priorité. Toutefois, lorsqu'elles reviennent de la source de nourriture elles sont majoritairement représentées en périphérie et cela ne semble pas pouvoir s'expliquer par des règles de priorité qui leur seraient défavorables. Néanmoins, lors de l'observation des rencontres nous avons remarqué que certaines fourmis progressaient sur les bords du pont, comme nous l'avons vu pour le pont étroit. La différence réside ici dans le fait que les fourmis ne sont pas poussées sur les bords suite à une rencontre. Nous avons donc quantifié ces comportements de suivi de bords dans le paragraphe suivant.

IX.4.3.2 Parcours sur le bord

IX.4.3.2.1 Mesures

Nous avons suivi 50 minimas, 100 submedia, 100 media, 60 maxima et 60 fourmis chargées dans chaque direction et nous avons noté le nombre de fourmis qui parcouraient 80% de la distance (8/10cm) sur la tranche du pont.

IX.4.3.2.2 Résultats

Nous constatons dans un premier temps que la proportion de fourmis qui se déplacent sur le bord dépend de la caste d'appartenance de la fourmi considérée (Tableau IX-5). Nous remarquons en effet que les maxima ont une tendance à suivre les bords beaucoup plus

marquée. Au sein de notre échantillon de minimes et de fourmis chargées nous n'avons noté aucun déplacement s'effectuant sur le bord.

Dans un second temps, nous notons une légère différence en fonction de la direction de trajet de la fourmi ($\chi^2 = 4.82$, ddl=1, $P=0.028$). En effet, la tendance thigmotactique semble plus marquée lorsque les fourmis reviennent au nid. Ce résultat semble expliquer la raison pour laquelle les maxima sont essentiellement retrouvées dans les zones périphériques du pont.

Direction de trajet	Caste	Proportion de fourmis qui suivent le bord du pont	N	P	X ²
Vers la source	Minime	0.00	50	P=0.006	12.3
	submedia	0.04	100		
	media	0.08	100		
	maxima	0.17	60		
Vers le nid	Minime	0.00	50	P<0.001	45.6
	submedia	0.04	100		
	media	0.15	100		
	maxima	0.32	60		
	Fourmis chargée	0.00	60		

Tableau IX-5: proportion de fourmis qui se déplacent sur les bords du pont en fonction de leur caste d'appartenance et selon leur direction de trajet.

IX.5 DISCUSSION

IX.5.1 Temps de parcours

Les résultats obtenus pas Burd et Aranwela (2003), ainsi que ceux obtenus au chapitre 6 montrent que le temps de parcours est affecté par le nombre de rencontres avec contact. Dans ce chapitre, nous montrons que la taille a aussi un effet, comme cela avait déjà été montré par Rudolph et Loudon (1986) chez *A. cephalotes* et Shutler et Mullie (1991) chez *A. colombica*. Cependant, à l'inverse de ce qui a déjà été démontré par de nombreux auteurs (*A. colombica*, Lighton et col. 1987, *A. cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, *P. rugosus* Lighton 1993, *P. maricopa* Weier et Feener 1995, *Camponotus herculeanus* Nielsen et col. 1982, *Dorymyrmex goetschi* Torres-Contreras et Vasquez 2004) le transport d'une charge ne semble pas influencer le temps de parcours. Ce résultat confirme les hypothèses de Zollikofer (1994) qui prédisent que le transport d'une charge affecte la mobilité de la fourmi et non sa vitesse de déplacement.

Nous avons vu dans le chapitre 6 que la probabilité de contacts était plus importante pour des fourmis chargées, cette différence s'avérant très élevée pour les ponts étroits, générant ainsi des différences significatives dans les temps de parcours entre fourmis chargées et fourmis non chargées. Nous pouvons dès lors suggérer que la vitesse des fourmis chargées dans nos expériences sur un pont étroit ne résulte que de la taille et du nombre de contacts. Etant donné que les différences entre les probabilités de contact entre fourmis chargées et fourmis non chargées sont réduites sur un pont large, nous n'observons aucun effet du transport d'une charge sur les temps de parcours.

IX.5.2 Organisation temporelle

Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'organisation temporelle semblable à celle observée sur les ponts étroits. Ceci n'exclut pas l'existence de groupes mais nous renseigne simplement sur le degré de désynchronisation des groupes. En d'autres termes, si les groupes existent, ils doivent être synchrones. Néanmoins, nous avons vu dans le chapitre précédent que les groupes résultaient des ralentissements provoqués par les fourmis chargées. Or, dans le cas du pont large nous avons vu que les groupes observés n'étaient pas nécessairement menés par

des fourmis chargées : les fourmis chargées sont distribuées aléatoirement au sein des groupes. Elles sont aisément contournées dans le cas d'un pont large et par conséquent les autres fourmis ne sont pas contraintes d'ajuster leur vitesse de déplacement à la vitesse des fourmis transporteuses.

IX.5.3 Organisation spatiale

Les individus transportant un fragment de feuille sont situés au centre de la piste comme cela est habituellement observé au sein des colonnes de fourragement chez les termites (*Hospitalitermes diurnus* Kalshoven 1958, *H. sharpi* Jander et Daumer 1974, *Hospitalitermes monoceros*, *H. luzonensis* Grassé 1986, *Nasutitermes costalis* Traniello 1985, *Longipeditermes longipes* Miura et Matsumoto 1998a) et également chez les fourmis légionnaires (*Eciton hamatum* Schneirla 1971, *E. burchelli* Franks 1985 et *Dorylus nigricans* Gotwald 1995). Les mécanismes permettant aux individus chargés d'occuper le centre des colonnes de fourragement demeurent cependant peu connus.

Dans nos expériences, les individus que se dirigent vers la source sont fréquemment observés dans la zone centrale de la piste. Holt (1955) observe chez la fourmi des bois *Formica rufa* une ségrégation spatiale similaire à celle observée ici. En effet, chez cette espèce, les fourmis sortant du nid ont priorité sur les fourmis qui reviennent de la source, celles-ci se déplaçant par conséquent sur les bords. A l'opposé, chez les termites, les ouvriers se dirigeant vers la source de nourriture sont situés entre les termites qui transportent la nourriture et les soldats situés en périphérie. Or, chez les termites la majorité des individus reviennent chargés au nid et occupent par conséquent la totalité de la zone centrale de la piste (Miura et Matsumoto 1998a, 1998b). A l'inverse, chez les *Atta* nous avons vu que la proportion de fourmis chargées est relativement faible. Cette différence est peut-être à l'origine des résultats obtenus chez les fourmis coupeuses de feuilles.

Les fourmis de grande taille, telle que les soldats et les maxima qui ont un rôle de défense dans la colonie (Wilson 1980), sont fréquemment observées en bord de piste dans nos expériences. Cette organisation spatiale a également été rapportée chez les fourmis légionnaires (*Eciton burchelli* et *E. hamatum* Topoff 1973), chez les termites (*Macrotermes subhyalinus* Affolter et Leuthold 2000, *Longipeditermes longipes* Miura et Matsumoto 1998a). Chez les termites, les soldats forment fréquemment une haie des deux côtés de la colonne des

fourrageurs, en manifestant une attitude de défense. Chez *Dorylus molestus* (Gotwald 1995, Braendle et col. 2003) les majors sont en bordure de piste, en position de défense, mandibules ouvertes. Dans nos expériences nous n'avons pas observé une telle attitude de défense. Les *Atta* ne sont pas victime de la prédation comme peuvent l'être par exemple les fourmis légionnaires qui sont à la fois assaillies par les oiseaux (ex : *Gymnopathys salvini*), et les fourmis tisserandes (*Oecophylla longinoda* Gotwald 1995). D'autre part chez les fourmis légionnaires *Dorylus laevis* qui fourrage de façon hypogée ce sont les minimes qui sont à la périphérie des pistes (Berghoff et col. 2002). Ces observations suggèrent que l'organisation spatiale des flux sur la piste peut dépendre de la pression de prédation.

IX.5.4 Règle de priorité

Burd et col. (2002) ont observé que les fourmis qui sortent du nid et se dirigent vers la source contournent les fourmis chargées lorsqu'elles les croisent. La direction de déplacement des fourmis chargées demeure inchangée et ne semble pas altérée par les rencontres. Nous constatons également que les fourmis chargées sont prioritaires lors de leurs déplacements, comme nous l'avons déjà noté lors du chapitre VIII p333. Elles conservent leur trajectoire lors d'une rencontre avec contact dans la majorité des cas. Burd et col. (2002) notent que les fourmis qui sortent du nid sont plus mobiles que les fourmis chargées. Nous pouvons imaginer que lorsque les fourmis se dirigeant vers la source de nourriture vont entrer en contact avec une fourmi chargée, l'inertie de leur déplacement va les encourager à la contourner. Les fourmis chargées sont en effet moins mobiles que les fourmis non chargées, car le transport d'un fragment modifie leur comportement locomoteur. Zollikofer (1994) a montré que la charge n'affecte pas la vitesse de déplacement mais plutôt le comportement locomoteur de la fourmi. Lorsque la fourmi transporte une charge, la position des membres est modifiée, ce qui lui permet de conserver une certaine stabilité. Cette modification du comportement locomoteur, si elle permet de conserver une certaine vitesse de déplacement, limite la mobilité des individus. Nous pouvons donc supposer que les règles de priorité dont bénéficient les fourmis chargées ne sont que le résultat de la réduction de mobilité liée au transport d'une charge. Cette hypothèse est aussi invoquée chez les fourmis légionnaires pour expliquer la position centrale des fourmis chargées au sein des pistes (Couzin et Franks 2003).

Si les différences de mobilité peuvent rendre compte des priorités des fourmis chargées elles ne peuvent expliquer les règles de priorités asymétriques relevées entre l'aller et le retour. Ces règles s'observent principalement au sein de la population des submedia et media qui représentent la majorité de la population des fourrageuses. Nous avons observé que les fourrageuses non chargées cèdent le passage aux fourmis se dirigeant vers la source. Nous pouvons invoquer une différence d'état motivationnel entre ces deux populations de fourmis. Les fourmis qui reviennent de la source non chargées sont peut-être moins motivées et par conséquent serait plus enclines à céder le passage aux fourmis qui se rendent à la source.

Lors de notre étude nous avons vu qu'il y avait une forte corrélation entre la position des individus sur la piste et les règles de priorité. Les individus qui sont prioritaires sur leurs congénères occupent le centre de la piste alors que les fourmis qui cèdent le passage sont fréquemment rencontrées à la périphérie de la piste.

Chez les fourmis légionnaires les fourmis qui reviennent au nid occupent le centre de la piste. Franks et col. (1991) suggèrent que la densité d'individus et les contacts interindividuels qui en résultent permettraient de structurer le flux. Ils remarquent en effet que les fourmis ont une forte tendance à progresser dans la direction choisie par la majorité des individus. Couzin et Franks (2003) montrent chez les fourmis légionnaires du genre *Eciton* que l'organisation en file d'individus se déplaçant dans la même direction dépend de deux paramètres : la distance de perception de la fourmi et l'amplitude de la déviation angulaire entraînée par une rencontre. L'asymétrie observée dans l'angle de déviation (angle plus grand pour les fourmis se dirigeant vers la source), est à elle seule capable de générer l'apparition de files d'individus. La densité de fourmis au sein des files de déplacement est suffisamment importante chez les fourmis légionnaires pour limiter les changements de file. En d'autres termes, lorsque les files sont formées il est relativement difficile pour une fourmi de changer de direction car elle sera confrontée à de nombreuses fourmis venant de la direction opposée. C'est pourquoi chaque fourmi sera tentée de suivre les individus se déplaçant dans une direction conforme à la sienne.

Nous pouvons supposer que chez les *Atta* l'asymétrie relevée entre les règles de priorité aller et retour peut être de la même façon responsable en partie de l'organisation spatiale observée.

Néanmoins, chez les *Atta* la structuration spatiale des flux est beaucoup moins spectaculaire que celle observée chez les termites et les fourmis légionnaires. Elle apparaît instable et beaucoup plus désorganisée. La différence entre les fourmis légionnaires et les

fourmis coupeuses de feuilles réside dans les vitesses de déplacement. En effet, au sein des colonnes de fourragement de fourmis légionnaires, tous les individus progressent à la même vitesse, alors que chez les *Atta*, comme nous l'avons vu dans notre travail, la vitesse de déplacement va dépendre de la taille des individus. Ces différences de vitesse peuvent avoir des conséquences préjudiciables dans la formation des files de trafic unidirectionnelles. Les individus seront contraints d'ajuster leur vitesse de déplacement à la vitesse de l'individu le plus lent. Or, si la différence de vitesse entre les individus est trop grande, les fourmis vont être tentées de se dépasser, compromettant ainsi l'organisation spatiale du trafic. C'est certainement pourquoi les flux observés au cours de notre étude sont relativement peu organisés comparés à ceux observés chez les fourmis légionnaires (Gotwald 1995, Couzin et Franks 2003) et les termites (Jander et Daumer 1974, Grassé 1986, Miura et Matsumoto 1998a, 1998b).

IX.5.5 Des fourmis et des hommes

Les modèles relatifs au déplacement des piétons génèrent la formation de files unidirectionnelles de déplacement qui permettent de limiter les interactions et d'augmenter la vitesse de déplacement en situation de forte densité (Helbing et Molnar 1995, Helbing et Vicsek 1999, Helbing et col. 2000b). Helbing et col. (2001) ont simulé des déplacements de piétons au travers d'un couloir et mis en évidence l'émergence chez les individus d'une asymétrie concernant l'évitement d'un autre individu. En d'autres termes, lors d'une rencontre l'individu qui dévie de sa trajectoire d'origine choisira spontanément de s'éloigner plus vers la droite ou plus vers la gauche. Il est important de noter que cette asymétrie n'est pas explicitement formulée dans le modèle. Il s'agit d'une propriété émergente du processus de formation de file unidirectionnelle. Cette asymétrie stabilise les files de déplacement unidirectionnelles formées en réponse aux interactions. En effet, chaque fois qu'un individu entre en contact avec un autre individu, il va s'écarter sur le côté. Si l'individu qui dévie de sa trajectoire se trouve à nouveau face à un autre individu, il va à nouveau s'éloigner, et cela jusqu'à ce qu'il soit libre de se déplacer. Lors des simulations on observe donc que les individus se dirigeant dans la même direction ont tendance à se suivre. Des observations empiriques confirment l'existence de ces asymétries au niveau des flux de piétons (Weidmann 1993 dans Helbing et col. 2001). Le nombre de files unidirectionnelles formées dépend de la largeur du chemin et de la densité de piétons.

Il serait intéressant de regarder chez les fourmis coupeuses de feuilles, à la manière des travaux réalisés sur les piétons, si lors d'un contact on peut également observer une asymétrie dans les évitements. Lors de nos observations nous nous sommes contentés de noter qui déviait de sa trajectoire de déplacement, mais nous n'avons pas relevé si la fourmi contourne sa congénère selon une direction préférentielle. Nous aurions pu déterminer par exemple si une fourmi a une plus forte tendance à s'éloigner vers la périphérie après un contact lorsqu'elle revient au nid et si elle tente de regagner le centre de la piste après un contact lorsqu'elle se dirige vers la source.

IX.5.6 Organisation spatiale : un avantage ?

L'organisation spatiale du trafic est souvent perçue comme un avantage pour le gain de temps qu'elle permet lors du fourragement (Couzin et Franks 2003). En effet, nous avons montré à de nombreuses reprises que les rencontres avec contact entraînaient une perte de temps substantielle. En s'organisant spatialement les individus vont limiter les contacts et gagner ainsi du temps dans leur déplacement. Or, chez les *Atta*, Burd et Aranwela (2003) devant l'absence de structuration spatiale manifeste, émettent l'hypothèse qu'en définitive les rencontres avec contact ont une valeur adaptative en terme de transfert d'information. Cette hypothèse reste toutefois à vérifier. Le transfert d'information a déjà été démontré chez *Lasius niger* (Le Breton et Fourcassié 2004). Ces auteurs montrent que la vitesse de déplacement de l'individu recruté peut être modifiée suite au contact avec une scout revenant d'une source de nourriture de grande qualité. L'hypothèse du transfert d'information demeure donc à démontrer chez les fourmis coupeuses de feuilles, ce qui serait réalisable par une procédure comparable à celle utilisée par Le Breton et Fourcassié (2004).

La deuxième fonction de l'organisation spatiale, démontrée par Jander et Daumer (1974), réside dans les indices que cette organisation fournit en terme d'orientation. Jander et Daumer (1974) ont montré en effet chez les termites que l'organisation spatiale des flux leur permettait de s'orienter vers le nid ou la source. Ces auteurs, après s'être assurés que la piste ne véhicule aucune information sur la direction, ont montré que si on inverse la direction de déplacement d'un termite qui revient au nid il peut faire demi-tour suite aux multiples contacts établis avec des termites se dirigeant vers la source. Ils suggèrent donc que l'individu utilise ces indices pour se réorienter correctement sur la piste.

L'organisation spatiale que nous avons observée est proche de celle observée chez les fourmis légionnaires et les termites. Nous observons la formation de trois files principales de déplacement : une centrale et deux périphériques. Les auteurs qui se sont intéressés à la structuration spatiale du trafic chez les fourmis légionnaires (Couzin et Franks 2003) suggèrent que cette organisation serait plus optimale qu'une organisation en deux files, car elle éviterait une asymétrie spatiale entre le flux aller et retour. En d'autres termes si le flux aller était confiné à gauche par exemple, ceci pourrait biaiser les patterns de fourragement (raid) vers la gauche, et ainsi limiter l'espace de prospection. En outre, si les flux aller et retour étaient dichotomisés de la sorte, les fourmis, pistant moins lorsqu'elles rejoignent la source de nourriture que lorsqu'elles en reviennent, seraient fortement attirées par la voie la plus marquée et ainsi déstabiliseraient la structure spatiale produite.

L'organisation spatiale des *Atta* pourrait elle aussi apparaître comme optimale si on accepte l'hypothèse d'une stimulation des fourmis se dirigeant vers la source par les contacts répétés avec les fourmis chargées. On retrouve en effet au centre de la piste à la fois les fourrageuses qui vont à la source et les fourmis qui en reviennent chargées. Cette organisation apparaît dès lors comme particulièrement adaptée au transfert d'information. Néanmoins, il faut se montrer prudent vis-à-vis de cette argumentation adaptationniste. La structuration du trafic apparaît dépendre principalement de mécanismes relatifs à la mobilité des fourmis. Le comportement locomoteur des fourmis semble fortement affecté par la charge, et les règles de priorité dépendent fortement de ce phénomène et non d'un comportement que l'on pourrait être tenté de qualifier de coopératif. Toutefois, quels que soit les mécanismes responsables de l'organisation spatiale du trafic, l'organisation obtenue au niveau collectif peut être considérée comme efficace. Elle permet en effet de limiter les pertes de temps engendrées par les contacts entre fourmis non chargées mais également d'encourager les contacts entre fourmis chargées et non chargées qui pourraient s'avérer porteuses d'information.

INFLUENCE
DE LA HAUTEUR
DU CHEMIN SUR
L'EFFICACITE DE LA
RECOLTE
CHEZ LA FOURMI
ATTA COLOMBICA

« Ne charge pas tes épaules d'un fardeau qui excède tes forces. »

Horace

X INFLUENCE DE LA HAUTEUR DU CHEMIN SUR L'EFFICACITE DE LA RECOLTE

RÉSUMÉ

Dans ce chapitre nous nous sommes intéressés à l'influence que peut avoir une contrainte de hauteur placée sur la piste sur la quantité de nourriture ramenée au nid. Nous avons pour cela utilisé deux ponts de largeur identique (50mm): le premier équipé d'une contrainte de hauteur placée près de la source, le second sans contrainte. Nous avons évalué l'efficacité de la récolte en mesurant d'une part le nombre de fragments ramenés au nid par unité de temps, et d'autre part la taille du fragment découpé. Nous avons également étudié l'effet de la présence d'une contrainte de hauteur sur les caractéristiques du trafic, à savoir la probabilité de contact, la composition du groupe en termes de castes morphologiques, et les temps de parcours.

Nous avons pu montrer dans un premier temps que le flux total de fourmis traversant le pont était comparable sur les deux ponts ; dans un deuxième temps, nous avons constaté que le nombre de fragments ramenés était deux fois plus important sur un pont équipé d'une contrainte que sur un pont sans contrainte. La taille du fragment quant à elle est fortement affectée par la présence d'une contrainte de hauteur Elle est en effet diminuée d'un tiers par rapport à la taille moyenne des fragments relevée sur un pont sans contrainte.

La présence d'une contrainte a une grande influence sur la probabilité de contact puisque celle-ci est deux fois plus importante sur un pont équipé d'une contrainte. Nous avons également constaté que les fourmis chargées contactent un plus grand nombre d'individus par rapport aux fourmis non chargées. Le temps de parcours des fourmis chargées est principalement affecté par la présence d'une contrainte qui rend difficile le passage d'une fourmi et de son fragment. Enfin, la composition du groupe est légèrement modifiée par la présence d'une contrainte: on retrouve plus de grandes fourmis sur le pont équipé d'une contrainte.

La récolte sera par conséquent plus efficace sur un pont équipé d'une contrainte. Nous suggérons deux hypothèses pour expliquer le nombre élevé de fragments : la première repose sur des différences de seuils de réponses des individus aux interactions ; la deuxième sur l'encombrement au niveau de la source qui pourrait perturber le comportement de découpage. Nous discuterons également des mécanismes qui peuvent conduire à l'ajustement de la taille du fragment en réponse à la contrainte.

X.1 INTRODUCTION

L'utilisation de pistes chimiques lors du fourragement est très fréquente chez les fourmis (Hölldobler et Wilson 1990). Dans la plupart des cas, la piste établie lors du recrutement est temporaire et est fréquemment abandonnée lorsque la source de nourriture vers laquelle elle mène est épuisée. Néanmoins, chez certaines fourmis les pistes peuvent être conservées durant plusieurs mois, voire plusieurs années (*Formica* Chauvin 1962, Rosengren 1971, Skinner 1980, *Pogonomyrmex* Hölldobler 1976, *Atta* Weber 1972) et sont entièrement déblayées pour faciliter les déplacements des individus (Rockwood et Hubbell 1987, *Atta colombica* Shepherd 1982 et Howard 2001, *Formica* Rosengren 1971). La plupart du temps ces pistes qualifiées de permanentes (« trunk trail ») permettent l'exploitation de sources stables dans le temps, comme des colonies de pucerons (Rosengren et Sundström 1987). Les fourmis appartenant au genre *Atta* maintiennent des pistes permanentes bien que les ressources alimentaires qu'elles exploitent soient éphémères et dispersées (Rockwood 1975, Fowler et Stiles 1980, Shepherd 1985). Le pattern de fourragement change en fonction de la disponibilité des ressources (Fowler et Stiles 1980, Shepherd 1982). Les pistes permanentes sont abandonnées après une certaine période de fourragement lorsque les ressources sont épuisées mais elles sont ensuite réutilisées lorsque la nourriture est à nouveau présente. Une colonie adulte maintient en général de 3 à 10 pistes, chacune d'elle mesurant approximativement 30cm de large (Weber 1972, Fowler et Robinson 1979). Chacune de ces pistes permanentes permet à la colonie d'accéder à plusieurs pistes temporaires relativement bien entretenues conduisant aux différents sites de nourriture (Howard 2001). Les pistes permanentes peuvent mesurer jusqu'à 200m de longueur (Lewis 1974) et demandent donc un investissement d'entretien en temps mais également en énergie (Lugo et col. 1973, Shepherd 1982). Les temps de trajet des fourmis utilisant des pistes dégagées de tout obstacle diminuent, ce qui compense l'investissement alloué à l'entretien de la piste (Rockwood et Hubbell 1987, Howard 2001).

Hart et Ratnieks (2001) ont montré chez *Atta colombica* que l'obstruction de la piste par un obstacle encourage la formation de caches, c'est-à-dire une accumulation de fragments à un endroit donné. Les fragments déposés encouragent le dépôt de nouveaux fragments par un mécanisme de rétroaction positive (Hart et Ratnieks 2000). En d'autres termes, la probabilité de dépôt augmente avec le nombre de fragments présents au niveau de la cache. Ces auteurs ont mis en évidence que la formation d'une cache augmente la probabilité qu'une fourmi a de

retrouver les fragments abandonnés. Hart et Ratnieks (2000) suggèrent que la formation de cache est une stratégie adaptative car elle évite aux fourmis les retards provoqués par l'encombrement au niveau de l'obstacle. En effet, la mise en place de ce système de « relais » permet aux fourmis qui ont abandonné leur fragment de regagner la source, les fragments abandonnés étant ramenés par les fourmis qui viennent du nid. Ces dépôts sont à rapprocher des dépôts provisoires sur l'aire de récolte observés chez différentes espèces notamment chez les fourmis légionnaires (Hölldobler et Wilson, 1990).

Jusqu'à présent nous avons considéré uniquement l'encombrement provoqué par la largeur du chemin offert à une colonie de fourmis lors du fourragement. Cependant, pour une espèce transportant des charges relativement imposantes nous pouvons penser que l'encombrement peut être également provoqué par la présence d'un obstacle en travers de la piste. Lugo et col. (1973) ont observé que les pistes étaient fréquemment obturées par des branches qui tombent au sol après de fortes pluies. Ils constatent que ces obstacles réduisent le taux de fourmis chargées revenant au nid. Howard (2001) dans une étude consacrée à l'entretien de la piste estime à 600 g/m² environ, la quantité de débris qui tombent sur la piste par an. Nous pouvons par conséquent imaginer que les colonies sont fréquemment confrontées à de nombreux obstacles entravant la piste. Les fourmis peuvent être obligées soit de contourner l'obstacle, soit de se frayer un passage en dessous de celui-ci. Une étude menée par Prado (1973) rapporte un résultat étonnant lorsque l'accès à la source de nourriture est restreint à la fois par la hauteur et la largeur du passage. Elle montre en effet que les fourmis recoupent les fragments lorsque l'accès à la nourriture est autorisé à travers un tube circulaire de trop faible diamètre.

Nous allons au cours de ce chapitre tenter de déterminer l'influence que peut avoir une contrainte au niveau non plus de la largeur mais de la hauteur, sur la quantité de nourriture ramenée au nid. La hauteur nous semble un paramètre important au niveau de la contrainte vu que les feuilles sont transportées verticalement.

X.2 PLAN DU CHAPITRE

Dans un premier temps nous chercherons à déterminer l'influence que pourrait avoir la présence d'une contrainte en hauteur placée sur le chemin au niveau collectif, en nous intéressant à la fois aux flux de fourmis chargées et non chargées, et au polymorphisme des individus engagés dans le fourragement.

Au niveau individuel, nous déterminerons l'effet de la contrainte sur les variables suivantes:

- la taille des fragments transportés
- la relation entre la largeur de la tête de l'individu et l'aire du fragment découpé
- le temps de parcours
- le nombre de rencontres avec et sans contact

Nous tenterons en discussion d'interpréter la relation entre la présence d'un obstacle limitant l'accès du chemin et la quantité de nourriture ramenée au nid.

X.3 MATERIEL ET METHODES

X.3.1 Espèce étudiée et Conditions d'élevage

L'espèce étudiée et les conditions d'élevage sont identiques à celles indiquées dans le chapitre VII.3.1 p298.

X.3.2 Expériences

X.3.2.1 Dispositifs expérimentaux

Nous avons utilisé deux types de ponts pour les expériences :

- un pont de largeur 50mm et de longueur 300cm
- un pont de largeur 50mm et de longueur 300cm équipée d'une contrainte de 1cm de hauteur en plastique transparent (Figure X-1)

Nous avons réalisé 12 répétitions par type de pont utilisé. Lors du changement de pont nous avons laissé les fourmis explorer et utiliser le nouveau pont durant une journée avant de débiter les expériences. La source offerte est semblable à celle présentée au chapitre VII.3.2.2 p 299.

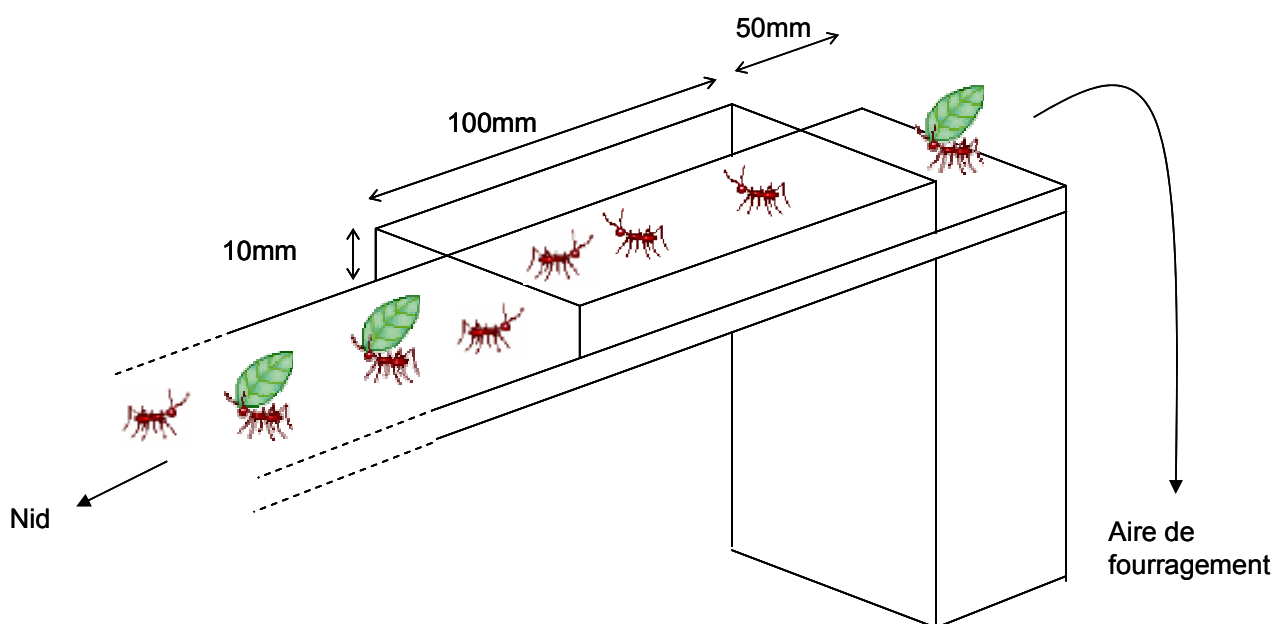


Figure X-1 : Illustration de la contrainte à l'extrémité du pont, au niveau de l'aire de fourragement

X.3.3 Mesures

X.3.3.1 Dynamique du recrutement

Nous avons mesuré le flux par minute sur les deux ponts et ceci dans les deux sens : sens nid-source (flux aller) et sens source-nid (flux retour), pendant 1 heure pour chaque expérience. Nous avons relevé, pour le flux retour, le nombre de fourmis chargées et le nombre de fourmis non chargées. La mesure du flux débute lorsque la première fourmi chargée revient au nid. Ces mesures sont réalisées au centre du pont pour les ponts sans contrainte, et à l'entrée et à la sortie de la contrainte pour les ponts avec contrainte.

Nous pourrions ainsi évaluer l'influence de la contrainte sur le flux total et le flux de fourmis chargées.

X.3.3.2 Taille des fourmis et des fragments

Lors de chaque expérience nous avons capturé de 25 à 50 fourmis chargées d'un fragment de Parafilm au centre du pont. Nous nous sommes assurés préalablement que la fourmi capturée a elle-même découpé ce fragment en la suivant depuis l'aire de fourragement. Nos échantillonnages débutent 15 minutes après le début de l'expérience et s'étendent pendant une demi-heure. Durant cette période de 30 min nous avons, dans la mesure du possible, collecté toutes les fourmis chargées d'un fragment de Parafilm.

Chaque fourmi capturée avec son fragment a été conservée dans un Eppendorf qui était directement placé au congélateur (-4°). Nous avons ainsi obtenu 361 et 343 fourmis respectivement pour le pont sans contrainte et le pont avec contrainte (pour la totalité des expériences).

Nous avons capturé dans un deuxième temps des fourmis non chargées afin de pouvoir comparer les tailles des transporteuses avec les tailles de fourmis présentes sur le pont (N=366 et N=329 fourmis, respectivement pour les ponts de largeur 50mm sans et avec contrainte). Vu les nombres impliqués, l'échantillonnage des fourmis non chargées est différent de celui effectué pour les fourmis chargées. Nous avons collecté toutes les fourmis non chargées durant une minute et cela 30 minutes après le début de l'expérience.

Dans un premier temps, nous avons évalué la largeur de la tête de chaque fourmi à l'aide d'un microscope équipé d'un micromètre oculaire, nous permettant une précision de 0.02mm.

Dans un second temps, nous avons scanné chaque fragment découpé. A partir des images digitalisées à 75 dpi (ceci permettant une précision de 0.1mm²) nous avons ainsi obtenu l'aire de chaque fragment découpé par l'utilisation du logiciel Adobe Photoshop 6.0.

X.3.3.3 Temps de parcours

Les mesures individuelles ont été réalisées sur une des douze expériences réalisées par pont utilisé. Ces expériences ont des valeurs de flux comparables à la valeur moyenne du flux obtenue à l'issue des 12 répétitions.

Nous avons déterminé pour 200 fourmis non chargées et 60 fourmis chargées les temps de parcours sur une distance de 10 cm et le nombre de rencontres avec contact établies avec les fourmis se déplaçant en direction opposée, c'est-à-dire celles se rendant à la source de nourriture pour les deux ponts considérés.

- Nous pourrions ainsi déterminer la relation existant entre le temps de parcours, le nombre de contacts et la présence d'une contrainte.

Ces mesures sont réalisées au milieu du pont pour les ponts sans contrainte de hauteur, c'est-à-dire à 150cm de la fin du pont.

Pour les ponts avec contrainte les temps de parcours sont mesurés à partir du moment où la fourmi entre dans la contrainte jusqu'à ce qu'elle en sorte (distance : 10cm). Les mesures sont donc réalisées à 5cm de la fin du pont avec contrainte (Figure IX-1).

NB : Les mesures ont donc été réalisées à deux endroits différents du pont selon le type de pont considéré. Dans le but de nous assurer que les temps de parcours ne variaient pas entre le centre du pont et l'extrémité de celui-ci, nous avons réalisé une nouvelle expérience avec le pont sans contrainte durant laquelle nous avons filmé le pont au niveau de la source. Nous avons pu ainsi mesurer le temps de parcours des fourmis à 5cm de la source pour le pont sans contrainte de hauteur et vérifier que les temps de parcours relevés ne différaient pas significativement de ceux relevés à 150cm de la fin du pont.

X.3.3.4 Probabilité de contacter une fourmi

Nous avons suivi 60 fourmis chargées et 60 fourmis non chargées, et pour chacune d'elle nous avons compté le nombre de rencontres avec ou sans contact avec une fourmi se déplaçant vers la source de nourriture. Nous pouvons ainsi évaluer la probabilité de contacter une fourmi pour chaque type de pont utilisé.

Ces mesures sont réalisées au milieu du pont, sur une distance de 10cm pour les ponts sans contrainte de hauteur, c'est-à-dire à 150cm de la fin du pont. Pour les ponts avec contrainte le nombre de rencontres est relevé à partir du moment où la fourmi entre dans la contrainte jusqu'à ce qu'elle en sorte.

X.4 RESULTATS

X.4.1 Dynamique de recrutement

X.4.1.1 Flux total

Les flux totaux moyens de fourmis ne sont pas significativement différents sur le pont avec ou sans contrainte de hauteur (Figure X-2, Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) : effet contrainte, $F_{1,22}=1.54$, $P=0.229$). Ils sont respectivement égaux à $131 \pm e.s7.05$ et $143.78 \pm e.s6.44$ pour le pont avec et sans contrainte. Leurs évolutions temporelles demeurent également non significativement différentes (interaction temps*largeur : $F_{59,22}=1.18$, $P=0.167$, Figure X-2). Le flux reste stationnaire durant toute l'expérience pour les deux ponts utilisés (effet temps : $F_{59,22}=0.929$, $P=0.740$).

La présence d'une contrainte en hauteur n'a par conséquent aucun effet significatif sur le flux moyen de fourmis qui traverse le pont par unité de temps.

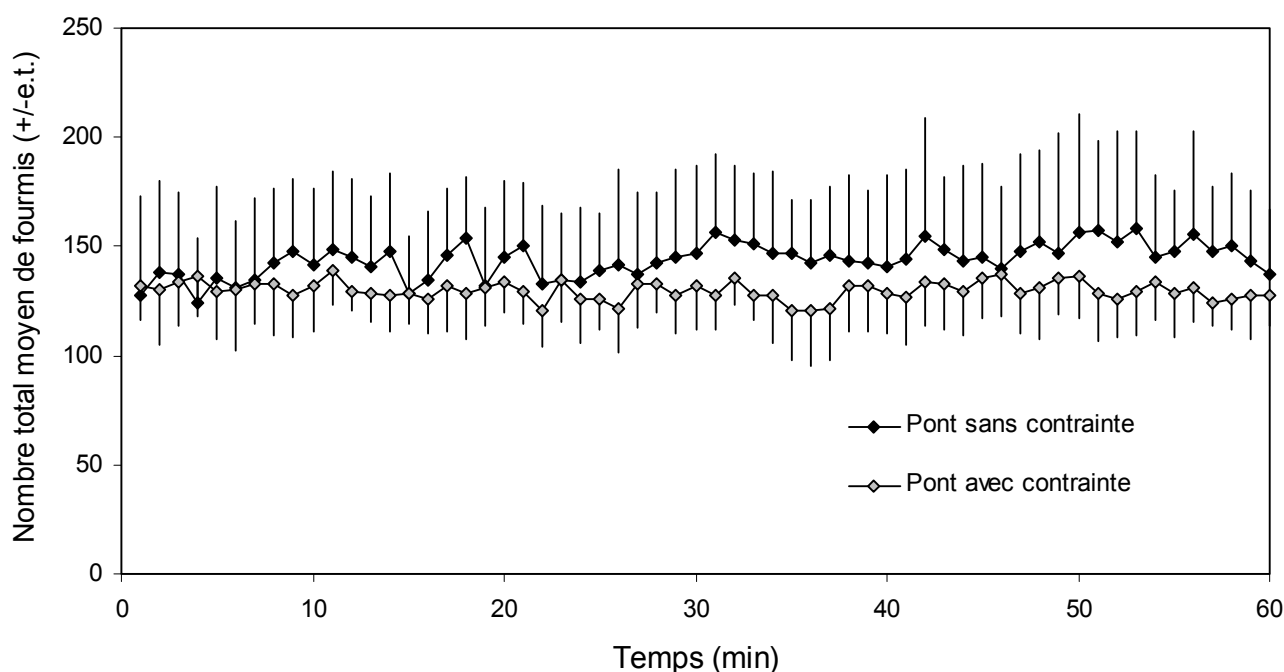


Figure X-2 : Flux moyen total par minute (nombre de fourmis traversant le pont dans les deux directions) durant une heure pour les ponts avec contrainte (N=12) et sans contrainte (N=12)

X.4.1.2 Flux de fourmis chargées

Le flux de fourmis chargées est à l'inverse plus important sur le pont présentant une contrainte de hauteur que sur le pont sans contrainte ($\text{moyenne} \pm \text{e.s.}$ 10.25 ± 0.58 et 3.25 ± 0.52 , respectivement pour le pont sans contrainte et le pont avec contrainte) et cette différence est significative (Figure X-3, Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) : effet contrainte $F_{1,22}=80.72$, $P<0.001$). L'évolution temporelle du flux de fourmis chargées demeure identique pour les deux ponts (effet interaction temps*contrainte : $F_{59,22}=1.828$, $P=0.191$). Nous constatons néanmoins que le temps a un effet significatif sur le flux de fourmis transporteuses (effet temps : $F_{59,22}=2.196$, $P=0.013$). En effet, nous pouvons voir sur la Figure X-3 que le flux de fourmis chargées augmente durant les 20 premières minutes jusqu'à atteindre une valeur qui restera plus ou moins stable jusqu'à la fin de l'expérience. Nous remarquons que cet effet temporel est inexistant sur le pont sans contrainte, du fait du faible nombre de fourmis chargées qui arrivent au nid par minute.

La contrainte a par conséquent un effet significatif sur le nombre de fourmis qui reviennent au nid chargées par unité de temps : le nombre de fragments ramenés au nid par unité de temps est moins important sur un pont sans contrainte que sur un pont équipé d'une contrainte de hauteur.

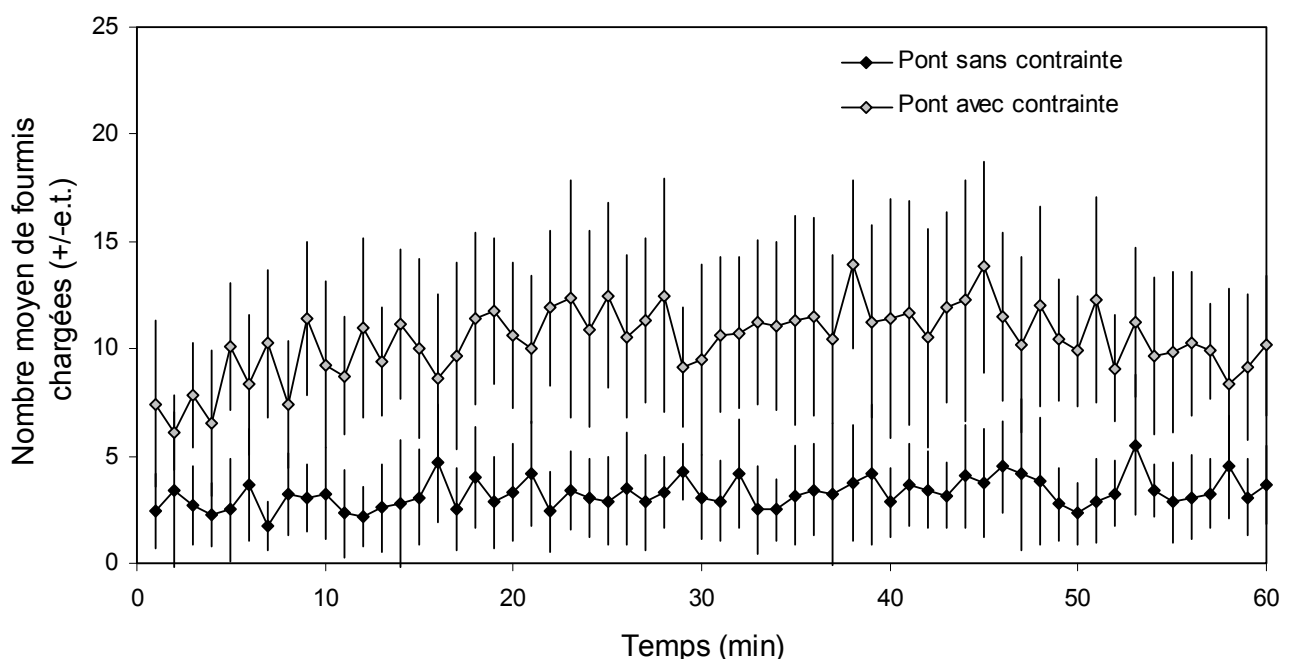


Figure X-3 : Flux moyen de fourmis chargées par minute durant une heure pour les ponts avec contrainte (N=12) et sans contrainte (N=12).

Afin de nous assurer que la majorité des fourmis qui sortent de l'aire de fourragement chargées d'un fragment traversent entièrement la contrainte, nous avons mesuré le nombre de fourmis chargées qui arrivent de la source, avant la traversée de la contrainte, et par la suite, pendant le même intervalle de temps, nous avons également mesuré le nombre de fourmis chargées qui sortent de la contrainte.

Nous constatons sur la figure que le flux de fourmis chargées avant et après la contrainte n'est pas significativement différent (Figure X-4, Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) : effet lieu de comptage $F_{1,22}=0.132$, $P=0.720$; moyenne $\pm$ e.s. 10.25 ± 0.58 et 9.9 ± 0.67 , respectivement avant et après la contrainte). L'évolution temporelle des flux de fourmis chargées n'est pas significativement différente avant et après la contrainte en hauteur (effet interaction temps*lieu : $F_{59,22}=0.751$, $P=0.918$). Nous constatons également que le temps a un effet significatif sur le flux de fourmis transporteuses avant et après la contrainte (effet temps : $F_{59,22}=2.624$, $P=0.003$).

Par conséquent la grande majorité des fourmis chargées qui se présentent à l'entrée du pont parviennent à traverser entièrement la contrainte.

De plus, lors du suivi de 200 fourmis chargées d'un fragment au niveau de la contrainte au cours d'une expérience nous n'avons noté qu'un seul demi-tour.

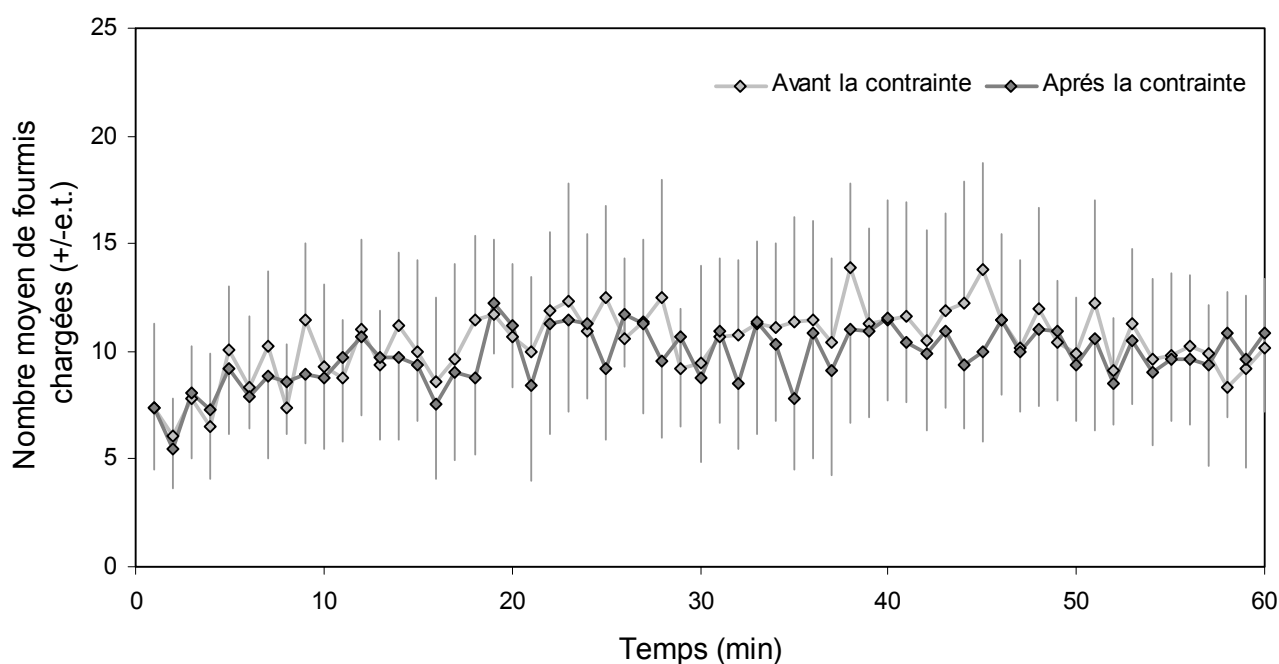


Figure X-4: Flux moyen de fourmis chargées par minute durant une heure, mesuré avant et après la contrainte (N=12)

X.4.1.3 Résumé

- Le flux total n'est pas influencé par la présence d'une contrainte de hauteur.
- Le flux de fourmis chargées est beaucoup plus élevé sur un pont équipé d'une contrainte.
- L'évolution temporelle des flux est quasi-constante, que le pont soit équipé d'une contrainte de hauteur ou pas.
- Les flux de fourmis chargées sont équivalents avant et après la contrainte. En d'autres termes, la majorité des fourmis chargées parviennent à traverser la contrainte avec leur fragment.

X.4.2 Aire du fragment découpé

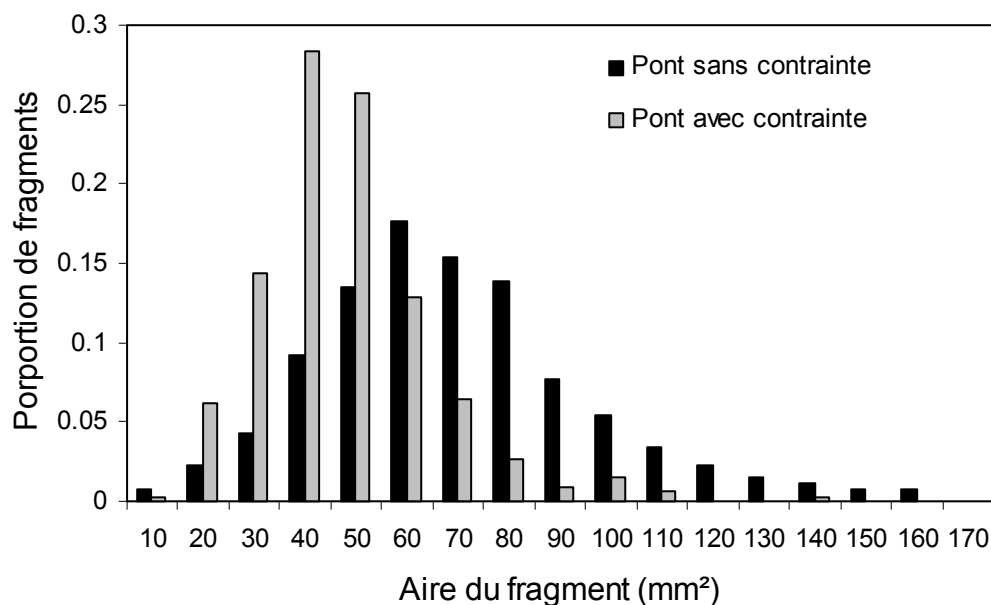


Figure X-5 : Distribution de la taille des fragments découpés en fonction de la présence ou non d'une contrainte (N=361 pour le pont sans contrainte et N=342 pour le pont avec une contrainte).

La Figure X-5 illustre la distribution des tailles de fragments découpés au cours de nos expériences. Nous notons que les distributions sont significativement différentes selon que le pont est équipé d'une contrainte ou pas (Kolmogorov-Smirnov, $Z=5.71$, $P<0.001$). La taille des fragments est approximée par une loi normale centrée autour d'une valeur moyenne de

$65.37 \pm e.s. 1.78 \text{ cm}^2$ pour le pont sans contrainte et $42.59 \pm e.s. 0.91 \text{ cm}^2$ pour le pont avec une contrainte. Nous constatons que la taille des fragments est très différente en présence d'une contrainte. Elle s'avère en effet beaucoup plus petite. De plus, l'histogramme de fréquence est beaucoup moins étendu, ce qui signifie que la taille des fragments découpés varie moins (coefficient de variation : 51.73 et 39.51, respectivement pour un pont avec et sans contrainte).

Afin de comparer l'aire des fragments découpés selon la largeur de la tête de la fourmi et la présence d'une contrainte, comme nous l'avons fait pour tester l'effet largeur de pont dans le chapitre VII p293, nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

$$\text{Aire du fragment} = \text{constante} + b_1 \text{ largeur de tête} + b_2 \text{ type de pont} + b_3 \text{ int1}$$

Int1 : interaction entre type de pont et largeur de tête

b_1 , b_2 et b_3 sont les coefficients de régression du modèle.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{3,640}=32.41$, $P<0.001$) et rend compte de 28.6% de la variance. Nous constatons que la présence d'une contrainte a un effet significatif sur la taille du fragment découpé ($t=10.152$, $P<0.001$). Pour une largeur de tête donnée, une fourmi se déplaçant sur un pont équipé d'une contrainte coupera des fragments significativement plus petits qu'une fourmi se déplaçant sur un pont ne présentant pas de contrainte. Ceci est illustré sur la Figure X-6.

La largeur de la tête a également un effet significatif sur l'aire du fragment découpé ($t=8.571$, $P<0.001$). Les grosses fourmis découpent des plus gros fragments que les petites fourmis. Néanmoins, l'interaction entre le type de pont et la largeur de la tête n'est pas significative ($t=1.79$, $P=0.073$), ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression représentées sur la figure X-7 ne sont pas significativement différentes (Figure X-7).

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

$$\text{Aire du fragment} = 53.3 + 41.8 \text{ largeur de tête} + 9.3 \text{ type de pont}$$

L'analyse des coefficients de régression standardisés nous montre que l'aire du fragment transporté résulte principalement de la présence d'une contrainte ($\beta=0.36$), suivi de l'effet lié à la largeur de la tête ($\beta=0.31$).

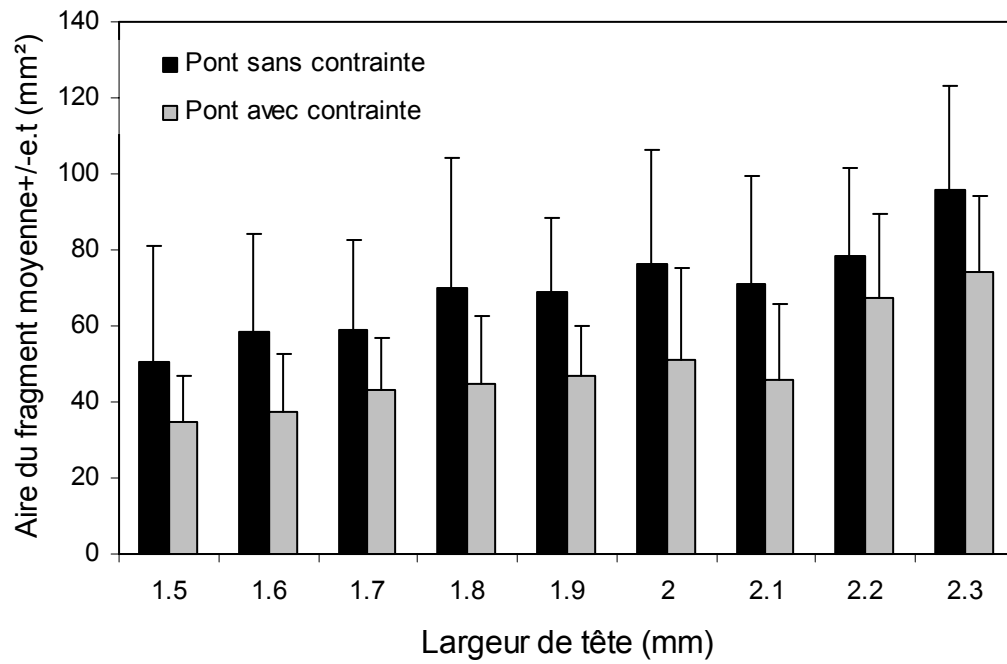


Figure X-6: Aire moyenne du fragment de Parafilm découpé en fonction de la largeur de la tête de la fourmi (regroupé par classe de 0.1mm) pour les pont avec et sans contrainte.

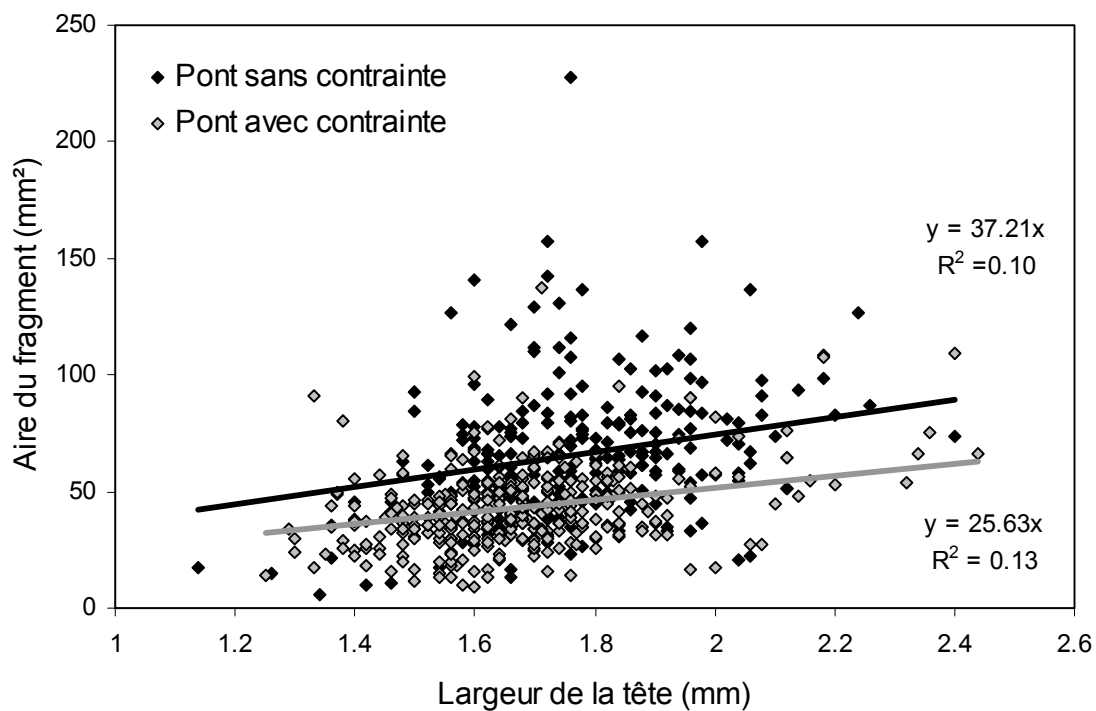


Figure X-7 : Aire du fragment en fonction de la largeur de la tête de la fourmi qui l'a découpé pour les deux types de pont utilisé (N=361 et N=342 respectivement pour le pont de sans et avec contrainte)

Une analyse de régression supplémentaire est effectuée pour les jeux de données de chaque pont utilisé ($F_{1,260}=29.175$, $P<0.001$ et $F_{1,379}=50.07$, $P<0.001$, respectivement pour le pont sans contrainte et le pont avec contrainte). Nous constatons que la largeur de la tête n'explique que 10.1 et 12.8% de la variance de l'aire du fragment, respectivement pour le pont sans et avec contrainte. Nous pouvons donc affirmer que d'autres facteurs vont être impliqués dans le déterminisme de l'aire du fragment découpé. Les conditions expérimentales standardisées nous permettent d'éliminer les facteurs suivants :

- Les caractéristiques physiques du matériel découpé.
- La durée du jeûne.
- La familiarité de la source.

Nous pouvons donc supposer que la variabilité interindividuelle et la stochasticité associée à l'événement de découpage (position de la fourmi, de la feuille, etc.) sont des facteurs prépondérants dans le déterminisme de l'aire du fragment découpé.

X.4.3 Polymorphisme

X.4.3.1 Fourmis chargées

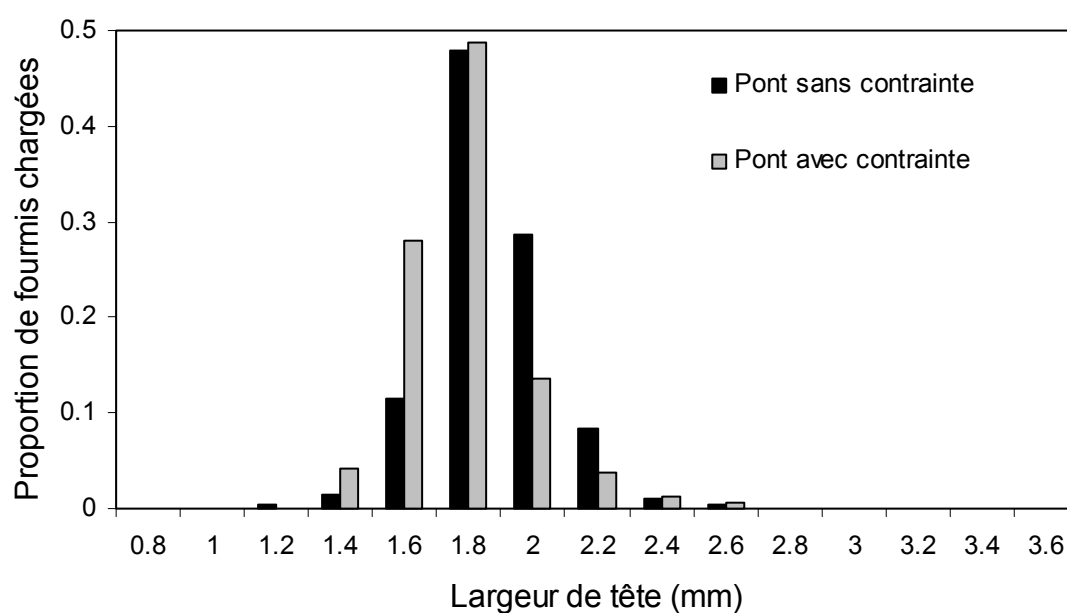


Figure X-8 : Distribution des largeurs de tête des fourmis non transporteuses capturées sur les ponts utilisés (N=360 pour le pont sans contrainte et N=342 pour le pont avec contrainte).

La Figure X-8 illustre la distribution des largeurs de tête des fourmis capturées au cours de nos expériences. Nous notons une différence significative dans les distributions obtenues pour les deux ponts utilisés (Kolmogorov–Smirnov : $Z=3.30$, $P<0.001$). Les largeurs moyennes de têtes des fourmis transporteuses sont égales à $1.76 \pm e.s\ 0.01$ et $1.67 \pm e.s\ 0.01$ mm, respectivement pour le pont sans contrainte et le pont avec contrainte de hauteur.

X.4.3.2 Fourmis non chargées

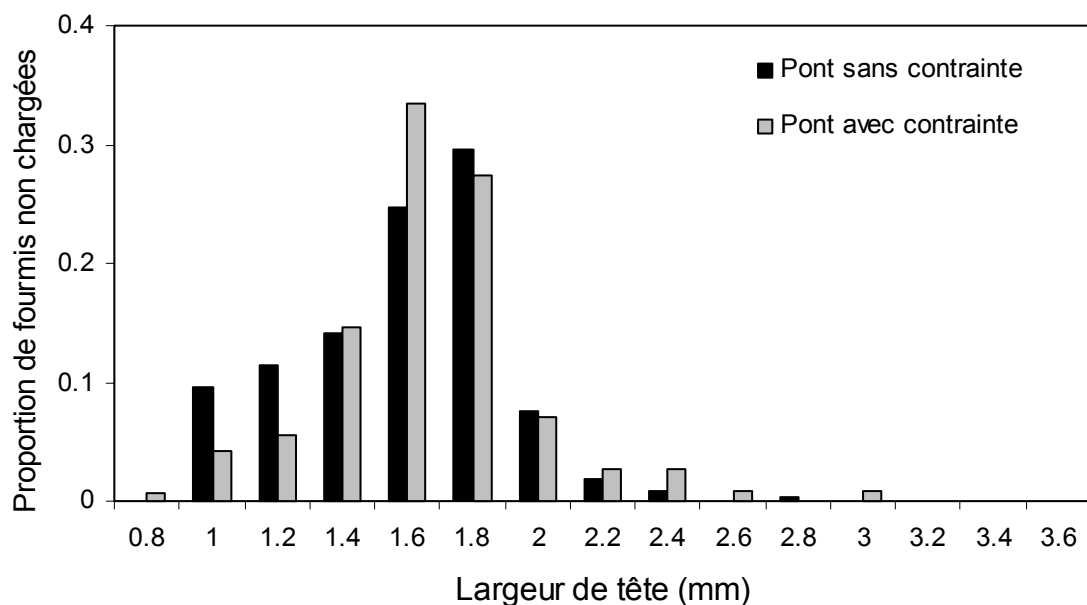
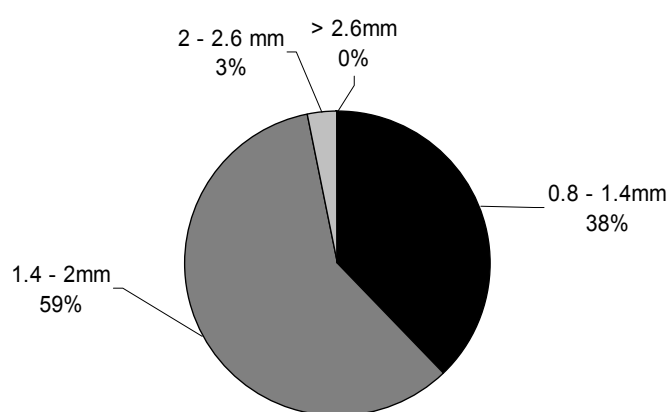


Figure X-9 : Distribution des largeurs de tête des fourmis transporteuses collectées sur les ponts utilisés (N=360 pour le pont sans contrainte et N=342 pour le pont avec contrainte).

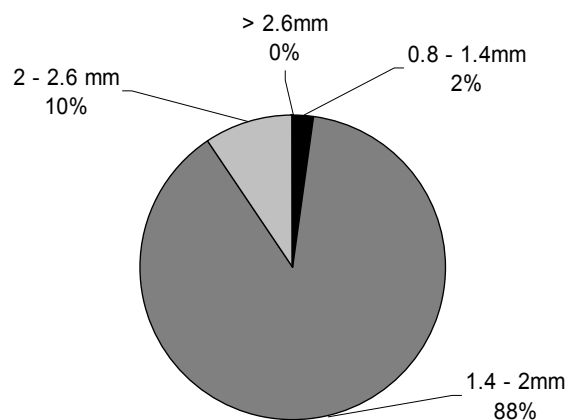
Nous constatons sur la Figure X-9 que les distributions des largeurs de tête des fourmis non transporteuses capturées sur le pont diffèrent significativement selon qu'une contrainte est présente ou pas (Kolmogorov–Smirnov : $Z=1.56$, $P=0.016$). Les fourmis de petite taille sont plus représentées sur le pont sans contrainte ($1.47 \pm e.s\ 0.02$ mm) que sur le pont équipé d'une contrainte ($1.55 \pm e.s\ 0.02$ mm).

X.4.3.3 Comparaison fourmis chargées – fourmis non chargées

Pont sans contrainte



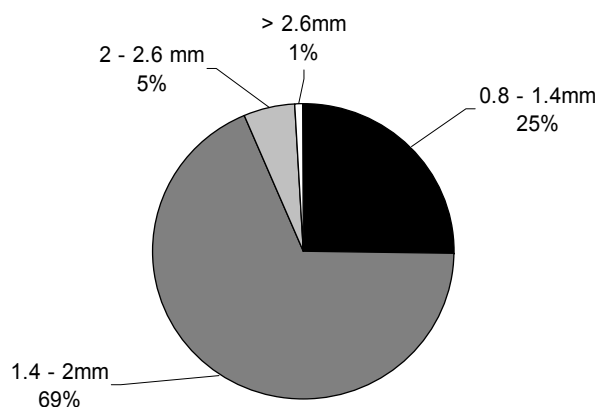
Fourmis non chargées pont 50mm



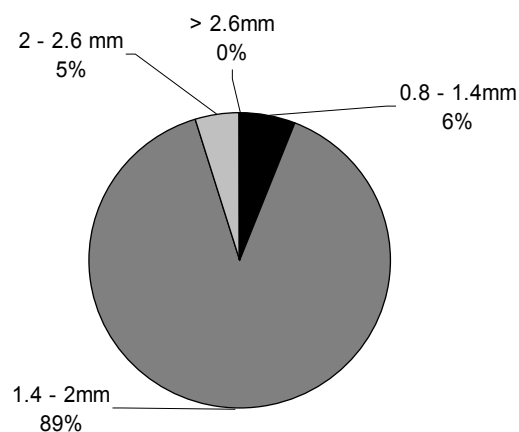
Fourmis chargées pont 50mm

Figure X-10 : Diagramme sectoriel présentant la distribution des largeurs de tête pour les fourmis chargées et non chargées lorsque le pont ne présente pas de contrainte.

Pont avec contrainte



Fourmis non chargées pont 50mm avec contrainte



Fourmis chargées pont 50mm avec contrainte

Figure X-11 : Diagramme sectoriel présentant la distribution des largeurs de tête pour les fourmis chargées et non chargées lorsque le pont présente une contrainte de hauteur.

Nous constatons que les distributions des largeurs de tête selon la catégorie de fourmi que l'on considère (chargée ou non chargée) sont significativement différentes pour les ponts sans contrainte ($\chi^2=105.31$, $ddl=2$, $P<0.001$

Figure VII-9) et avec contrainte de hauteur ($\chi^2=49.04$, $ddl=3$, $P<0.001$

Figure VII-10). Les transporteuses sont principalement des fourmis dont la largeur de tête est comprise entre 1.4 et 2mm. Nous constatons également que les fourmis de petite taille (0.8 – 1.4mm) figurent très peu dans la population des transporteuses.

X.4.3.4 Résumé

- L'aire des fragments découpés est plus petite lorsque les fourmis chargées empruntent un pont équipé d'une contrainte.
- L'aire du fragment résulte en partie de la taille de la fourmi qui le découpe. Le facteur largeur de tête explique toutefois peu la variabilité observée.
- La distribution des tailles des fourmis transporteuses varie en fonction de la présence ou non d'une contrainte. Les fourmis transporteuses sont légèrement plus petites sur le pont avec contrainte.
- La taille des fourmis non transporteuses est légèrement affectée par la présence d'une contrainte. Les fourmis sont plus petites sur le pont sans contrainte de hauteur.

X.4.4 Probabilité de contact

Afin de comparer le nombre de contacts entre une fourmi retournant au nid et une fourmi progressant en direction opposée c'est-à-dire se rendant à la source, en fonction du nombre de rencontres, de la présence d'une contrainte en hauteur et de la catégorie de fourmi (chargée ou non chargée), nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

Contacts=constante + b1 nombre de rencontres + b2 type de pont + b3 catégorie de fourmi + b4int1 + b5int2 + b6int3 + b7int4

Int1 : interaction entre type de pont et nombre de rencontres

Int2 : interaction entre catégorie de fourmi et nombre de rencontres

Int3 : interaction entre catégorie de fourmi et type de pont

Int 4 : interaction entre catégorie de fourmi, nombre de rencontres et type de pont.

b1, b2, b3, b4, b5, b6 et b7 sont les coefficients de régression du modèle.

Les variables indépendantes catégorielles (type de pont et catégorie de fourmi) sont recodées en associant un nombre entier à chacune des modalités. La moyenne des nombres choisis devant être nulle (pont sans contrainte=1 et pont avec contrainte=-1, chargée=1 et non chargée=-1).

La variable indépendante continue (nombre de rencontres) est recodée sous une forme centrée. Ceci est réalisé en soustrayant à chaque valeur la moyenne de la variable.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{7,239}=76.628$, $P<0.001$) et rend compte de 76.63% de la variance.

- Le nombre de rencontres (Tableau X-1 $P<0.001$) a un effet significatif sur le nombre de contacts. Ceci signifie que le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres subies sur le pont, que la fourmi soit chargée ou non, ou que le pont soit équipé d'une contrainte ou non.
- La présence d'une contrainte a un effet significatif sur le nombre de contacts subi par une fourmi (Tableau X-1 $P<0.001$). Pour un nombre de rencontres fixé, une fourmi qui traversera la contrainte établira plus de contacts qu'une fourmi se déplaçant sur un pont sans contrainte (Figure X-12), que la fourmi soit chargée ou pas.
- Le transport d'une charge n'a pas d'effet sur le nombre de contacts établi au cours du trajet (Tableau X-1 $P=0.282$), quel que soit le type de pont et le nombre de rencontres considérés.
- L'interaction entre le type de pont et le nombre de rencontres est significative, ce qui nous permet d'affirmer que les pentes des droites de régression décrivant la relation entre le nombre de contacts et le nombre de rencontres, toutes catégories de fourmis confondues, pour chaque type de pont sont significativement différentes (Tableau X-1, $P<0.001$, Figure X-12). En d'autres termes, la probabilité de contact donnée par la pente de la droite de régression dépend de la présence d'une contrainte sur le pont. Nous pouvons en effet observer sur les Figure X-12 et Figure X-13 que la probabilité de contact est plus grande sur un pont équipé d'une contrainte que sur un pont sans contrainte, que la fourmi soit chargée ou pas.

- L'interaction entre le nombre de rencontres et la catégorie de fourmi n'est pas significative ($P < 0.001$, Tableau X-1, Figure X-12), ce qui signifie que la probabilité de contact n'est pas affectée par le transport d'une charge, ceci quel que soit le pont considéré.
- L'interaction entre le type de pont et la catégorie de fourmi est significative (Tableau X-1 $P = 0.03$, Figure X-12). Pour un même nombre de rencontres, le nombre de contacts est plus important pour des fourmis chargées que pour des fourmis non chargées pour le pont sans contrainte.

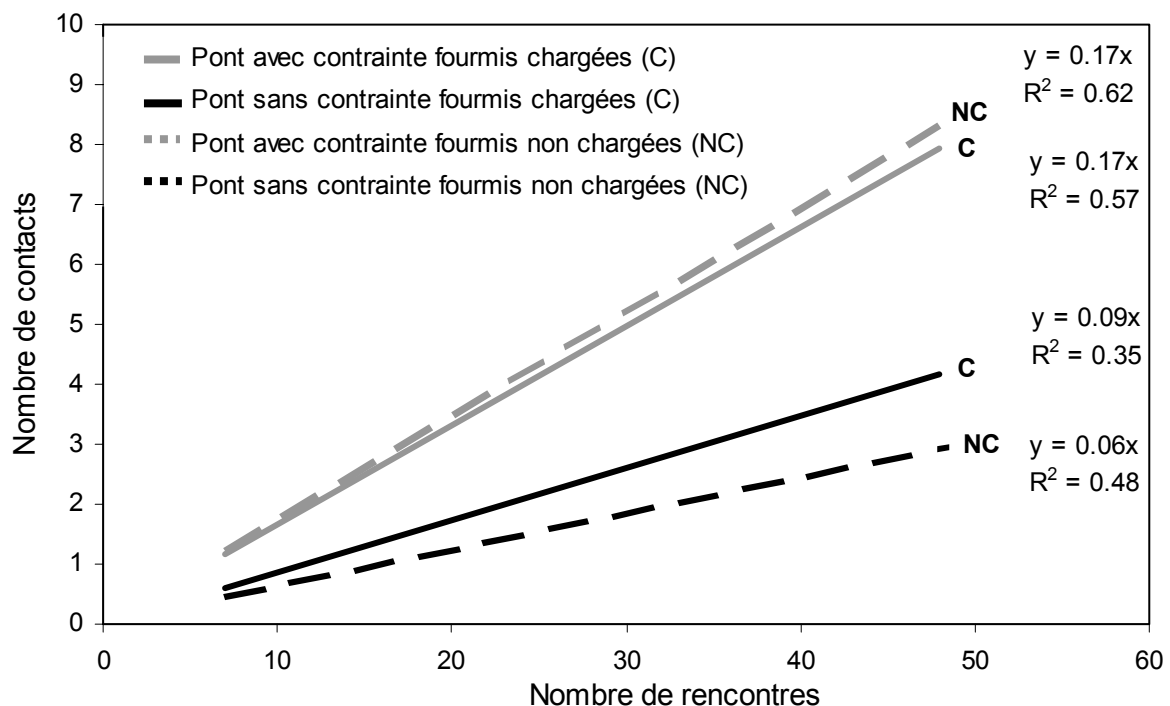


Figure X-12: Nombre de contacts qu'une fourmi chargée ou fourmi non chargée établit avec des fourmis se déplaçant en direction opposée (fourmis se dirigeant vers la source de nourriture) en fonction du nombre total de fourmis rencontrées selon la largeur du pont.

Notre modèle de régression multiple peut alors s'écrire :

Nombre de contacts = $2.76 - 1.04 \text{ type de pont} + 0.15 \text{ nombre de rencontre} + 1.2 \text{ catégorie de fourmi} - 0.06 \text{ int1} - 0.002 \text{ int3}$

L'analyse des coefficients de régression standardisés (Tableau X-1) nous montre que le nombre de contacts dépend principalement du nombre de rencontres survenues au cours du

trajet ($\beta=0.56$), suivi de l'effet de la contrainte ($\beta=-0.46$), et de l'effet de l'interaction entre le type de pont et le nombre de rencontres ($\beta=0.21$). L'interaction entre la catégorie de fourmi et le type de pont, bien que significative, n'explique que très peu la variance observée ($\beta=-0.08$).

	Coefficient non standardisé : B	Coefficient standardisé : β	t	Signification
Constante	2.76		35.51	P< 0.001
Type de pont	-1.04	-0.46	-13.42	P< 0.001
Catégorie de fourmi	0.08	0.04	1.08	P=0.282
Nombre de rencontres	0.154	0.56	16.11	P< 0.001
Rencontre * Type de pont	-0.06	-0.21	-6.29	P< 0.001
Rencontre * Catégorie de fourmi	-0.002	-0.009	-0.25	P=0.801
Type de Pont * Catégorie de fourmi	0.17	-0.08	2.2	P=0.030
Rencontre * Pont * Catégorie	0.003	-0.02	0.66	P=0.508

Tableau X-1 : Coefficient de régression du modèle de régression multiple expliquant le nombre de contacts par trois facteurs : nombre de rencontres, catégorie de fourmi (chargée ou non chargée) et type de pont (avec ou sans contrainte).

Une analyse de régression supplémentaire est effectuée pour les jeux de données de chaque pont lorsque les fourmis transportent une charge ($F_{1,59}=614.88$, $P<0.001$ et $F_{1,59}=192.84$, $P<0.001$, respectivement pour le pont avec et sans contrainte) et lorsqu'elles ne sont pas chargées ($F_{1,59}=678.72$, $P<0.001$ et $F_{1,59}=287.6$, $P<0.001$, respectivement pour le pont avec ou sans contrainte). L'analyse de régression rend compte de 57%, 62%, 35% et 48% de la variance, respectivement pour le pont avec et sans contrainte et pour les fourmis chargées et non chargées. Les pentes des droites de régression (Figure X-13) correspondent à la probabilité de contact. On constate ainsi que les probabilités de contact lorsque le pont est équipé d'une contrainte ($0.17 \pm \text{e.s } 0.007$ et $0.17 \pm \text{e.s } 0.007$, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées) sont deux fois plus importantes que sur le pont sans contrainte ($0.09 \pm \text{e.s } 0.006$ et $0.06 \pm \text{e.s } 0.004$).

Lorsqu'elle parcourt une distance de 10cm une fourmi chargée qui traverse une contrainte contacte en moyenne $4.3 \pm e.s0.29$ fourmis se dirigeant vers la source pour $26.6 \pm e.s1.1$ fourmis croisées, alors que sur un pont sans contrainte elle ne contactera que $1.87 \pm e.s0.18$ fourmis pour $22.2 \pm e.s1.04$ fourmis croisées. Nous pouvons donc supposer que la présence d'une contrainte affecte le trafic en favorisant les encombrements et les ralentissements.

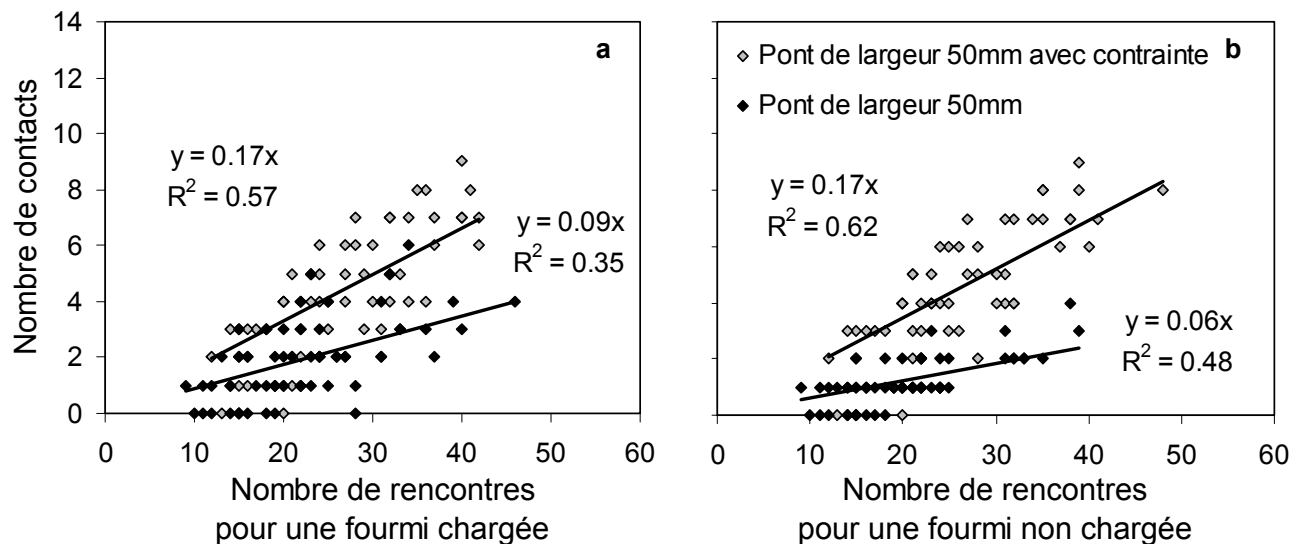


Figure X-13: Nombre de contact qu'une fourmi chargée (a) ou non chargée (b) établit avec des fourmis se déplaçant en direction opposée (fourmis se dirigeant à la source de nourriture) en fonction du nombre total de fourmis rencontrées, selon la présence ou non de contrainte en hauteur.

- Le nombre de contacts augmente linéairement avec le nombre de rencontres qui surviennent au cours du trajet.
- La probabilité de contact n'est pas plus élevée pour les fourmis chargées d'un fragment.
- La probabilité de contact est plus importante lorsque les fourmis, chargées ou non, traversent une contrainte en hauteur.

X.4.5 Temps de parcours

Afin d'étudier la relation liant le temps de parcours des fourmis chargées et non chargées au nombre de contacts subis tout au long du trajet en fonction de la présence d'une contrainte, nous réalisons le modèle de régression multiple suivant :

$$\text{Temps} = \text{constante} + b1 \text{ Type de pont} + b2 \text{ nombre de contacts} + b3 \text{ catégorie de fourmi} + b4\text{int1} + b5\text{int2} + b6\text{int3} + b7\text{int4}$$

b1, b2, b3, b4, b5, b6, b7 sont les coefficients de régression du modèle.

Int1 : interaction entre type de pont et nombre de contacts

Int2 : interaction entre catégorie de fourmi et nombre de contacts

Int3 : interaction entre catégorie de fourmi et type de pont

Int 4 : interaction entre catégorie de fourmi, nombre de contacts et type de pont.

Le modèle de régression linéaire multiple est significatif ($F_{7,519}=246.76$, $P<0.001$) et rend compte de 77.1% de la variance. Les trois variables indépendantes : présence d'une contrainte (Tableau X-2 $P<0.001$), catégorie de fourmi (Tableau X-2 $P<0.001$) et nombre de contacts (Tableau X-2 $P<0.001$) ont un effet significatif sur le temps de parcours.

- Le temps de parcours augmente linéairement avec le nombre de contacts, quelle que soit la catégorie de fourmi et le pont considérés.
- Pour un nombre de contacts donné, les fourmis chargées se déplacent plus lentement, et ceci quel que soit le pont considéré (Tableau X-2 Figure X-15).
- Pour un même nombre de contacts, la présence d'une contrainte affecte négativement le temps de parcours, que les fourmis soit chargées ou non.
- L'interaction entre la présence d'une contrainte et le nombre de contacts est significative (Tableau X-2 $P=0.048$). Ceci signifie que les pentes des droite de régression correspondant au temps perdu par contact sont légèrement différentes selon le type de pont utilisé, et ceci quelle que soit la catégorie de fourmi considérée. Le temps perdu lors d'un contact sera plus grand sur un pont avec contrainte que sur un pont sans contrainte, que la fourmi soit chargée ou non.

- L'interaction entre la catégorie de fourmi et le nombre de contacts n'est pas significative (Tableau X-2, $P=0.120$). Le temps perdu lors d'un contact est comparable sur les deux ponts utilisés pour les fourmis chargées ou non chargées.
- L'interaction entre le type de pont et la catégorie de fourmi est significative (Tableau X-2 $P<0.001$). Pour un nombre donné de contacts le temps de parcours est plus important pour des fourmis chargées que pour des fourmis non chargées en présence d'une contrainte, alors qu'il est comparable en l'absence de contrainte.
- L'interaction qui prend en compte les trois variables indépendantes est significative (Tableau X-2 $P=0.001$). Les droites de régression sur la Figure X-14 ont donc des pentes qui sont significativement différentes.

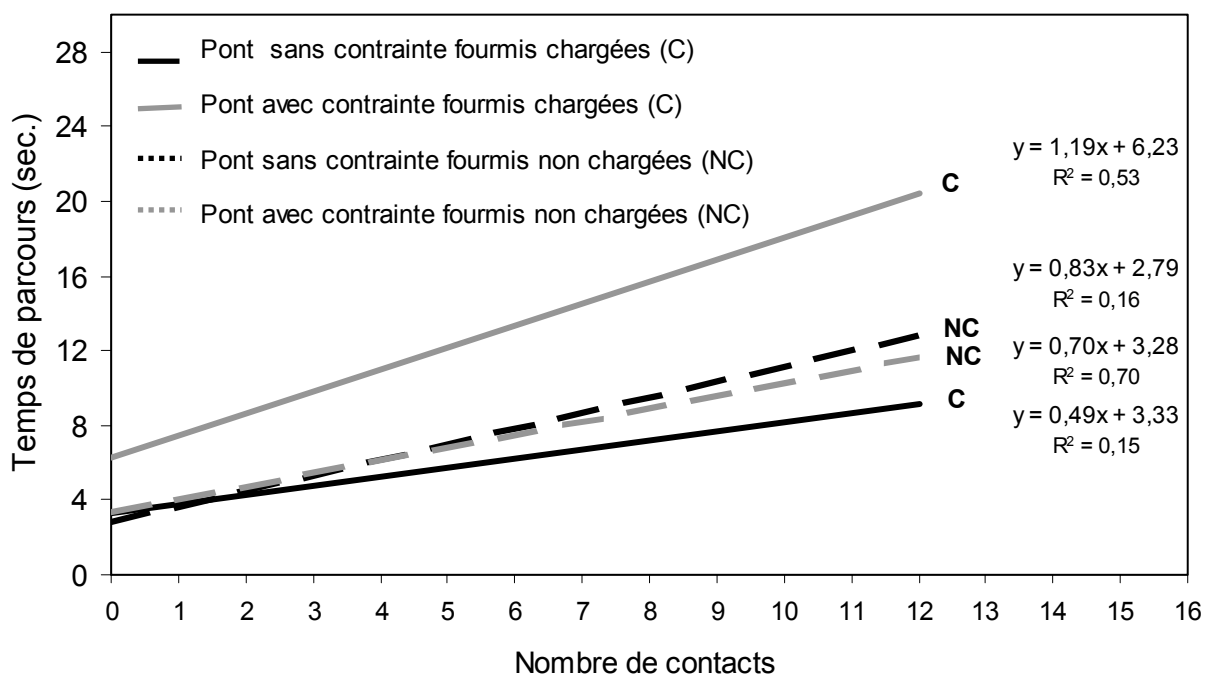


Figure X-14 : Temps de parcours exprimé en fonction du nombre de rencontres avec contact subies lors d'un parcours sur une distance de 10cm pour les deux types de ponts utilisés (avec et sans contrainte) et en fonction de la catégorie de fourmi (chargée ou non chargée).

Notre modèle de régression multiple peut alors se simplifier et s'écrire :

Temps de parcours = $7.32 - 0.85 \text{ type de pont} + 1.33 \text{ catégorie de fourmi} + 0.84 \text{ nombre de contacts} - 0.1 \text{int}1 - 0.77 \text{int}3 - 0.16 \text{int}4$

Largeur : 1 (sans contrainte) ou -1 (avec contrainte)

Contact : nombre de contacts – moyenne du nombre de contacts

L'analyse des coefficients de régression standardisés nous montre que le temps de parcours dépend principalement du nombre de contacts subis au cours du trajet ($\beta=0.56$), suivi de l'effet catégorie de fourmi ($\beta=0.38$), de l'effet type de pont ($\beta=-0.28$) et de l'interaction entre catégorie de fourmi et type de pont ($\beta=0.26$). Les autres effets sont minimes et expliquent une part négligeable de la variance observée (voir coefficients standardisés Tableau X-2).

	Coefficient non standardisé : B	Coefficients standardisé : β	t	Signification
Constante	6.30		71.61	$P < 0.001$
Type de pont	-0.85	-0.29	-9.62	$P < 0.001$
Catégorie de fourmi	1.33	0.38	15.08	$P < 0.001$
Nombre de contacts	0.84	0.56	16.77	$P < 0.001$
Contact * Type de pont	-0.10	-0.06	-1.98	$P=0.048$
Contact * Catégorie de fourmi	0.08	0.05	1.56	$P=0.120$
Type de pont * Catégorie de fourmi	-0.77	-0.26	-8.79	$P < 0.001$
Contact * Pont * Fourmis	-0.17	-0.11	-3.31	$P=0.001$

Tableau X-2 : Coefficients de régression du modèle de régression multiple expliquant le temps de parcours des fourmis par trois facteurs : nombre de rencontres, catégorie de fourmi (chargées ou non chargées) et type de pont (avec ou sans contrainte).

Une analyse de régression est effectuée pour les jeux de données de chaque pont utilisé, selon que les fourmis transportent ou pas un fragment ($F_{1,59}=10.47$, $P=0.002$ et $F_{1,199}=36.48$, $P<0.001$ pour le pont sans contrainte, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées, $F_{1,59}=63.88$, $P<0.001$ et $F_{1,199}=466.76$, $P<0.001$ pour le pont avec contrainte en hauteur, respectivement pour les fourmis chargées et non chargées).

Les pentes des droites de régression (Figure X-15) correspondent au temps perdu par contact. On constate ainsi sur la Figure X-15 que le temps perdu par contact est identique pour les fourmis chargées et non chargées sur le pont sans contrainte ($a=0.83 \pm IC_{0.95} 0.27$ et $a=0.49 \pm IC_{0.95} 0.30$, respectivement pour les fourmis chargées et les fourmis non chargées).

A l'inverse, une fourmi qui transporte une charge au travers de la contrainte en hauteur perd un temps non négligeable lors d'un contact par rapport à une fourmi non chargée ($a=1.19 \pm IC_{0.95} 0.29$ et $a=0.7 \pm IC_{0.95} 0.06$, respectivement pour les fourmis chargées et les fourmis non chargées).

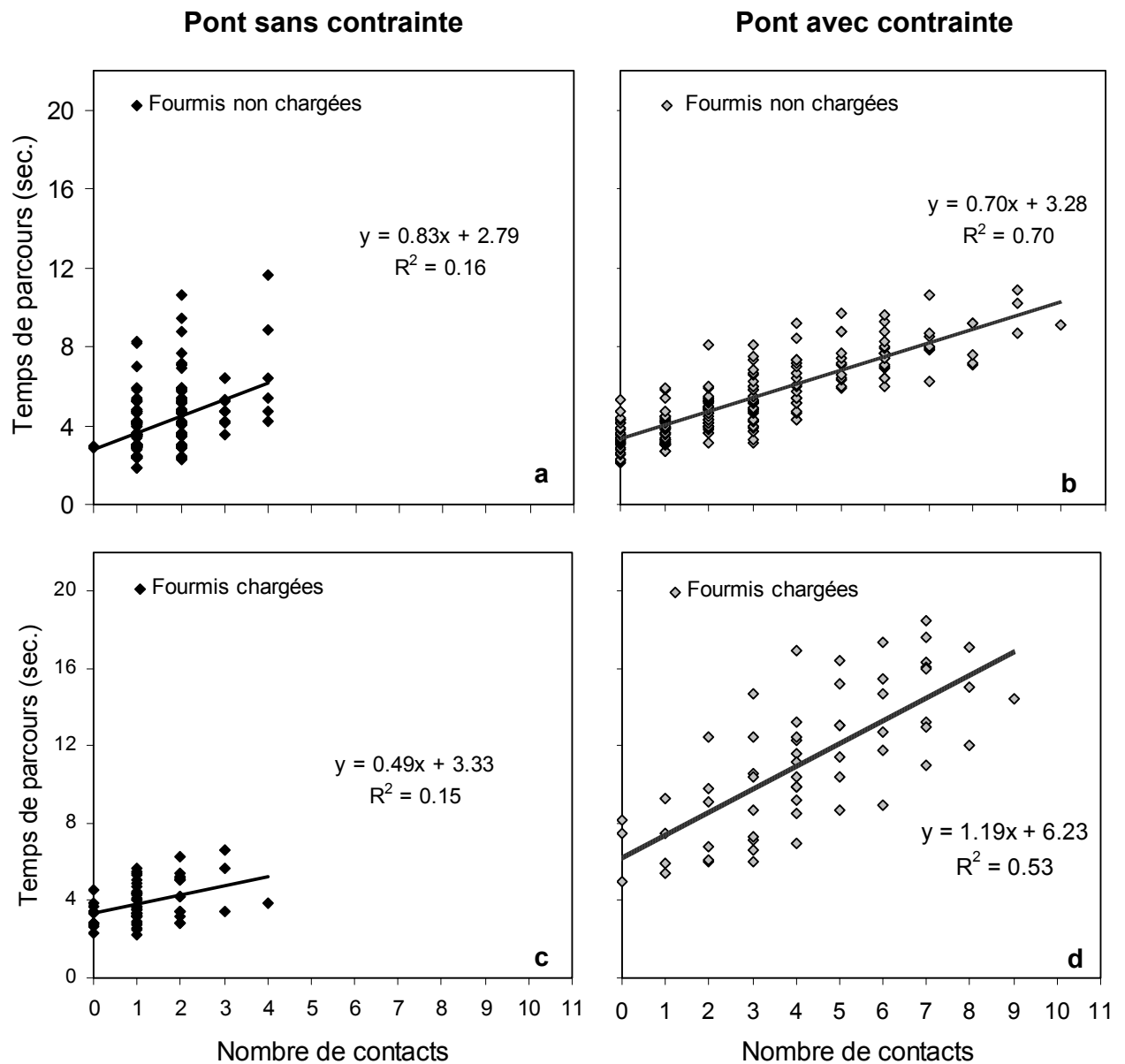


Figure X-15: Temps de parcours exprimé en fonction du nombre de rencontres avec contacts subis sur une distance de 10cm, pour les ponts avec et sans contrainte selon que la fourmi transporte ou pas un fragment. Il manque un titre au dessus des graphes : pont avec contrainte, pont sans contrainte.

Les temps de parcours en l'absence de contact (intersection de la droite de régression avec l'axe des ordonnées) sont identiques pour les fourmis chargées et non chargées lorsque

celles-ci se déplacent sur un pont sans contrainte ($b=2.78 \pm IC_{0.95} 0.47$ et $b=3.33 \pm IC_{0.95} 0.44$, respectivement pour les fourmis chargées et les fourmis non chargées). A l'opposé, sur le pont avec contrainte les fourmis chargées se déplacent deux fois moins vite que les fourmis non chargées ($b=6.15 \pm IC_{0.95} 1.42$ et $b=3.28 \pm IC_{0.95} 0.24$, respectivement pour les fourmis chargées et les fourmis non chargées). De plus, nous notons que les fourmis non chargées se déplacent à la même vitesse, qu'il y ait une contrainte ou pas sur le pont ($b=2.78 \pm IC_{0.95} 0.47$ et $b=3.28 \pm IC_{0.95} 0.24$, respectivement pour le pont sans et avec contrainte).

Nous constatons que le pour les ponts sans contrainte les modèles de régression n'expliquent que 15.6% et 16.47% de la variance observée, respectivement pour les fourmis chargées et les fourmis non chargées. Ceci laisse supposer que le paramètre nombre de contacts n'est pas le seul paramètre à avoir un rôle dans les temps de parcours. Le pont sans contrainte laisse certainement plus de liberté au déplacement des fourmis et, par conséquent, amplifie probablement la part de la variabilité interindividuelle dans les temps de parcours. A l'inverse, comme nous l'avons vu pour des ponts étroits, nous constatons que le nombre de contacts est un paramètre prépondérant concernant les temps de parcours observés pour le pont avec contrainte puisqu'il explique à lui seul 52.4% et 70.2% de la variance du temps de parcours, respectivement pour les fourmis chargées et les fourmis non chargées.

- Le temps de parcours augmente linéairement avec le nombre de contacts. Ce dernier facteur explique une part de la variance plus importante pour les ponts équipés d'une contrainte que pour les ponts sans contrainte.
- Les fourmis qui transportent une charge sur le pont avec contrainte perdent plus de temps lors d'un contact que les fourmis non chargées.
- Le temps de parcours est affecté par le transport d'une charge lorsque les fourmis traversent le pont équipé d'une contrainte en hauteur.
- Le transport d'une charge n'a aucune influence sur le temps de parcours et le temps perdu par contact sur un pont sans contrainte.
- Les fourmis non chargées qui se déplacent sur un pont équipé d'une contrainte ne sont pas affectées par celle-ci, leur temps de parcours et le temps perdu par contact demeurent semblables à ceux obtenus pour des fourmis qui évoluent sur un pont sans contrainte.

X.5 DISCUSSION

X.5.1 Temps de parcours

Le temps de parcours est beaucoup mieux expliqué par le nombre de contacts pour les ponts avec contrainte que pour les ponts sans contrainte. Le temps de parcours des fourmis découpeuses de feuilles peut être expliqué d'une part par la taille des fourmis. Rudolph et Loudon (1986) chez *A. cephalotes* et Shutler et Mullie (1991) chez *A. colombica* ont montré par exemple que les fourmis de plus grande taille se déplacent plus vite. D'autre part, les travaux récents de Burd et Aranwela (2003) chez *Atta cephalotes* ont montré que les collisions entre fourmis augmentent le temps de parcours des individus, mais que ce paramètre apparaît comme secondaire comparé à l'influence que peut avoir la taille de l'individu. Dès lors nous pouvons supposer que dans nos expériences les différences de vitesse résultant de la taille des fourmis peuvent s'exprimer pleinement sur un pont large où les collisions sont rares. A l'opposé, sur un pont avec contrainte les fourmis chargées sont ralenties par la contrainte et provoquent ainsi des encombrements qui vont se manifester par un plus grand nombre de collisions. Nous pouvons par conséquent imaginer que les fourmis sont contraintes de se déplacer toutes à la même vitesse au niveau de cette contrainte. Lewis et col. (1974) ont mis en évidence chez *Atta cephalotes* une diminution de moitié de la vitesse des individus lorsque le trafic devient trop important et ils rapportent que les différences de vitesses liées à la taille de l'individu ou au port de la charge deviennent négligeables. Nous pouvons donc supposer que les différences de vitesse induites par la taille de la fourmi sont minimisées sur un pont avec contrainte où les rencontres sont fréquentes et deviennent donc le principal facteur responsable des temps de parcours observés.

Le transport d'une charge a une influence significative sur le temps de parcours lorsqu'une contrainte en hauteur est présente. Etant donné que pour le pont sans contrainte la charge n'a aucune influence sur la vitesse de déplacement, nous pouvons affirmer que la différence observée lorsque la contrainte est présente, n'est pas le résultat du transport de la charge lui-même comme cela a déjà été démontré (chapitre VI.5 p282) mais notamment de l'influence de la contrainte sur le transport.

De plus, nous constatons que la différence importante des temps de parcours entre fourmis chargées et non chargées sur le pont avec contrainte est déjà présente lorsque ces

fourmis n'ont aucun contact lors de la traversée de la contrainte. Ceci nous autorise donc à affirmer que cette différence n'est pas due non plus au nombre de contacts. Nous pouvons donc suggérer que seule la contrainte est responsable des différences de temps de parcours observées. Nous avons noté au cours de nos expériences que les fourmis transportaient leurs fragments de façon différente au travers de la contrainte. En effet, nous avons pu noter que celles-ci effectuaient une rotation du fragment avant de traverser la contrainte, de manière à l'orienter horizontalement afin de faciliter leur déplacement. Malgré cette rotation nous avons pu remarquer que le fragment gardait un contact avec le plafond imposé par la contrainte. Nous pouvons donc aisément supposer que la modification opérée dans le transport de la charge, ainsi que le frottement induit par la contrainte, ralentissent considérablement les fourmis chargées. Il est fortement probable que ce ralentissement soit responsable des encombrements observés au niveau de la contrainte.

La contrainte, à l'opposé, n'a aucun effet sur les temps de parcours des fourmis non chargées. Cependant, elle a un effet sur la probabilité de contact des fourmis non chargées. Ceci s'explique par le fait que les fourmis chargées ralenties au niveau de la contrainte créent des encombrements qui se traduisent par de nombreuses rencontres avec contact.

X.5.1.1 Polymorphisme

Nous avons remarqué un léger effet de la contrainte sur la taille des fourmis non chargées, comme nous l'avons précédemment vu pour la largeur du pont. Nous pouvons supposer de la même façon que la contrainte imposée encourage les fourmis qui sont chargées de l'entretien de la piste à sortir (Howard 2001). La contrainte en hauteur pourrait être perçue comme un obstacle (Burd 1995), ce qui pourrait expliquer la surreprésentation des fourmis de grande taille.

La distribution des tailles de fourmis qui transportent des fragments est légèrement influencée par l'encombrement. Les fourmis découpeuses de grande taille sont moins présentes sur le pont avec contrainte. Sachant que celles-ci découpent de gros fragments (Weber 1972), nous pouvons imaginer qu'elles sont inhibées par la présence de la contrainte. Nous allons discuter plus précisément cette hypothèse dans les paragraphes qui vont suivre et qui sont consacrés à la taille du fragment.

Il faut noter que la différence de taille relevée entre les fourmis est relativement faible et ne peut pas expliquer les différences dans les temps de parcours des fourmis chargées que nous avons traité précédemment (voir chapitre IX p373).

X.5.2 Taille du fragment

Nous retrouvons pour les deux types de pont utilisés la relation entre la taille de la fourmi et l'aire du fragment découpé mis en évidence par Weber (1972). Nous avons vu que la régression n'explique qu'une faible part de la variabilité. Ceci suggère une certaine plasticité ou un forte composante aléatoire dans le comportement de découpage chez cette espèce, comme l'avait déjà montré Burd (1995). Nous avons montré que les fragments découpés lorsqu'une contrainte est présente sont de plus petite taille. Nous avons pu constater que la contrainte ne constitue pas un « filtre sélectif » qui ne laisserait passer que les fourmis équipées de petit fragment. Nous avons pu en effet observer que toutes les fourmis qui se présentent à l'entrée de la contrainte la traversent par la suite. Nous avons noté un seul demi-tour sur 200 fourmis chargées suivies au cours de nos observations.

De plus, même si la taille des fourmis est légèrement affectée par la présence d'une contrainte, nous avons noté que, pour une taille de fourmi considérée, le fragment découpé était significativement plus petit. Le comportement de découpage semble donc influencé par la contrainte puisque nous nous sommes assurés que les fourmis capturées étaient bel et bien celles qui avaient découpé le fragment mesuré.

Nous pouvons d'ores et déjà éliminer l'hypothèse selon laquelle la taille des fragments serait le résultat d'un encombrement à la source car la population de fourmis présentes à la source résultant du flux d'arrivée est identique à celle des expériences où la contrainte est absente. C'est donc bien la contrainte qui est responsable à elle seule de la taille des fragments. Nous avons émis deux hypothèses pour rendre compte de la taille du fragment découpé.

X.5.2.1 Première hypothèse : modification comportementale

Les fourmis ont eu accès au dispositif un jour avant le début des expériences. Nous ne pouvons donc pas éliminer l'hypothèse d'une forme d'apprentissage. Durant la journée

d'habitation au dispositif nous n'avons remarqué aucun fragment abandonné au niveau de l'aire de fourragement, mais nous ne pouvons pas éliminer le fait que ces fragments aient pu être recoupés comme l'a montré Prado (1973). Cet auteur, en effet a montré que lorsque le diamètre du tube offert aux fourmis en guise d'accès à la nourriture était trop étroit pour permettre le passage de la fourmi équipée de son fragment de taille « normale », la fourmi adoptait deux types de stratégie :

- la construction d'un nouveau jardin au niveau même de la source de nourriture.
- le redécoupage des morceaux jusqu'à atteindre la taille adéquate permettant le passage de la fourmi et du fragment.

Lors de nos observations nous n'avons remarqué aucun des comportements cités ci-dessus. Cependant notre dispositif est moins contraignant et des fragments de grande taille peuvent être transportés au travers de la contrainte (voir histogramme Figure X-5 p417). Nous pouvons donc avancer l'hypothèse qu'au cours des trajets successifs lors de la période d'habitation, la contrainte a joué le rôle d'une rétroaction négative. Les fourmis confrontées aux difficultés de déplacement lors de la traversée de la contrainte, auraient petit à petit ajusté la taille de leur fragment à la hauteur de la contrainte. Ce mécanisme d'ajustement est parfois appelé autocorrection (Campan et Scapini 2002). L'autocorrection va conduire un individu à modifier continuellement certains aspects de ses stratégies comportementales, à en changer la structure motrice. Ces ajustements comportementaux contribuent individuellement à l'accroissement des performances. Cet ajustement de la taille du fragment ne sous-entend pas que la fourmi ait réellement associé la présence d'une contrainte au ralentissement provoqué par le transport du fragment au travers de cette contrainte. Le ralentissement au travers de la contrainte oblige seulement la fourmi à ajuster son comportement en réponse à un stimulus négatif. Lorsque nous avons ôté la contrainte nous avons remarqué que la taille des fragments restait affectée pendant la journée qui suivait ; ceci confirmerait que la fourmi ne fait pas une association immédiate entre la présence d'une contrainte et la taille du fragment qu'elle doit découper en réponse.

X.5.2.2 Deuxième hypothèse : état motivationnel et communication

La prise de décision concernant la taille du fragment, après le filtrage sélectif de l'information extérieure, va dépendre d'un certain nombre de facteurs internes propres à

l'organisme décideur auquel nous n'avons pas accès. Le premier concept qui peut rendre compte de la décision comportementale est celui de la motivation (état psychophysiologique du système nerveux en vue de réaliser une activité). En effet, Roces et Nuñez (1993) ont montré chez *Acromyrmex lundii* que l'information obtenue par les recrutées de la part des scouts peut moduler leur état motivationnel. Ceci se manifeste par une modification de la vitesse de déplacement et de la taille des fragments découpés lorsque les fourmis recrutées confrontées au même stimulus (morceau de Parafilm) ont obtenu des informations différentes de la part des scouts concernant la qualité d'une source. Roces et Nuñez (1993) montrent que lorsqu'ils offrent aux scouts une source d'eau sucrée à 10%, les fourmis qu'elles vont recruter par la suite découperont des fragments de Parafilm plus petits que lorsqu'ils offrent aux scouts une source à 1%. Dans notre cas nous pouvons suggérer que le ralentissement provoqué par le transport d'une charge au travers de la contrainte va influencer les recrutées qui seront motivées à découper des fragments plus petits.

X.5.2.3 Troisième hypothèse : polyéthisme

Nous pouvons imaginer qu'au sein de notre population de découpeuses il existe une idiosyncrasie et que nous ayons pour simplifier deux sous-populations :

- des découpeuses qui coupent de « petits » fragments.
- des découpeuses qui coupent de « grands » fragments.

Ce type de spécialisation est proche de celle observée par Rissing (1981) chez l'espèce *Veromessor pergandei*. Cet auteur observe qu'il existe des sous-populations spécialisées dans le transport d'espèces de graine différentes. Cependant, il est vrai que dans notre cas le matériel à transporter reste le même, ce qui n'est pas le cas dans les observations de Rissing.

Dans notre expérience, la contrainte pourrait agir sur la deuxième catégorie de fourmis en inhibant leur comportement de découpage. Elle constituerait ainsi un filtre indirect. Nous avons vu en effet que la variance de l'aire du fragment découpée est moins importante lorsque le pont est équipé d'une contrainte (X.4.2 p417 Figure X-5). Nous pouvons donc invoquer la présence d'une seule sous-population dans notre échantillon de fourmis. Cependant, ceci va à l'encontre du résultat concernant le nombre de fragments transportés, puisque nous avons vu que celui-ci était deux fois plus important sur le pont avec contrainte. En effet, si la contrainte, en filtrant la

population de fourrageuses, ne permet qu'à une seule sous-population de transporter des fragments, il devient difficile d'expliquer comment le nombre de fragments transportés observé au cours de nos expériences peut être plus important sur un pont avec contrainte que sur un pont sans contrainte. Toutefois, nous pouvons aussi imaginer que la population restante soit plus active. Cette activité plus élevée pourrait résulter du nombre plus élevé de contacts avec leurs congénères chargés au niveau de la contrainte.

X.5.3 Nombre de fragments

Nous avons vu dans un premier temps que le flux total n'était pas affecté par la présence d'une contrainte en hauteur. Le flux obtenu correspond à celui observé par Lighton et col. (1987) sur la même espèce. Les fourmis non chargées qui reviennent au nid ont une fonction qui reste relativement floue. Elles peuvent être engagées dans le nettoyage de la piste (*Atta colombica* Lugo et col. 1973, Howard 2001), le recrutement (*Atta cephalotes* Jaffe et Howse 1979), le transfert d'informations concernant les caractéristiques de la source (*Acromyrmex lundii* Roces 1993, Roces et Nuñez 1993) ou bien elles reviennent au nid parce qu'elles n'ont pas trouvé de site de découpage disponible (*Atta colombica* Shepherd 1982).

Nous avons remarqué une nouvelle fois comme dans le cas des ponts étroits (chapitre VII p293) que le flux de fourmis chargées était deux fois plus important sur le pont équipé d'une contrainte en hauteur. Ce résultat corroborerait la théorie de la maximisation de l'apport alimentaire au niveau collectif. Le nombre de fragments transportés peut s'expliquer par l'hypothèse énoncée lors du chapitre VII p293, à savoir l'existence d'une variabilité interindividuelle des seuils de réponse. Le nombre de fourmis chargées contactées au travers de la contrainte par des fourmis se rendant à la source de nourriture est deux fois plus important par rapport à un pont sans contrainte. Ces contacts résultent du ralentissement des fourmis chargées au niveau de la contrainte, ralentissement qui provoque des encombrements. Nous pouvons donc ici aussi émettre l'hypothèse d'une augmentation de la stimulation par ces contacts, provoquant l'activation du comportement de découpage chez des fourmis à seuil de réponse faible. En d'autres termes, les fourmis qui se dirigent vers la source seraient stimulées par les contacts avec les fourmis chargées au niveau de la contrainte.

Cependant, à la lumière des résultats obtenus sur la taille des fragments nous pouvons émettre une seconde hypothèse expliquant le nombre élevé de transporteuses, déjà évoquée au cours du chapitre VII p 293 et qui concerne l'encombrement à la source.

L'encombrement à la source peut se traduire de deux façons :

- Par une compétition pour le site de découpage disponible, c'est-à-dire que certaines fourmis ne trouvent pas de place pour débiter leur découpage.
- Par une gêne provoquée par les fourmis cherchant à découper (VII p 293).

Etant donné que nous avons montré que les fourmis découpaient des fragments plus petits en réponse au ralentissement provoqué par le passage au travers de la contrainte, nous pouvons par conséquent affirmer que le temps de découpage est plus court (Burd 1996a) et, par conséquent, que d'une part les fourmis peuvent rentrer plus rapidement au nid et d'autre part l'attente des fourmis cherchant un site disponible pour découper est plus courte (Burd 1996b « queuing effect»). Shepherd (1982) chez *Atta colombica* a montré que lorsqu'il y a de l'encombrement au niveau de la source les fourmis se dispersent et une certaine proportion d'entre elles rentrent au nid sans avoir découpé de fragment. Nous pouvons faire l'hypothèse que la probabilité de rentrer au nid sans avoir découpé augmente avec le temps d'attente à la source. Le fait de découper des fragments plus petits, en diminuant le temps d'attente, pourrait limiter ce phénomène de « frustration ». Ce comportement pourrait permettre à un plus grand nombre de fourmis de trouver un site de découpage disponible, et ainsi revenir au nid chargées d'un fragment. Enfin, toujours en réponse au découpage de petits fragments, nous pouvons supposer que la densité de découpeuses pourrait être plus importante avec moins de conflits et plus d'effets stimulants entre elles notamment liés aux stridulations déjà mentionnées. Il en résulterait une nouvelle augmentation de la vitesse de découpage et dès lors une augmentation du flux de transport de fragments.

X.5.4 Chaînes et caches ?

Contrairement à certains auteurs (*Atta sexdens*, Fowler et Robinson 1979, Hubbell et col. 1980 ; *Atta colombica* Lugo 1973 observation, Anderson et Jadin 2001 quantification), mais conformément à Hart et Ratnieks (*Atta colombica* 2001), nous n'avons observé au cours

de nos expériences pratiquement aucun transfert direct (1 sur 200 fourmis chargées suivies). Le temps de transfert est égal en moyenne à 30 secondes (Anderson et Jadin 2001). Ce temps qui peut paraître négligeable sur de longues pistes peut s'avérer extrêmement coûteux sur des pistes de courte distance. Dans notre expérience nous n'avons également noté aucun abandon de fragments, et donc aucune formation de caches, ni à la source ni devant la contrainte. La totalité des fragments est rapportée au nid par les fourmis qui les ont découpés. A l'inverse, Hart et Ratnieks (2001) avaient pu induire la formation de caches en déposant un obstacle au travers de la piste. Cependant, l'obstacle utilisé par ces auteurs ne permettait pas le passage des fourmis ; les fourmis chargées étaient alors contraintes de contourner l'obstacle et par conséquent de quitter la piste. Ces auteurs ont également montré que la formation de cache n'intervenait qu'au delà d'une certaine valeur de flux de fourmis chargées. Ce flux est estimé à 25 fourmis par minute, ce qui est supérieur aux valeurs que nous avons mesurées au cours de notre étude.

De plus, ces auteurs ont mis en évidence que la probabilité de déposer un fragment est maximale près de la source et diminue au fur et à mesure que les fourmis s'en éloignent (Hart et Ratnieks 2001). Ce dépôt, résulte vraisemblablement d'un changement topographique entre la piste établie sur le tronc de la plante et la piste présente au sol. Dans nos expériences, les arbres étant relativement petits, nous pouvons imaginer que les changements topographiques sont négligeables.

Lugo et col. (1973) montrent également que le nombre d'abandons de fragment augmente lorsque la distance entre le nid et la source augmente. Nous pouvons supposer que la probabilité de dépôt est constante à chaque unité de temps et que par conséquent lorsque la distance augmente les chances de retrouver un fragment abandonné vont être plus grande.

Nous pouvons imaginer que le comportement de dépôt observé par beaucoup d'auteurs soit le résultat, à la fois du trafic et de la distance au nid, et que par conséquent nous ne puissions les observer au cours de nos expériences.

X.5.5 Conclusion

Nous pouvons conclure que la présence d'une contrainte affecte l'aire des fragments découpés mais, en contrepartie, conduit à l'augmentation du nombre de fragments ramenés au nid par unité de temps. Aussi étonnant que cela puisse paraître, au niveau collectif la quantité

de nourriture parvenant au nid par unité de temps est plus grande lorsque les fourmis fourragent sur le pont équipé d'une contrainte que lorsqu'elles utilisent un pont sans contrainte. Cette contrainte que nous avons imposée est à rapprocher des structures observées par différents auteurs. Vasconcelos (1990) rapporte que les fourmis découpeuses de feuilles de l'espèce *Atta sexdens* ont des pistes permanentes qui sont formées d'une partie souterraine en prolongement du nid et d'une partie épigée ensuite. La partie hypogée est souvent très longue et, à l'inverse la partie épigée, n'excède pas 25m. Ces pistes souterraines ont également été observées chez *Atta texana* (Mintzer 1979). Outre l'aspect proximal, il serait troublant de constater que l'augmentation de la quantité de nourriture rapportée soit d'une manière ou d'une autre « liée » à l'augmentation de la sécurité sur les pistes reposant sur la proportion des parties hypogées.

Néanmoins, nous avons vu dans nos expériences que les fourmis chargées doublent leur temps de trajet au niveau de la contrainte. Rockwood et Hubbell (1987) montrent que la vitesse de déplacement est considérablement réduite lorsque les fourmis se déplacent sur un sol non déblayé. Howard estime à 600 g/m² environ, la quantité de débris qui tombent sur la piste par an. Nous pouvons imaginer que les colonies sont fréquemment confrontées à de nombreux obstacles entravant la piste, et que la plasticité du comportement de découpage observée au cours de nos expériences peut être une réponse efficace face à l'imprévisibilité de l'environnement. Howard a en effet montré par exemple que le temps moyen nécessaire à une fourmi pour dégager complètement un obstacle de 3g est de 17h. Nous pouvons dès lors imaginer que l'ajustement de la taille du fragment évitera aux fourmis chargées de rester bloquées et compensera le temps nécessaire à l'enlèvement de l'obstacle. Néanmoins, avant de nous attacher à comprendre la fonction de ce comportement, il demeure primordial de comprendre s'il y a réellement ajustement du découpage ou spécialisation individuelle. Pour cela il serait nécessaire d'identifier les fourmis pour pouvoir les suivre au cours du fourragement et déterminer si la taille des fragments qu'elles découpent est constante au cours de la période de récolte. On pourra ainsi déterminer si nous avons des sous-populations de fourmis différentes, avec des fourmis qui découpent de petits fragments et d'autres qui en découpent des plus grands. Nous pourrions ainsi voir dans un second temps si une des deux sous-populations disparaît lorsque la contrainte est présente.

SECTION 2:

Hétérogénéités de l'environnement perçues comme des guides lors des déplacements collectifs chez les fourmis

« Si nous prenons la nature pour guide, nous ne nous égarerons jamais. »

Cicéron

Avant propos

Il est fréquent que les individus soient attirés par des hétérogénéités de l'environnement et que ce phénomène soit à l'origine de grands regroupements. Un exemple typique est le rassemblement des éphémères autour de sources lumineuses. L'attraction pour une hétérogénéité de l'environnement couplée à l'attraction entre individus peut conduire, par des processus d'amplification, à la formation de groupes dont la distribution dans l'espace n'obéit pas à un pattern aléatoire. Chez les fourmis, nous pouvons imaginer que l'attraction pour une hétérogénéité physique de l'environnement, associée au recrutement par suivi et dépôt de piste, pourra encourager la focalisation de l'activité dans une zone donnée de l'espace. Nous pouvons supposer que la préférence exprimée pour une hétérogénéité ait un rôle à jouer dans la mise en place des choix collectifs lorsque la colonie sera confrontée à plusieurs chemins possibles pour se rendre à une source de nourriture. Néanmoins, cette focalisation pourrait s'avérer risquée si elle conduit un trop grand nombre d'individus à se regrouper sur un seul chemin et à favoriser ainsi les encombrements.

Dans cette section nous avons étudié l'influence des préférences individuelles pour une hétérogénéité de l'environnement sur la prise de décision collective. Nous avons pu mettre en évidence le couplage entre préférence individuelle et coopération dans l'organisation spatiale du trafic et la mise en place d'une piste chimique.

Ce travail constitue une étude préliminaire qui sera poursuivi par l'étude du conflit entre l'attraction pour une hétérogénéité d'une part, et l'émergence d'encombrement d'autre part.

AMPLIFICATION
DES PREFERENCES
INDIVIDUELLES DANS
UN CONTEXTE SOCIAL
CHEZ LA FOURMI
LASIVS NIGER

*« Sur quelque préférence une estime se fonde, et c'est n'estimer rien
qu'estimer tout le monde. »*

Molière

XI AMPLIFICATION DES PREFERENCES INDIVIDUELLES DANS UN CONTEXTE SOCIAL

RÉSUMÉ

Les processus d'amplification sont une composante essentielle de la majorité des phénomènes observés chez les espèces grégaires et sociales. L'émergence de comportement collectif est permise par l'amplification de préférences ou comportements individuels et par l'action combinée de nombreux individus. Dans ce chapitre nous testons l'hypothèse selon laquelle une faible préférence individuelle pour le suivi d'une hétérogénéité pourrait être amplifiée via la communication par piste chimique et ainsi conduire à des choix collectifs. Dans l'expérience, les fourmis empruntent un pont en losange offrant le choix entre deux branches d'égale longueur pour atteindre une source de nourriture. Nous avons utilisé deux ponts : un pont « contrôle » sans rampe et un pont « expérimental » dont l'une des branches est équipée d'une rampe le long du bord interne. Dans le cas du pont contrôle la majorité des expériences se terminent par la sélection d'une branche sans qu'une préférence s'exprime pour l'une ou l'autre branche. En revanche, lorsque les fourmis sont confrontées au pont expérimental, elles choisissent quasi systématiquement la branche équipée d'une rampe. Un modèle mathématique nous a permis de faire le lien entre la tendance thigmotactique relevée au niveau individuel et les décisions collectives observées. Nous avons partiellement étudié le modèle pour évaluer le poids de l'amplification lorsque nous varions les conditions notamment en faisant varier le nombre de chemins.

XI.1 INTRODUCTION

Les processus d'amplification sont largement répandus dans le règne animal et en particulier chez les organismes qui vivent en groupe, de la bactérie jusqu'à l'homme (voir par ex Deneubourg et Goss 1989; Theraulaz et Spitz 1997; Bonabeau et col. 1997; Detrain et col. 1999; Parrish, et Edelstein-Keshet 1999 ; Camazine et col. 2001; Krause et Ruxton 2002 ; Hemelrijk 2002 ; Couzin et Krause 2003). Les phénomènes d'amplification constituent la base de nombreux phénomènes collectifs auto-organisés principalement étudiés chez les arthropodes grégaires et sociaux. Les exemples sont nombreux: agrégation proprement dite (scolyte Deneubourg et col. 1990; araignées Saffre et col. 1999; *Lasius niger* Depickère et col. 2004; *Blatella germanica* Jeanson et col., 2004; *Blatella periplaneta* Amé et col 2004), défense collective (fourmis légionnaires Franks et Partridge 1994; *Apis mellifera* Millor et col. 1999), synchronisation d'activités (lucioles Buck 1988; fourmis Cole et Trampus 1999), mise en place de piste et recrutement alimentaire (fourmis Pasteels et col. 1987 ; *Apis mellifera* Seeley et col. 1991; chenilles sociales Fitzgerald 1995), déménagement (abeilles Camazine et col. 1999 *Apis mellifera*; Visscher & Camazine 1999, Pratt et col. 2002 fourmis, fourmis Jeanson et col. 2004), construction de nid (termites Deneubourg 1977, guêpes Theraulaz et col. 1999). Lors de tous ces phénomènes (la liste est loin d'être exhaustive) les comportements collectifs observés résultent de l'amplification de comportement ou de tendance individuelle par l'action combinée de nombreux individus. Si nous prenons l'exemple du recrutement de masse, le comportement de pistage d'un individu qui revient au nid après avoir trouvé de la nourriture va être amplifié par la réponse de ses congénères qui sont encouragées à pister à leur tour. De légères différences observées chez ces individus dans la propension à réaliser un comportement donné, vont pouvoir, au travers des processus d'amplification donner des résultats totalement différents au niveau collectif (Camazine et col. 2001). Ces mécanismes ont certainement eu une importance considérable au cours de l'évolution lorsque l'on considère ces différences non plus entre individus de la même espèce mais entre individus d'espèces différentes. En effet, le phénotype d'une espèce est à la fois composé des comportements exprimés au niveau individuel mais aussi par les structures et les comportements collectifs que les individus réalisent (Dawkins 1999) (citons pour exemple les nids des insectes sociaux).

Ce chapitre sera consacré à l'analyse d'un phénomène d'amplification des capacités individuelles des ouvrières de la fourmi *Lasius niger*. Nous avons choisi le suivi de bord comme comportement type pour étudier l'influence des préférences individuelles sur les dynamiques de recrutement et les choix de chemins menant à une source de nourriture.

De nombreux animaux présentent une forte tendance à suivre les hétérogénéités physiques de l'environnement comme les bords ou les arêtes (Fraenkel et Gunn 1961; Schöne 1980). Ce comportement est couramment observé chez les animaux tel que les rongeurs et les insectes qui se déplacent dans des milieux colonisés par l'homme et parsemés d'hétérogénéités physiques linéaires (trottoir, mur...etc.). Le suivi de bord peut reposer sur des stimuli mécaniques et tactiles (thigmotaxie: Creed et Miller 1990; Okada et Toh 2000; Jeanson et col. 2003a), mais aussi sur des stimuli visuels (Pratt et col. 2001; Collett et col. 2001; Graham et Collett 2002; Heusser et Wehner 2002). La tendance thigmotactique peut apparaître si forte que celle-ci peut encourager les animaux à faire de longs détours (termites : Kalshoven 1958, Jones et Gathorne-Hardy 1995, Fourmis : *Formica* sp Rosengren 1971) alors même qu'il pourraient se déplacer en ligne droite pour rejoindre un point donné dans l'espace (Figure XI-1).

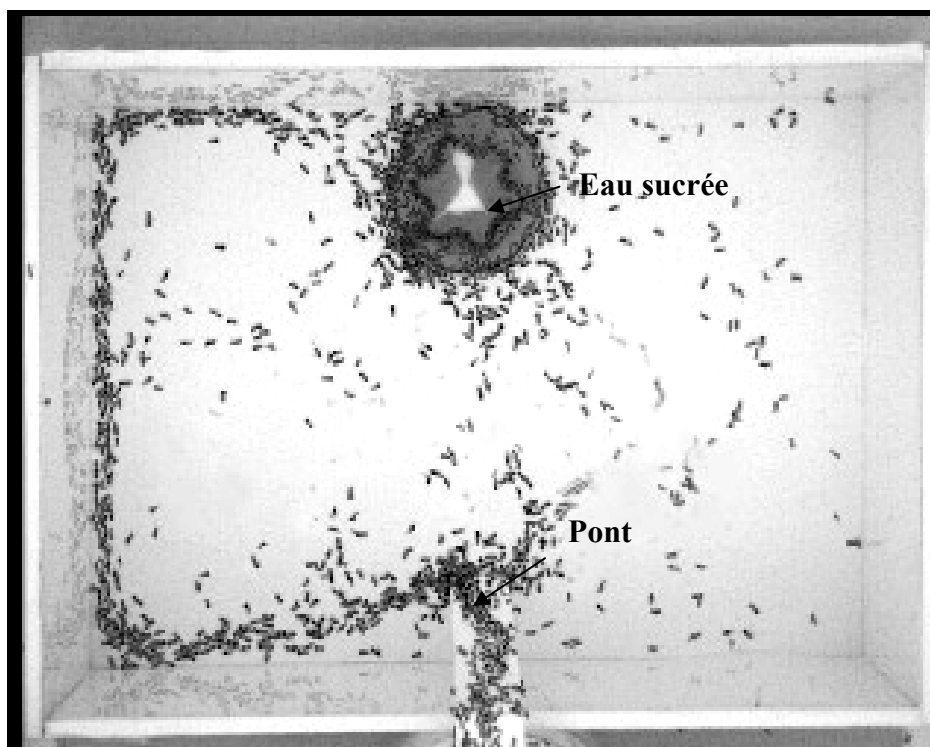


Figure XI-1 : Illustration du suivi de bord. Une colonie de *Lasius niger* a accès à une aire de fourragement 29.7*21cm via un pont (bas de l'image). Cette photographie est le résultat de la superposition de 30 images à raison d'une image par minute. On peut voir sur cette illustration que les fourmis n'utilisent pas le chemin le plus direct pour aller à la source de nourriture mais préfèrent suivre les bords de la boîte.

Différentes hypothèses sont avancées pour expliquer cette tendance thigmotactique. En premier lieu, les bords pourraient être utilisés comme des guides ou repères pour aider l'animal à s'orienter et à naviguer dans son environnement (fourmis: Topoff et Lawson 1979; Hölldobler et Taylor 1983; Klotz et Reid 1992, 1993; Klotz et col. 1985, 2000; Pratt et col. 2001; Collett et col. 2001; Graham et Collett 2002; Heusser et Wehner 2002; termites: Jander et Daumer, 1974; Pitts-Singer et Forschler 2000, Jones et Gathorne-Hardy 1995). En second lieu, les animaux trouveraient plus facilement des anfractuosités utilisées comme abris en suivant les bords qu'en se déplaçant dans des milieux ouverts. Et enfin, les animaux forment fréquemment des agrégats auprès des bords car ils cherchent activement à maximiser la surface corporelle en contact avec une structure physique (Schank et Alberts 1997; Lorenzo et Lazzari 1999).

XI.2 OBJECTIFS

Dans ce chapitre nous examinons l'importance que peut avoir la tendance individuelle à suivre les bords sur les stratégies utilisées par une colonie de fourmis pour exploiter des sources de nourritures. Dans cette perspective, nous avons réalisé une série d'expériences en laboratoire avec des dispositifs très simples consistant en un pont en losange, offrant le choix entre deux chemins d'égales longueurs, placés entre le nid et la source de nourriture. Dans le but d'étudier l'influence des hétérogénéités physiques sur les déplacements, nous avons utilisé deux ponts. Le premier est équipé d'une rampe sur l'un des chemins proposés. Le second, que nous avons appelé « pont contrôle » ne présentera pas de rampe. Nous avons par la suite comparé les dynamiques de recrutement et les choix collectifs observés sur ces deux dispositifs. En se basant sur différents comportements relevés au niveau individuel (vitesse, choix en l'absence de phéromone, suivi de bord...etc.), nous proposons un modèle qui nous permettra à partir de l'évaluation du degré d'attractivité intrinsèque du bord de quantifier l'amplification de cette préférence et de prédire les choix collectifs qui en résultent.

XI.3 MATERIELS ET METHODES

XI.3.1 Conditions d'élevage

Nous avons réalisé les expériences sur 4 colonies récoltées sur le campus de l'Université Paul Sabatier à Toulouse en 2003, chacune subdivisée en sous-groupes expérimentaux de 1000 individus en moyenne, sans reine et sans couvain, élevées à température ambiante de 25°C et selon une photopériode de 12 heures (8h/20h). Les ouvrières, la reine et le couvain restant sont conservés et serviront de « stock » dans le but de maintenir constant l'effectif de nos groupes expérimentaux.

Les nids sont composés d'une boîte ronde de 100mm de diamètre. Le fond de celle-ci est couvert par une fine couche de plâtre maintenu humide par une mèche de coton plongeant dans un réservoir d'eau placé sous la boîte (Figure XI-2). Les nids sont connectés à une aire de fourragement constituée par une boîte de 130mm de diamètre dont les bords sont enduit de fluon® afin d'éviter que les fourmis s'échappent. Les dimensions des nids utilisés sont réduites au maximum de manière à limiter la taille de l'aire de fourragement et ainsi accélérer le phénomène de recrutement par un effet de confinement.

En dehors des périodes expérimentales les groupes expérimentaux sont nourris *ad libitum* et ont accès à des sources de nourriture solide à base d'œuf, d'hydrates de carbone et de vitamines (Bhatkhar & Withcombs 1970), des vers de farine (*Tenebrio molitor*) et de l'eau.

XI.3.2 Expériences

Chaque expérience est précédée d'une période de jeûne de cinq jours, l'eau demeurant à disposition. Au début de l'expérience, le nid est connecté par un pont à une aire de récolte (6cm²) sur laquelle on dispose 5mL d'eau sucrée (1 M) (Figure XI-2) dans une cavité creusée dans un bloc de cire. Afin d'éviter les phénomènes d'encombrement à la source, la cavité est en forme d'étoile à 4 branches maximisant ainsi le périmètre et permettant à un grand nombre de fourmis de boire simultanément. L'expérience est entièrement filmée durant une heure. Le temps zéro est déterminé par l'arrivée de la première fourrageuse sur le pont.

Pour chaque type de pont, les deux branches forment entre elles un angle de 60° et sont disposées symétriquement par rapport à l'axe du nid. L'influence des facteurs environnementaux a été minimisée par l'emploi d'une enceinte blanche ($L * l * h : 100 * 80 * 80\text{cm}$) entourant le dispositif éclairé par quatre néons de 60W.

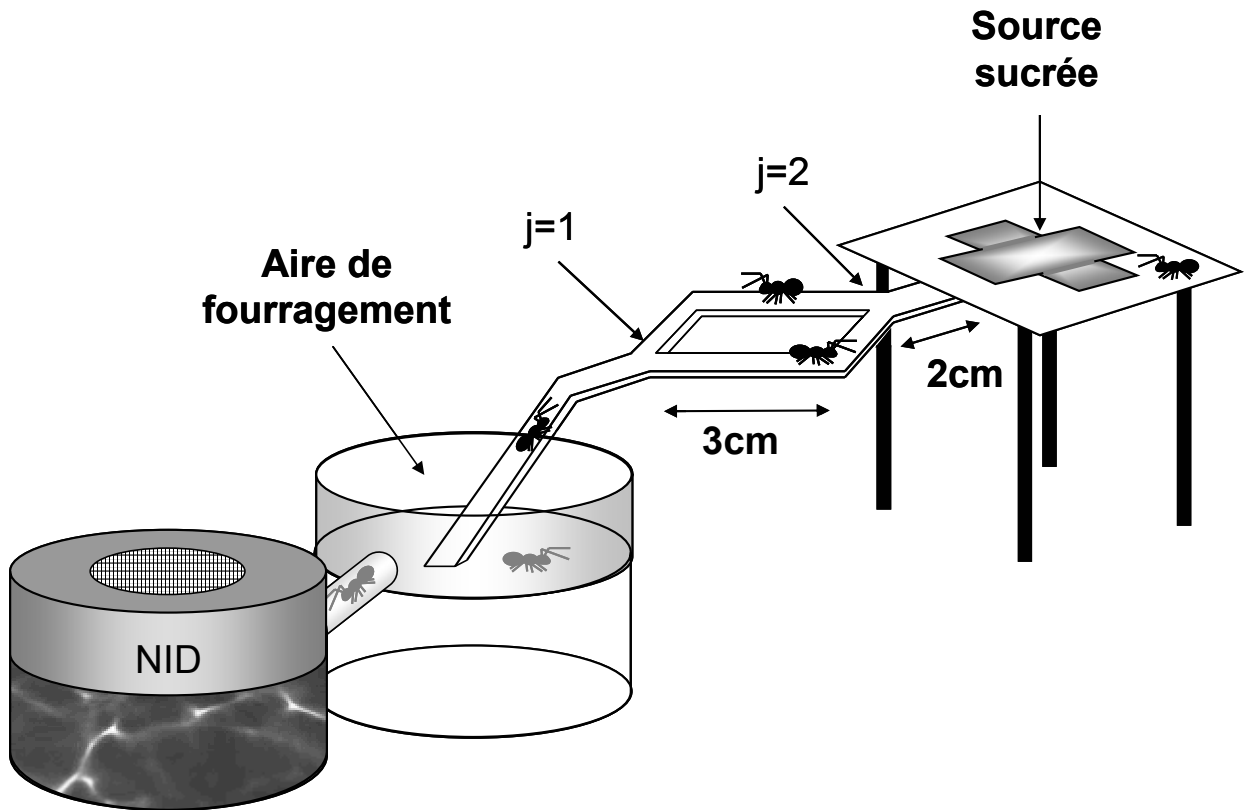


Figure XI-2: Dispositif expérimental, les points de choix sont matérialisés par la lettre j.

Le pont contrôle est constitué de branches strictement identiques. Le pont expérimental est équipé d'une rampe sur le bord interne de l'une des branches (Figure XI-3). Celle-ci est matérialisée par une bande de papier blanc (80g.cm^2) de 2 mm de hauteur (correspondant approximativement à la hauteur d'une fourmi). Nous avons réalisé 15 répétitions pour le pont contrôle et 19 pour le pont expérimental.

Nous avons alterné la position de la branche équipée d'une rampe entre la droite et la gauche afin d'éviter tout effet d'apprentissage à long terme. Les deux séries d'expériences ont été réalisées en parallèle pour qu'elles bénéficient des mêmes conditions (taille de la colonie, variation climatique, etc.)

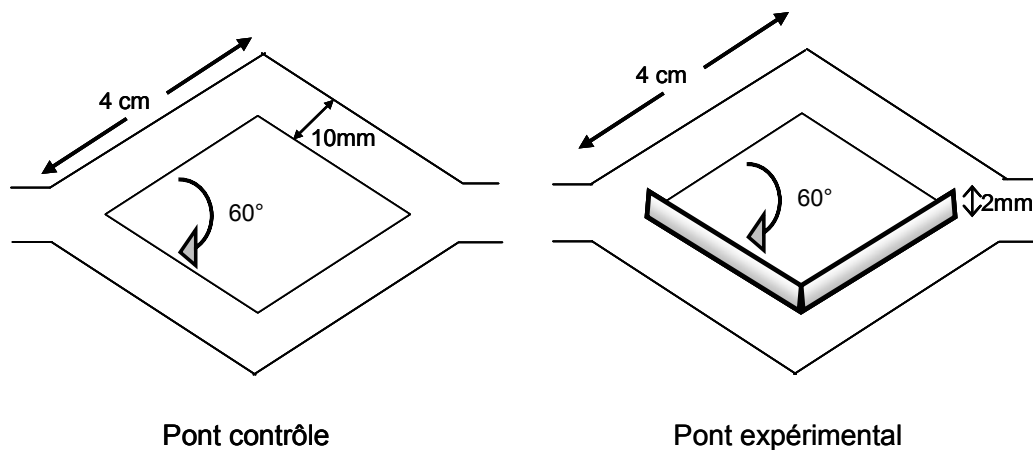


Figure XI-3 : Dispositifs expérimentaux permettant d'identifier le rôle d'un bord dans les prises de décision collective.

XI.3.3 Mesures

XI.3.3.1 Réponse collective

Le trafic sur le pont est mesuré pendant une minute toutes les trois minutes pendant une heure. Le comptage commence dès qu'une fourmi a découvert le pont. Nous mesurons le flux sur les deux branches et ceci dans les deux sens : sens nid-source (flux aller) et sens source-nid (flux retour). Ces mesures sont réalisées un centimètre après le point de choix j (Figure XI-2). Nous avons réalisé une Anova à deux facteurs dont un répété (temps) dans le but de comparer l'effet du dispositif utilisé et l'effet de la variable temps sur la dynamique de recrutement.

Une expérience est caractérisée par deux types de réponses collectives possibles :

- La sélection d'une branche : le flux est réparti de manière asymétrique sur le pont
- L'utilisation égale des deux branches : le flux se distribue de manière symétrique.

Nous effectuons un test binomial pour chaque expérience afin de déterminer si le « choix » effectué par les fourmis est significatif.

XI.3.3.2 Modèle

Nous avons utilisé un modèle de suivi de piste pour tester le rôle des différents comportements individuels dans l'émergence de la réponse collective (Beckers et col. 1992b). Le modèle a été développé dans le chapitre 2 pour un dispositif similaire (pont en losange) à également été utilisé ici.

Comme nous l'avons vu au cours du chapitre 2 (p...), les choix collectifs dépendent des évolutions dans le temps des concentrations de phéromones C_{ij} sur les pistes ou branches i menant à la source à partir des points de choix j s'écrivent sous la forme :

$$dC_{ij} / dt = q_i \phi_j(t) F_{ij}(t) + q_i \phi_{j'}(t) F_{ij'}(t - \tau) - \nu C_{ij}(t) \quad \text{avec} \quad j' = 3 - j \quad (1)$$

avec

$$F_{ij} = \frac{(k + C_{ij})^n}{(k + C_{ij})^n + (k + C_{i'j})^n} \quad \text{avec} \quad i' = 3 - i \quad (2)$$

Rappel :

k est une concentration limite au-dessus de laquelle la phéromone déposée devient effective. En d'autres termes il représente l'attractivité intrinsèque pour une branche non marquée.

n est un paramètre de coopérativité qui mesure la sensibilité du processus de choix d'une piste particulière à la concentration de phéromone C_i . (plus n est grand plus la fonction (1) s'approche d'une fonction « tout ou rien »)

ν est l'inverse du temps moyen pendant lequel la phéromone est accessible aux fourmis (inverse de la demi-vie de la phéromone).

τ est le temps moyen nécessaire pour aller d'un point de choix à un autre (temps de parcours de la branche)

ϕ_j est le flux de fourmis s'engageant sur les branches après le point de choix j (ϕ_1 sera le flux aller et ϕ_2 le flux retour)

q_i la quantité de phéromone déposée sur la piste i . Nous supposons que la quantité déposée par fourmi est la même que la fourmi aille vers la source de nourriture ou en revienne.

Dans notre expérience les paramètres qui peuvent varier d'un dispositif à l'autre et qui par conséquent entraîneraient des réponses collectives différentes sont les suivants :

- le temps de parcours τ : Goss et col. (1989) chez *Linepithema humile* et Devigne (2003) chez *Lasius niger* ont montré que lorsqu'une colonie est confrontée à deux chemins de longueur différente, la sélection du chemin le plus court pouvait s'expliquer en termes de différences dans les temps de parcours. Dans notre expérience les deux branches utilisées sont de même taille mais nous pouvons supposer que les fourmis se déplaçant sur la branche équipée d'une rampe se déplaceront plus vite du fait de la présence d'une structure pouvant servir de guide.
- La quantité de phéromone déposée qi : ceci semble peut probable. En effet, les travaux effectués chez *Lasius niger* montrent que le comportement de pistage est modulé en fonction du changement d'orientation par rapport à l'axe source-nid (Beckers et col. 1992) des caractéristiques de la source (qualité : Beckers et col. 1993, dispersion : Mailleux et col. 2003, nature : Portha et col. 2004), de la taille de la colonie, de la présence de couvain mais il n'a jamais été démontré cependant que le comportement de pistage pouvait être modulé par les caractéristiques physiques de la piste, la modulation ce faisant la plupart du temps passivement (Detrain et col. 2001, Wilson 1962, Jeanson et col. 2003).
- l'attractivité intrinsèque k pour une branche i non marquée: Dans une situation où les branches sont identiques le paramètre k prend une valeur identique pour les deux branches (chap. 2), ($k=6$ pour *Lasius niger* Beckers et col. 1992b). Il est dès lors concevable que les valeurs allouées à ce paramètre puissent être différentes si les branches présentent des caractéristiques différentes. Nous supposons dans notre expérience que cette attractivité différentielle résulterait de la tendance thigmotactique des fourmis qui les encouragerait à suivre la branche équipée d'une rampe.

Nous allons donc effectuer des observations pour déterminer le ou les paramètres responsables de choix collectifs observés. Pour cela nous allons réaliser des mesures au niveau individuel.

XI.3.3.3 Comportements individuels

Les relevés ont été réalisés sur les branches sélectionnées de deux expériences à flux égaux, proches de la valeur moyenne obtenue pour la totalité des expériences (approximativement 80 fourmis par minutes) :

- Une expérience contrôle pour laquelle une des deux branches a été sélectionnée.
- Une expérience pour laquelle la branche équipée d'une rampe a été sélectionnée.

XI.3.3.3.1 Temps de trajets

Dans le but de tester notre première hypothèse nous avons noté le temps de parcours nécessaire pour aller d'un point de choix j à l'autre dans les directions aller (100 fourmis) et retour (100fourmis) pour les deux expériences choisies. Nous avons réalisé ces relevées à différents moments de l'expérience :

- 0min : avant que la piste chimique soit établie
- 15min : lorsque le recrutement est à son maximum
- 60min : fin de l'expérience lorsque le flux est stabilisé

Pour la comparaison des temps de parcours entre branches nous avons considéré exclusivement les fourmis n'ayant subi aucune interaction puisque nous avons vu dans le chapitre 3 que le temps de parcours était fortement corrélé au nombre d'interactions.

Une Anova à trois facteurs nous a permis de tester l'effet pont (branche avec rampe vs branche sans rampe) ; l'effet direction de trajet (aller vs retour) et l'effet temps (0, 15 et 60min).

XI.3.3.3.2 Degrés d'attractivité intrinsèque et tendance thigmotactique

Dans le but de déterminer s'il y a une préférence et donc une attractivité pour une branche lorsque celle-ci n'est pas marquée nous avons suivi les fourmis qui sortent du nid durant les trois premières minutes de l'expérience et nous avons noté leur premier choix de branche. Nous pouvons affirmer que les fourmis ne sont pas influencées par le marquage pendant ces trois

minutes car en premier lieu les fourmis de l'espèce *Lasius niger* ne pistent que lorsqu'elles ont été en contact avec la nourriture (Beckers et col. 1992a) et en second lieu Mailleux (2000) a montré que les fourmis demeuraient approximativement 3 min au niveau de la source de nourriture avant de retourner au nid. De plus, aucune fourmi n'est revenue de la source après s'être alimentée pendant l'intervalle de temps durant lequel nous avons fait nos observations.

Nous avons ensuite examiné le comportement de suivi de bord afin de déterminer si le comportement thigmotactique des fourmis était à la base de l'attractivité intrinsèque de la branche avec rampe. Dans cette perspective, 50 fourmis ont été suivies pour chaque temps (0, 15 et 60min), chaque direction de trajet (aller et retour) et chaque pont (avec ou sans rampe).

Nous avons alors noté :

- Le nombre de fourmis qui contactent la rampe au point de choix, c'est-à-dire avant de s'engager sur l'une ou l'autre branche
- Le nombre de contacts qu'une fourmi effectue avec chaque bord (interne et externe) tout au long de son trajet sur la branche. Rappelons que la rampe se situe sur le bord interne de la branche.

Nous considérons qu'il y a contact lorsqu'une partie du corps (tête, patte, abdomen, etc.) de la fourmi rentre en contact avec un bord.

Nous avons réalisé une Anova à quatre facteurs pour tester l'effet du pont (avec rampe vs sans rampe), l'effet de la direction de trajet (aller vs retour), l'effet du temps (0,15 et 60min) et l'effet du bord (bord interne vs bord externe). Pour chaque fourmi nous avons un nombre de contacts avec le bord interne et un nombre de contacts avec le bord externe. Par conséquent le facteur bord sera traité comme une mesure répétée.

XI.4 RESULTATS

XI.4.1 Réponse collective

XI.4.1.1 Dynamique de recrutement

Les dynamiques de recrutement obtenues sur les deux types de pont sont comparables (Figure 4, Anova à deux facteurs dont un facteur répété (temps) : effet pont $F_{1,32}=0.003$, $P=0.955$) et leurs évolutions temporelles restent identiques (interaction temps*largeur $F_{19,32}=0.003$, $P=0.841$).

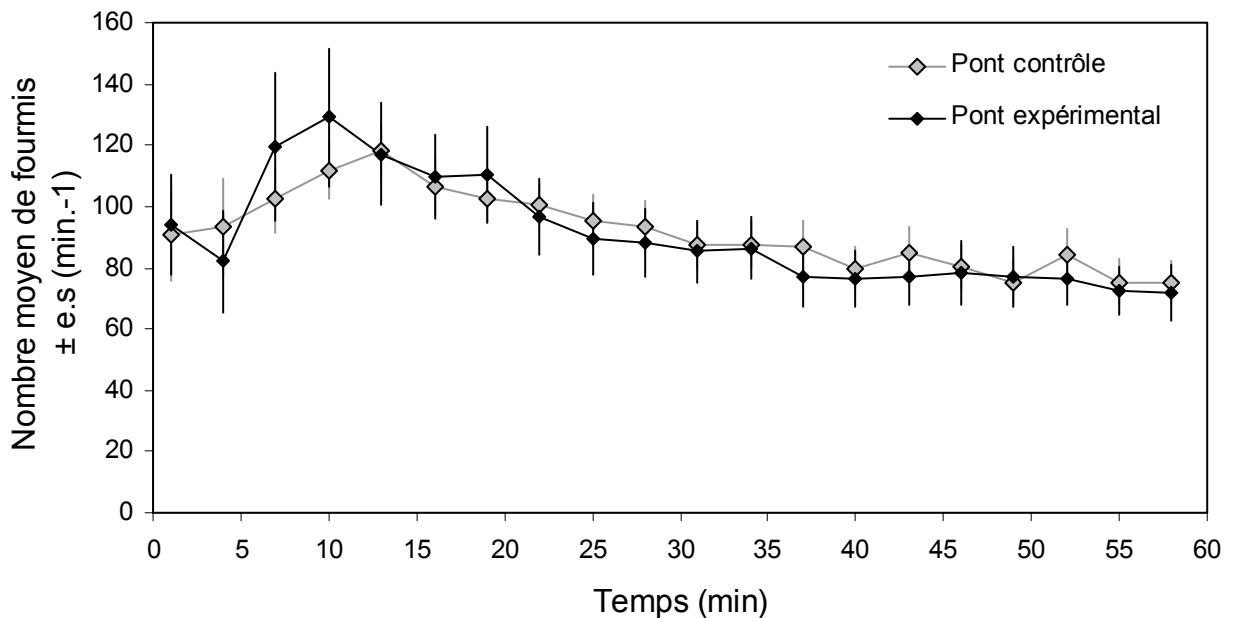


Figure XI-4 : Nombre moyen de fourmis par minute qui traverse les deux branches du pont dans les deux directions toutes les 3min. N=15 pour le pont contrôle N=19 pour le pont expérimental.

En début d'expérience, le flux croît rapidement (effet temps $F_{19,32}=9.46$ $P<0.001$). Après avoir atteint un maximum entre 10 et 15minutes, il décroît pour atteindre une valeur à peu près stationnaire. Cette évolution du flux est caractéristique des dynamiques de recrutement (Pasteels 1987). En effet, lorsque la première fourrageuse revient au nid, elle dépose une piste chimique qui encourage la sortie de ses congénères. Les recrutées vont à leur tour renforcer la piste. Le couplage dépôt de phéromone et le suivi de piste joue le rôle de feed-back positif. Cette amplification est limitée par différents paramètres tels que le nombre d'individus

recrutables disponibles et l'encombrement au niveau de la source (Wilson 1962). L'état stationnaire est atteint lorsque le nombre de fourmis qui quittent la source par unité de temps pour rentrer au nid, est égal au nombre de fourmis qui sortent du nid. Ces rétroactions positives et négatives rendent compte des dynamiques de flux observées (Figure XI-4).

XI.4.1.2 Choix collectifs

Lors des expériences réalisées avec le pont contrôle nous constatons que les fourmis se déplacent majoritairement sur l'une des deux branches (Figure XI-5a) dans 14 expériences sur 15 (test binomial $P < 0.05$ dans les 14 cas). La proportion de colonies qui choisissent la branche droite est égale à celle qui sélectionne la branche gauche (Figure XI-5a) ce qui confirme l'absence de biais dû au dispositif expérimental.

Dans le cas du pont expérimental nous observons que, dans 16 expériences sur 19, les fourmis empruntent majoritairement la branche équipée d'une rampe (Figure XI-5b, test binomial $P < 0.05$ pour toutes les expériences). Le nombre d'expériences qui se soldent par la sélection de la branche équipée d'une rampe est tel que ce résultat ne résulte pas d'un choix équiprobable ($\chi^2 = 8.89$ ddl=1 $P = 0.003$).

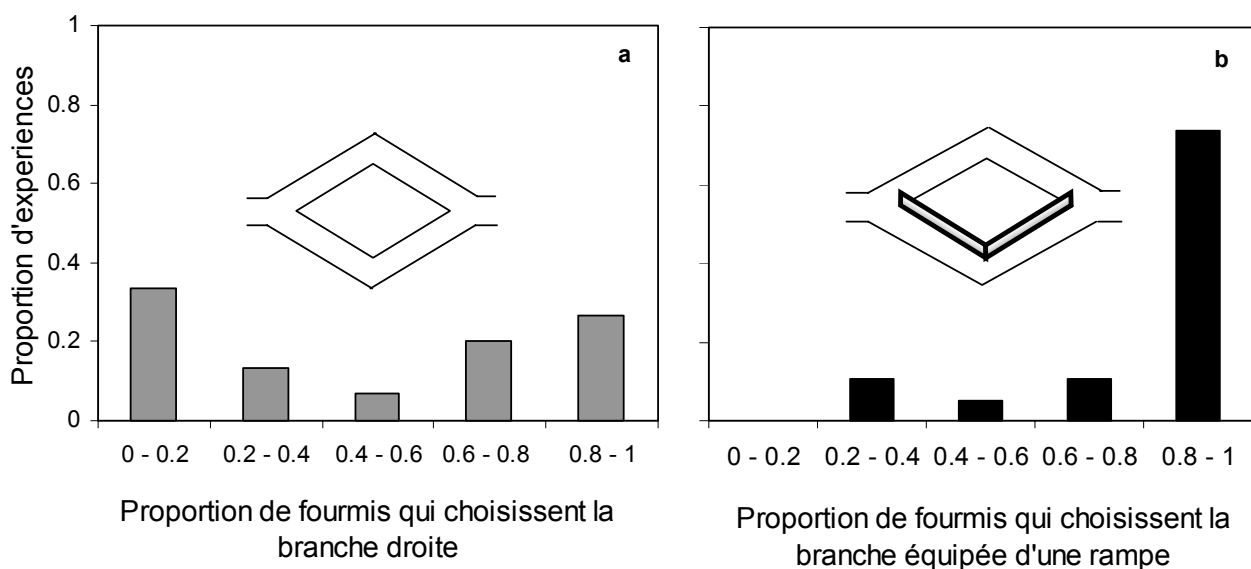


Figure XI-5: Distribution de fréquences des proportions de fourmis qui choisissent (a) la branche droite du pont contrôle (N=15) et (b) la branche équipée d'une rampe du pont expérimental (N=19), une heure après le début de l'expérience.

XI.4.2 Comportements individuel

XI.4.2.1 Temps de trajet

Les temps de trajets relevés sur les ponts contrôles et les ponts expérimentaux ne sont pas significativement différents et ceci pour les deux direction de déplacement (*Figure XI-6* et *Tableau XI-1* ANOVA à trois facteurs, données normalisées par une transformation logarithmique $p=0.062$ et $p=0.723$ respectivement pour l'effet pont et l'effet direction de trajet).

Par conséquent le temps de trajet ne peut expliquer ou n'est pas responsable de la sélection préférentielle de la branche équipée d'une rampe. Nous notons également que le temps de trajet en début d'expérience (0min) est significativement supérieur à celui observé lorsque le recrutement est à son maximum (15min) ou lorsqu'il est stabilisé (60min). Nous supposons que cette différence est due à l'absence de piste à 0min, piste qui stimule et guide les ouvrières jusqu'à la source de nourriture.

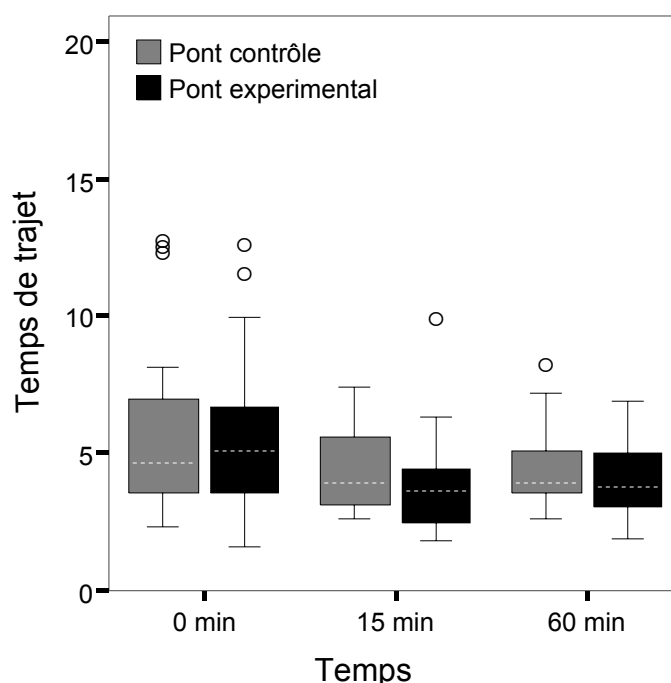


Figure XI-6 : Distribution de temps de trajet nécessaire pour traverser la branche d'un point de choix à l'autre en fonction du dispositif utilisé et du temps de l'expérience. La ligne blanche représente la médiane, les limites de la boîte les premiers quartiles. Les moustaches indiquent les valeurs maximales et minimales observées situées à moins d'une longueur et demie de boîte. Les ronds évidés représentent les valeurs éloignées.

Source de variation	Carré moyen	ddl	<i>F</i>	<i>p</i>
Temps	0.222	2	7.62	0.001
Dispositif expérimental	0.103	1	3.53	0.062
Direction	0.003	1	0.13	0.723
Dispositif expérimental x Direction	0.014	1	0.49	0.486
Dispositif expérimental x Temps	0.024	2	0.84	0.436
Direction x Temps	0.070	2	2.40	0.094
Dispositif expérimental x Direction x Temps	0.035	2	1.21	0.299

Tableau XI-1 : Résultats de l'Anova à trois facteurs qui nous a permis de tester l'effet pont (avec rampe vs branche sans rampe), l'effet direction de trajet (aller vs retour), et l'effet temps (0, 15 et 60min).

XI.4.2.2 Attractivité et tendance thigmotactique

XI.4.2.2.1 Attractivité intrinsèque

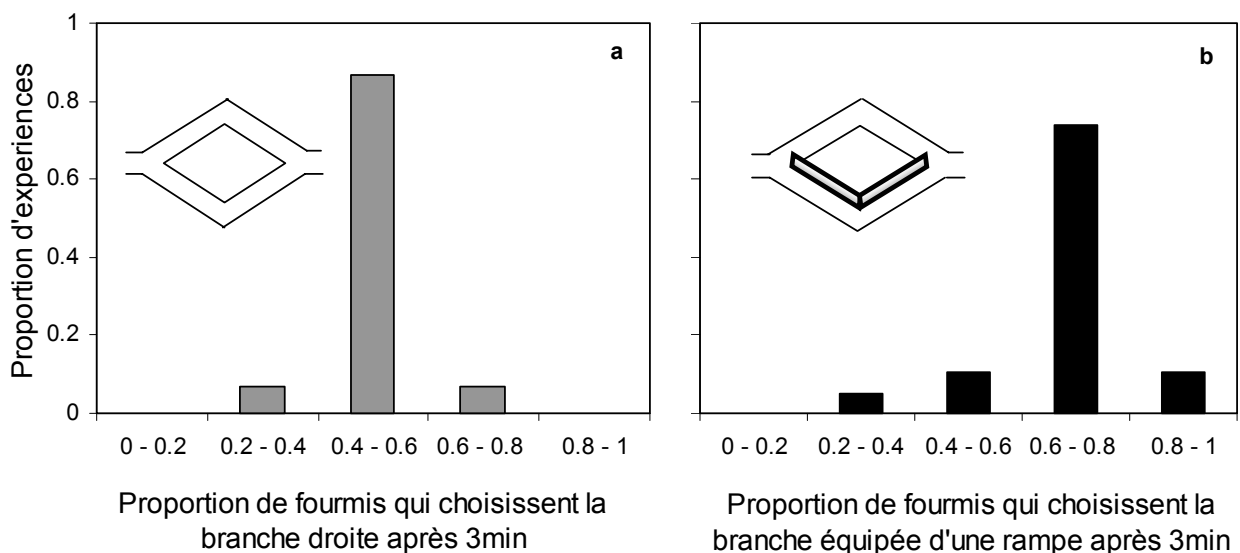


Figure XI-7: Distribution de fréquences des proportions de fourmis qui choisissent (a) la branche droite du pont contrôle (N=15) et (b) la branche équipée d'une rampe du pont expérimental (N=19), pour les trois premières minutes des expériences.

En absence de rampe, nous notons que les fourmis se distribuent de manière égale sur les deux branches durant les 3 premières minutes de l'expérience (Figure XI-7a) (le test binomial est non significatif pour les 15 expériences). A l'inverse, lorsqu'une des branches est équipée

d'une rampe, les fourmis choisissent de manière significative une branche dans 15 expériences sur 19, et nous avons pu observer que dans 14 cas c'était la branche équipée d'une rampe qui était sélectionnée (Figure XI-7b). Une préférence significative pour la branche équipée d'une rampe existe donc dès les trois premières minutes de l'expérience, en l'absence de tout recrutement par piste.

XI.4.2.2.2 Tendances thigmotactique

L'attractivité intrinsèque de la branche résulterait d'une forte tendance thigmotactique exprimée par les fourmis.

En premier lieu, nous avons noté qu'un grand nombre de fourmis contactent la rampe au point de choix avant de s'engager sur l'une des deux branches. La proportion globale de fourmis qui effectue ce comportement est égale à 0.44. Cette proportion ne varie pas de manière significative au cours de l'expérience (0, 15 et 60min) ($\chi^2 = 0.80$, ddl=2, $P = 0.669$ et $\chi^2 = 4.66$, ddl=2, $P = 0.097$, respectivement pour la direction aller et la direction retour), et en fonction des directions de trajet (aller et retour) ($\chi^2 = 3.26$, ddl=1, $P = 0.071$, les valeurs obtenues pour les différents temps ont été regroupées).

En second lieu, 99% (253 sur 256) des fourmis qui contactent la rampe au niveau du point de choix s'engagent sur la branche équipée de la rampe.

Enfin, quel que soit le dispositif considéré, les fourmis ne contactent pas les deux bords (interne et externe) d'une branche avec la même fréquence (Figure XI-8 et

Tableau XI-2 effet bord : $P < 0.001$). Cet effet est principalement dû au fait que les fourmis contactent significativement plus la rampe (bord interne) que le bord externe sur le pont expérimental (Figure XI-8a et

Tableau XI-2: interaction dispositif expérimental * effet bord: $P < 0.001$). À l'inverse, sur le pont contrôle, les fourmis contactent aussi bien le bord interne que le bord externe. Nous constatons également sur la Figure XI-8 que les fourmis contactent significativement plus les bords en début qu'en fin d'expérience (

Tableau XI-2: effet temps: $P = 0.001$). Ceci suggère que l'attractivité du bord diminue avec la mise en place de la piste. L'examen des effets de taille de l'ANOVA (Eta-carré partiel qui décrit la proportion de la variabilité totale imputable au facteur) nous montre que l'effet du

dispositif expérimental utilisé (rampe vs sans rampe), de l'interaction entre le dispositif et le bord de la branche (interne ou externe) et l'effet bord explique en grande partie la variance totale de nos données (

Tableau XI-2 et Figure XI-8).

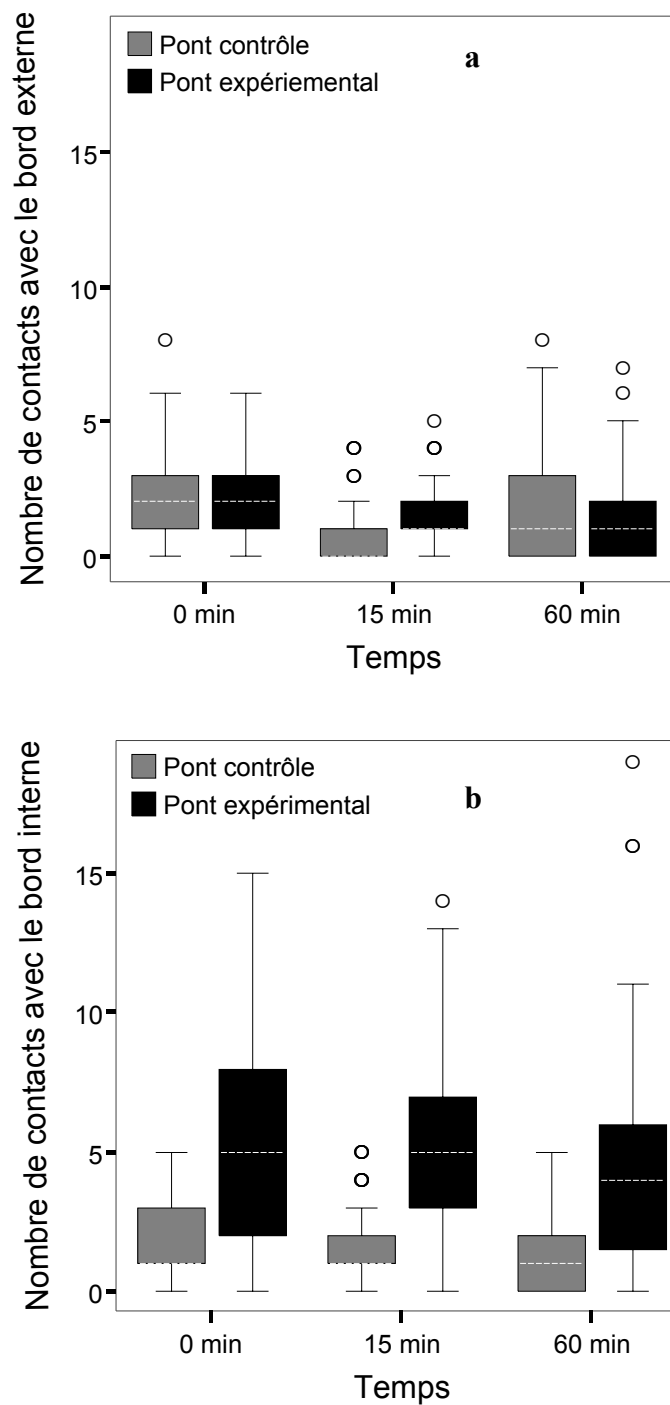


Figure XI-8 : Distribution du nombre de contacts avec (a) le bord interne et (b) le bord externe de la branche sélectionnée en fonction du dispositif considéré (effectif compris entre 63 et 95)

Source de variation	Carrés moyens	ddl	ξ^2	<i>F</i>	<i>P</i>
Inter fourmis					
Dispositif expérimental	580.58	1	0.242	152.92	0.001
Direction	2.54	1	0.001	0.67	0.413
Temps	25.62	2	0.027	6.75	0.001
Dispositif x Direction	5.43	1	0.003	1.43	0.232
Dispositif x Temps	4.52	2	0.005	1.19	0.304
Direction x Time	4.01	2	0.004	1.06	0.348
Dispositif x Direction x Temps	6.51	2	0.007	1.72	0.181
Intra fourmis					
Bord	525.77	1	0.141	78.73	0.001
Bord x Dispositif	698.36	1	0.179	104.58	0.001
Bord x Direction	17.36	1	0.012	2.60	0.098
Bord x Temps	20.47	2	0.013	3.07	0.048
Bord x Temps x Direction	5.39	2	0.003	0.81	0.446
Bord x Dispositif x Temps	11.63	2	0.007	1.74	0.176
Bord x Dispositif x Direction	13.75	1	0.004	2.05	0.152
Bord x Dispositif x Direction x Temps	12.10	2	0.007	1.81	0.164

Tableau XI-2: Résultats de l'ANOVA à quatre facteurs qui permet de tester l'effet du dispositif expérimental (avec ou sans rampe), l'effet de la direction de trajet (aller ou retour), l'effet du temps (0, 15 et 60min) sur le nombre de contacts effectués avec chaque bord de la branche. L'effet bord sera considéré comme un facteur répété car pour chacune des fourmis nous avons un nombre de contacts avec le bord interne et un nombre de contacts avec le bord externe.

XI.4.3 Modèle

Au vu des résultats obtenus les différences observées dans l'attractivité d'une branche par rapport à l'autre semble être responsable de la réponse collective observée. En effet, les durées de trajets ne sont pas affectées par la présence d'une rampe. De plus les dynamiques de recrutement semblent indiquer que le comportement de pistage ne varie pas d'un dispositif à l'autre.

XI.4.3.1 Calcul de l'attractivité intrinsèque

Nous pouvons donc calculer l'attractivité intrinsèque k de la branche équipée d'une rampe à partir de la proportion moyenne de fourmis qui choisissent la branche équipée d'une rampe en l'absence de toute piste chimique, c'est-à-dire 0.66 ± 0.03 ($N=19$).

La fraction de fourmis sur la branche i s'écrit suivant l'équation (1):

$$F_{1j} = \frac{(k_1 + C_{1j})^n}{(k_1 + C_{1j})^n + (k_2 + C_{2j})^n} = 1 - F_{2j} \quad (1)$$

et, en absence de piste :

$$F_{1j} = \frac{k_1^n}{k_1^n + k_2^n} = 1 - F_{2j} \quad (2)$$

où k_1 représente l'attractivité intrinsèque de la branche avec rampe :

$$F_{11} = 0.66 = \frac{k_1^2}{k_1^2 + 6^{\hat{e}}} \quad (3)$$

En résolvant l'équation (3) nous obtenons $k_1 \approx 8.5$

Dans le but de tester l'hypothèse selon laquelle une faible différence d'attractivité et donc de préférence individuelle ou de capacité discriminatoire pourrait générer les choix collectifs que l'on observe dans nos expériences nous avons réalisé des simulations de Monte Carlo (voir introduction générale pI.3.2p81 et chapitre III.4.5p145) avec les paramètres mesurés empiriquement dans nos expériences.

XI.4.3.2 Simulations

XI.4.3.2.1 Généralités

- Condition initiale : La concentration de phéromone et le nombre de fourmis sont égaux à zéro.
- Processus de décision : deux processus de décisions sont impliqués : l'arrivée au point de choix et le choix de l'une des pistes.

- Le premier est simulé par une probabilité donnée par la valeur normalisée du paramètre ϕ_j qui correspond au flux de fourmis par seconde, dans notre expérience $\phi_j=0.6$. Nous avons utilisé des flux égaux et constants de sortie et de retour.
 - Le second processus de décision est quant à lui, simulé par la fonction de choix (2). Une fourmi arrivant par exemple du nid, se présente au premier point de choix $j=1$. A cet endroit, elle a une probabilité F_{i1} de choisir la branche i . Ces probabilités sont fonction de la concentration de phéromone sur chaque branche C_{i1} .
 - A l'instant initial, c'est-à-dire en l'absence de marquage par la phéromone de piste, la probabilité de choisir la branche i est donc dépendante de l'attractivité intrinsèque k de chaque branche.
- Evolution dans le temps : Dès qu'une fourmi choisit une branche i , elle augmente d'une quantité q la concentration totale de phéromone C_{ij} . Dans nos simulations, nous avons considéré que la fraction de pisteuses est de $1/3$. Il s'agit d'une simplification car cette fraction évolue au cours du temps (Mailleux 2002). Cette phéromone s'évapore et son temps de vie est pour *Lasius niger* de 2400 sec (Beckers 1992b). En empruntant une branche, la fourmi dépose une unité de phéromone. La fourmi parcourt une branche en 3 sec et en la quittant (en arrivant au second point de choix) dépose également une unité de phéromone. La concentration C_{ij} diminue de sorte que, à un temps $t + 1$, $C_{ij}(t+1)$ est proportionnelle à $C_{ij}(t)$ et au facteur $(1-v)$ où v est l'inverse de la demi-vie de la phéromone. A chaque pas de temps, les concentrations de phéromone sur chaque piste sont mises à jour et introduites dans la fonction de choix (1).

Pour chaque condition, le nombre de réalisations a été fixé à 1000. Par la suite, les résultats obtenus seront analysés à l'aide d'un indice : la fraction des individus ayant emprunté une branche pendant la totalité de l'expérience.

XI.4.3.2.2 Résultats des simulations

Dans le cas du pont contrôle où les deux branches ont strictement les mêmes caractéristiques nous supposons que les attractivités intrinsèques des deux branches sont

identiques et donc que $k_1=k_2=6$. Nous pouvons voir sur la Figure XI-9a que la majorité des simulations se soldent par la sélection d'une branche que ce soit la droite où la gauche.

Lorsque nous attribuons la valeur $k_1=8.5$ à la branche équipée d'une rampe, nous observons que la majorité des simulations se soldent par la sélection de la branche équipée d'une rampe (Figure XI-9b).

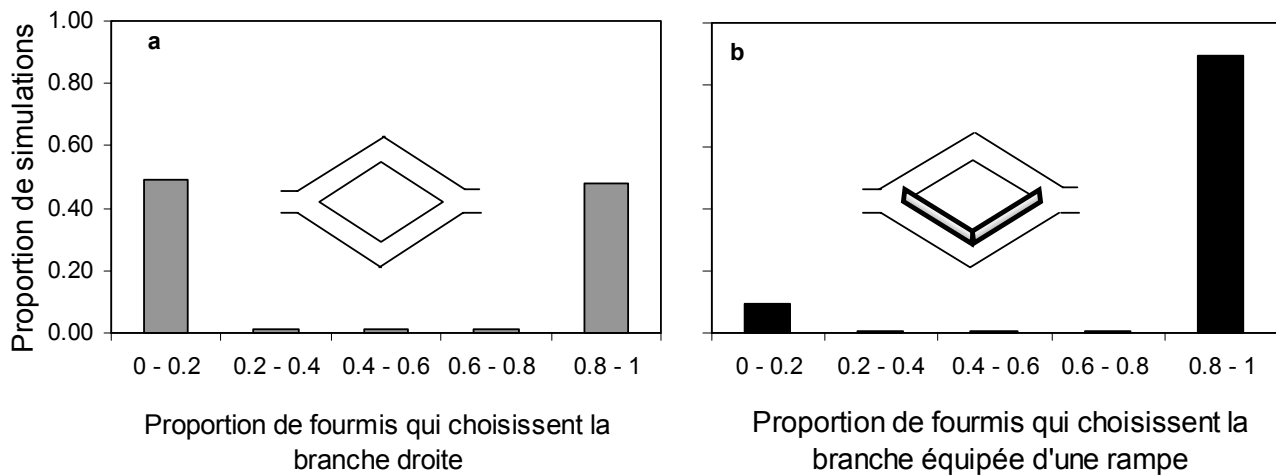


Figure XI-9: Résultats des simulations de Monte Carlo pour différents degrés d'attractivité intrinsèques des branches. (a) $k_1=k_2=6$ (b) $k_1=8.5$ et $k_2=6$, k_1 représente l'attractivité intrinsèque de la branche équipée d'une rampe. (N=1000 pour chaque condition).

Les résultats obtenus à partir des simulations sont semblables à ceux obtenus expérimentalement, cela suggère fortement que la faible différence d'attractivité entre les branches est suffisante pour générer les choix collectifs observés lors de nos expériences.

XI.4.3.2.3 Exploration du modèle

Si nous augmentons la valeur de k_1 nous constatons que la valeur observée au cours de nos expériences correspond à la valeur pour laquelle l'amplification de la préférence individuelle via la piste chimique est maximale (Figure XI-10a). Si k prend des valeurs trop élevées nous remarquons que l'amplification n'a qu'un rôle secondaire dans les choix collectifs puisque, dès le départ, une grande partie des fourmis emprunte la branche équipée d'une rampe. A l'inverse, si la différence d'attractivité intrinsèque entre les deux branches est trop faible, les choix collectifs seront principalement le résultat de l'amplification par la piste chimique et la

colonie aura approximativement autant de chance de choisir la branche équipée d'une rampe que la branche sans rampe.

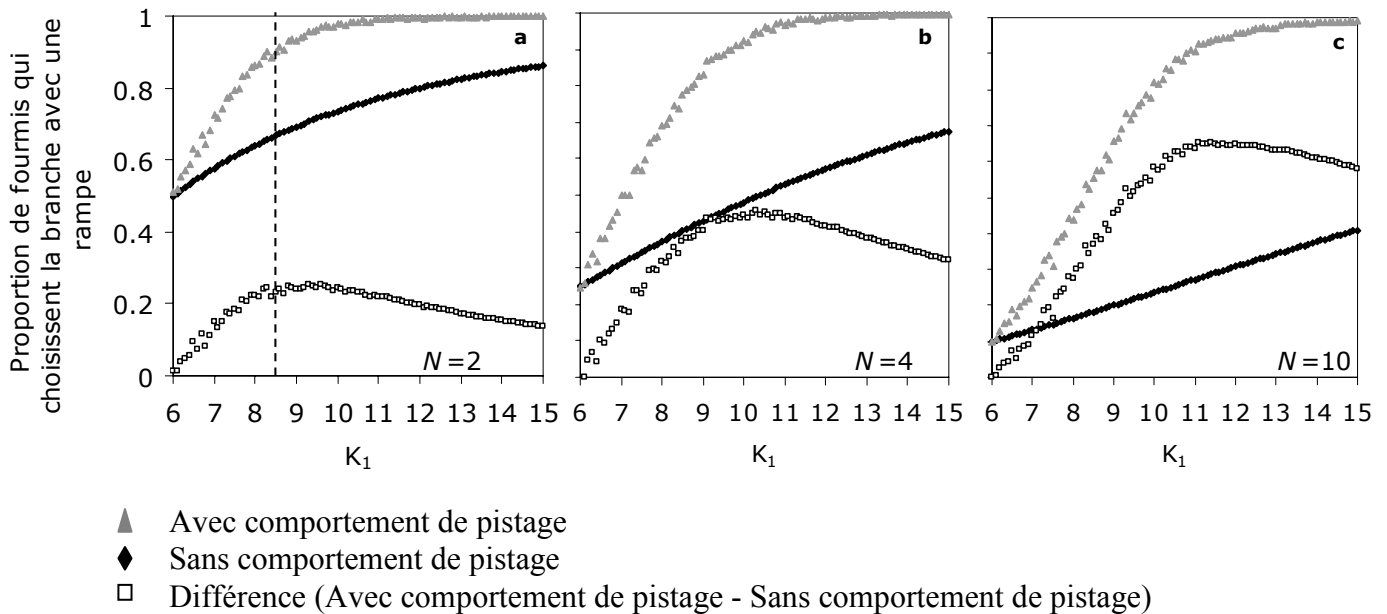


Figure XI-10: Proportion de fourmis qui choisissent la branche équipée d'une rampe en fonction de l'attractivité intrinsèque k_1 de la branche équipée d'une rampe en présence ou en absence de recrutement par piste chimique. Nous avons représenté la différence entre les deux proportions pour déterminer les valeurs de k pour lesquelles l'amplification joue un rôle maximal. N correspond au nombre de chemins possibles (a) $N=2$, (b) $N=4$ et (c) $N=10$. Chaque point correspond à la moyenne obtenue après 1000 simulations. La ligne en pointillés représente la valeur de k obtenue expérimentalement.

Si maintenant nous modifions le modèle pour qu'il n'y ait plus deux chemins possibles mais 4 et 10, nous constatons que l'effet de l'amplification de l'attractivité intrinsèque d'une branche via la piste chimique augmente avec le nombre de chemins possibles (Figure XI-10b et Figure XI-10c). Nous pouvons voir sur la Figure XI-10 que pour chaque nombre de chemins il existe une valeur de k_1 pour laquelle l'amplification est maximale. Dans le cas de 10 chemins par exemple, l'amplification est maximale lorsque $k_1 = 11$. Elle est responsable d'une augmentation de 60% dans le choix de la branche équipée d'une rampe.

Dans la nature une colonie peut être aussi confrontée à des sources de richesse différente. Beckers et col. (1993) ont montré que les ouvrières de *Lasius niger*, à l'instar d'autres espèces, modulaient leur comportement de pistage en fonction de la qualité de la source. Lorsque dans les simulations nous divisons par 10 le marquage, ce qui revient à diminuer la richesse de la

source, nous constatons que l'amplification via la piste chimique est maximale pour une valeur de $k_1=7.5$, donc pour de faibles différences d'attractivité (Figure XI-11). Dans le cas d'une source riche, le comportement de pistage est plus intense mais il peut conduire les fourmis à choisir la branche sans rampe car l'amplification par la piste prendra le dessus sur l'attractivité intrinsèque de la branche équipée d'une rampe. En d'autres termes lorsqu'une fourmi choisit une branche et qu'elle piste de façon intense, elle a de forte chance d'être suivie par ses congénères. Or, la préférence n'étant pas absolue, les fourmis peuvent par le jeu du hasard s'engager sur la piste sans rampe et ainsi induire sa sélection malgré l'attractivité caractérisant la seconde branche. Le comportement de pistage va par conséquent limiter l'expression de l'attractivité individuelle pour le suivi d'une hétérogénéité.

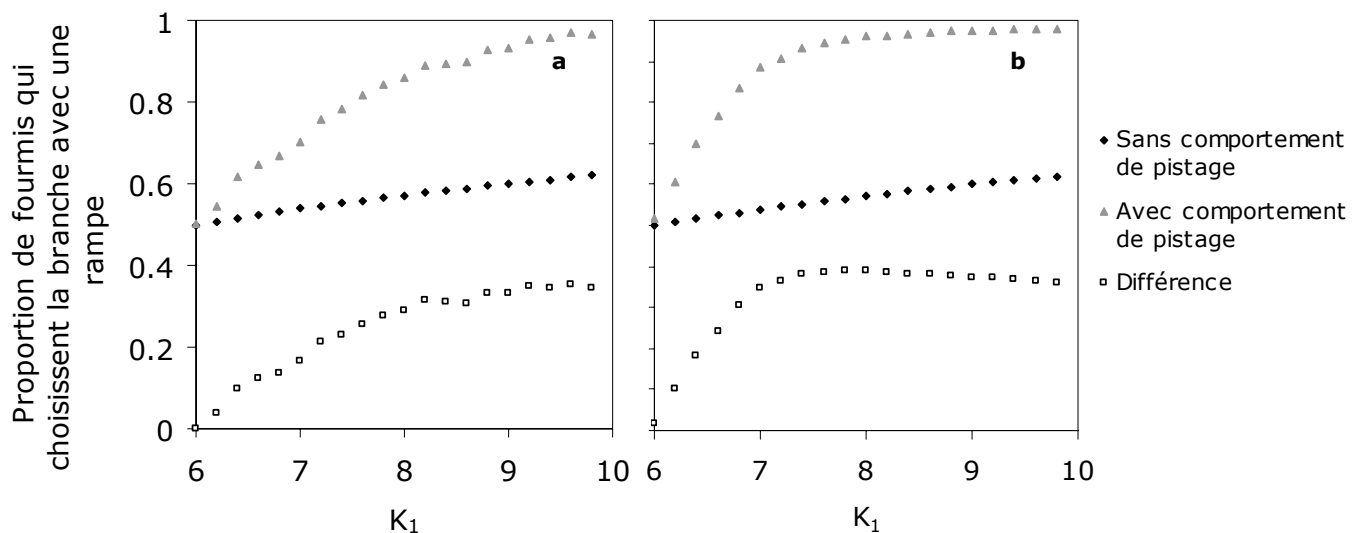


Figure XI-11: Proportion de fourmis qui choisissent la branche équipée d'une rampe en fonction de l'attractivité intrinsèque k_1 de la branche équipée d'une rampe en présence ou en absence de recrutement par piste chimique. Nous avons matérialisé la différence entre les deux proportions pour déterminer les valeurs de k pour lesquelles l'amplification joue un rôle maximal. P correspond au comportement de pistage (a) $a=1$ ce qui correspond au comportement de pistage lorsque les fourmis sont confrontées à une source de 1M (condition expérimentale), (b) $a=0.1$. Chaque point correspond à la moyenne obtenue après 1000 simulations.

XI.5 DISCUSSION

Nos expériences montrent clairement qu'une hétérogénéité physique peut fortement influencer les choix collectifs effectués par une colonie de fourmis et, par conséquent, la géométrie des pistes de recrutement. En effet, lorsque les fourmis ont le choix entre une branche équipée d'une rampe et une branche dépourvue de rampe, elles choisissent dans environ 80% des expériences la branche équipée d'une rampe. A l'inverse, conformément à des études antérieures (Goss et col. 1989, Beckers et col. 1992b, Dussutour et col. 2004), en l'absence d'hétérogénéité, lorsque les fourmis ont le choix entre deux branches strictement identiques, elles choisissent l'une des deux branches sans marquer de préférence pour une branche particulière.

XI.5.1 Hypothèses pouvant rendre compte des choix observés

Les choix collectifs observés au cours de nos expériences peuvent trouver leur origine dans quatre mécanismes différents :

- Une modification active du signal : le comportement de pistage serait modulé en fonction de la présence d'une hétérogénéité.
- Une modification passive du signal : les propriétés de la piste pourraient être modifiées par la présence d'une hétérogénéité
- Une modification dans les temps parcours : l'hétérogénéité guiderait le déplacement ce qui augmenterait la vitesse de déplacement.
- L'amplification d'une préférence individuelle : les fourmis présenteraient une tendance thigmotactique qui serait amplifiée par le comportement de pistage.

XI.5.1.1 Une modification active du signal

Nous pourrions en effet imaginer que la propension des fourmis à pister soit différente selon qu'elles se trouvent dans un milieu ouvert ou près d'un bord. Dans les phénomènes d'agrégation de fourmis, Jeanson et col. (2003c) ont montré par exemple que les ouvrières de l'espèce *Messor barbarus* modulaient leur comportement de pistage selon les caractéristiques des sites d'agrégation proposés.

Dans notre expérience ceci pourrait être vérifié en quantifiant le comportement de pistage. Toutefois nous pouvons écarter cette hypothèse au vu de deux résultats. En premier lieu, nous avons pu voir que la préférence pour la branche équipée d'une rampe apparaît dès les trois premières minutes de l'expérience, c'est-à-dire en l'absence de toute piste. En second lieu, les dynamiques de recrutement observées pour les deux types de dispositifs utilisés sont strictement identiques. Or, nous savons que le recrutement alimentaire par piste est un processus dynamique autocatalytique, c'est-à-dire que le nombre de recrutes augmente avec la quantité de phéromone présente sur la piste. Si les fourmis pistaient davantage sur la branche équipée d'une rampe, nous nous attendrions donc à voir un pic de recrutement plus important et plus précoce.

XI.5.1.2 Modification passive du signal

Le signal peut être passivement modifié du fait des hétérogénéités présentes et ceci peut affecter les destinations choisies par le groupe. Certains auteurs (Wilson 1962, Detrain et col. 2001, Jeanson et col. 2003b) ont montré que la nature du substrat, modifiant le taux d'évaporation de la phéromone, pouvait d'influencer la dynamique de recrutement et les prises de décisions collectives relatives à l'exploitation des ressources alimentaires. Nous pourrions également imaginer que l'efficacité du signal augmente avec la présence d'une hétérogénéité physique. Les conditions atmosphériques au voisinage du bord pourraient être légèrement différentes et induire ainsi des modifications dans les propriétés de la piste chimique. Nous pouvons supposer par exemple, bien que cela soit hautement improbable, que la piste s'évaporerait moins vite près du bord. Cette différence d'évaporation serait amplifiée par le recrutement et conduirait à la sélection de la branche équipée d'une rampe. Les propriétés de la piste seraient donc modifiées et ceci pourrait influencer les dynamiques de recrutement et la

sélection d'un chemin. Toutefois, les arguments en défaveur de cette hypothèse sont les mêmes, que ceux que nous avons évoqués à propos de la modulation active du pistage. En effet, l'hypothèse d'une modification passive ne peut expliquer la préférence observée pour la branche équipée d'une rampe dans les trois premières minutes de l'expérience, ni les dynamiques de recrutement identiques quel que soit le dispositif utilisé.

XI.5.1.3 Modification dans les temps de parcours

Goss et col. (1989) ont mis en évidence que la sélection du chemin le plus court chez *Linepithema humile* reposait essentiellement sur une différence dans les temps de parcours observé sur chacune des branches. Dans notre expérience le bord pourrait servir de guide (Klotz et col. 2000) et induire ainsi une diminution dans les temps de trajets sur la branche équipée d'une rampe. Nos analyses montrent au contraire qu'il n'y a aucune différence dans les temps de trajet selon que les fourmis se déplacent sur une branche avec ou sans rampe. De plus, quel que soit le dispositif considéré, nous constatons que les temps de trajets diminuent au cours du temps. Beckers et col. (1992a) ont montré chez *Lasius niger* que les ouvrières se déplaçaient plus vite sur un chemin marqué que sur un chemin vierge. Nous supposons par conséquent que la piste sert de guide aux fourmis et qu'elle est responsable de la diminution observée dans les temps de trajet. Ceci a d'ailleurs également été observé et quantifié chez les termites *Reticulitermes santonensis* (Reinhard et Kaib 2001).

XI.5.1.4 L'amplification d'une préférence individuelle

Notre dernière hypothèse repose sur l'amplification d'une préférence individuelle. En d'autres termes sur l'amplification d'une différence d'attractivité entre une branche équipée d'une rampe et une branche qui en est dépourvue.

En l'absence de piste c'est-à-dire durant les trois premières minutes de l'expérience, les fourmis choisissent de manière préférentielle la rampe équipée d'une branche, alors que dans le cas du pont contrôle elles n'expriment aucune préférence pour l'une des deux branches. Ce résultat démontre clairement l'existence d'une différence d'attractivité entre les deux branches

au profit de la branche équipée d'une rampe. Cette préférence pour la branche équipée d'une rampe résulte d'une forte tendance thigmotactique exprimée par les fourmis dès le point de choix. En effet lors de nos observations, nous avons constaté qu'un nombre considérable de fourmis contactaient la rampe au point de choix et que la grande majorité de celles-ci s'engageaient sur la branche équipée d'une rampe. Cette tendance thigmotactique s'exprime tout au long de la branche, et se traduit par un nombre de contacts avec la rampe beaucoup plus grand que ceux réalisés avec les autres bords. La tendance thigmotactique observée chez *Lasius niger* est donc active et non simplement passive (Creed et Miller 1990).

L'hypothèse selon laquelle une simple différence dans l'attractivité intrinsèque des deux branches serait responsable des choix collectifs observés, est confirmée par le modèle de sélection de branche. Dans ce modèle déjà utilisé dans des études utilisant le même type de dispositif (Goss et col. 1989; Beekers et col. 1992a, 1993; Detrain et col. 2001; Dussutour et col. 2004) nous avons simplement modifié l'attractivité intrinsèque de chaque branche i représentée par le paramètre k_i , en accord avec les choix observés. Les résultats des simulations montrent qu'une légère différence entre les degrés d'attractivité des deux branches peut générer les choix collectifs observés au cours de nos expériences.

En l'absence de piste durant les trois premières minutes de l'expérience, le choix des fourmis résulte principalement de la préférence individuelle exprimée vis-à-vis de la rampe. En conséquence, 65% du trafic est supporté par la branche équipée d'une rampe. Au cours de l'expérience cette préférence individuelle est amplifiée via le recrutement par piste et, après une heure, la proportion de fourmis empruntant la branche équipée d'une rampe atteindra 85%. Par conséquent, l'amplification via la piste chimique sera responsable d'une augmentation de 20% dans le choix de la branche équipée d'une rampe.

Nos expériences nous ont permis de mettre en évidence qu'une préférence individuelle (thigmotactisme) pouvait être considérablement amplifiée au travers des interactions entre individus via des signaux chimiques (phéromones de piste) et permettre la sélection collective d'un chemin caractérisé par la présence d'une hétérogénéité physique. Un processus similaire est mis en œuvre dans les phénomènes d'agrégation chez les insectes. Depickère et col. (2003, 2004) ont montré chez certaines espèces de fourmis que lorsque des ouvrières sont placées dans une arène en lumière rouge, elles tendent toutes à s'agréger auprès des bords. Le positionnement de l'agrégat est fortement déterminé par la tendance thigmotactique des

fourmis, tandis que sa stabilisation est assurée par la probabilité de quitter l'agrégat, celle-ci étant directement liée à la taille de celui-ci (plus le nombre de fourmis agrégées est grand, plus la probabilité de quitter l'agrégat diminue). Les forces cohésives de l'agrégat agissent comme des mécanismes qui vont amplifier la préférence individuelle des fourmis pour le bord. Ces processus sont aussi responsables de la formation des agrégats de *Blatella germanica* près du bord d'une arène (Jeanson et col. sous presse). Des mécanismes similaires sont certainement responsables de l'agrégation de nombreux individus dans des anfractuosités ou des crevasses par exemple chez l'hétéroptère *Dysdercus cingulatus* (Farine et Lobreau 1984), les isopodes (Odendaal et col. 1999) ou encore les langoustes (Childress & Herrnkind 2001). Ces processus se retrouvent aussi chez les mammifères. En effet les mêmes phénomènes d'amplification sont observés chez les rats de 7 jours qui présentent une forte tendance topotaxique, conduisant les agrégats à se former en majorité dans les coins de cages (Schank et col. 1997).

Il est important de noter que toute hétérogénéité environnementale peut donner naissance à des préférences individuelles. Par exemple, une préférence individuelle peut porter sur le degré d'humidité, favorisant la formation d'agrégats dans un lieu précis (Dambach & Goehlen 1999 chez *Blatella germanica*, Banschbach et col. *Myrmica punctiventris* 1997). De même, l'amplification de préférences individuelles pourrait expliquer la ségrégation des sexes observée chez de nombreux ongulés. En effet, des préférences individuelles différentes entre les mâles et les femelles auraient été amplifiées par des forces d'interattraction et générerait la formation de groupes unisexes (Bon et col. sous presse).

Cette étude met en évidence les pièges à éviter lorsque l'on mesure des préférences individuelles chez des animaux qui présentent des comportements qui sont soumis à l'amplification, que ce soit par des mécanismes de recrutement comme dans notre travail ou par des mécanismes de type allélomimétiques. Dans un certain nombre d'expériences (voir par ex. préférence pour un habitat chez les microgastéropodes : Olabarria et col. 2002, préférence pour des températures dans les choix de nid chez les chauve-souris ; Kerth et col. 2001, choix d'un abri en fonction de la température et de l'humidité chez les *Triatoma* : Lorenzo et col. 1999), les individus sont testés en groupe et les effets de mécanismes amplifiant à travers la communication chimique (piste chez les gastéropodes Edwards et Davies 2002, Chapman 1998, odeur émise par les congénères chez les chauve-souris de Fanis 1995, Safi 2003) ou acoustique (vocalisation chez les chauve-souris Barlow 1997) sont souvent négligés. En conséquence, l'omission des mécanismes d'amplification conduit certainement à une surestimation des préférences individuelles.

En conclusion, nous avons mis en évidence un mécanisme d'amplification d'une préférence individuelle pour un facteur environnemental au travers d'interactions interindividuelles. Ce travail devrait encourager les recherches futures portant sur les préférences individuelles chez les animaux vivant en groupe. Nos résultats démontrent que la mise en évidence de préférences individuelles pourra nous permettre de progresser dans la compréhension des comportements complexes exprimés par un groupe d'individus et d'en appréhender l'origine. En effet nous pouvons aisément supposer que des individus présentant des préférences individuelles communes de par leur appartenance à la même espèce, auront une plus grande probabilité de se rencontrer autour d'une hétérogénéité de l'environnement, et par conséquent d'interagir. Cette étude souligne donc le rôle joué par les préférences individuelles pour des particularités de l'environnement dans l'évolution sociale et l'émergence de la coopération.

DISCUSSION GENERALE



XII DISCUSSION GENERALE

Au cours de ce travail nous nous sommes intéressés à la structuration du trafic sur les pistes en fonction des contraintes environnementales. En d'autres termes, nous avons mis en évidence que les fourmis pouvaient adopter différentes réponses collectives en fonction des hétérogénéités environnementales rencontrées lors du fourragement. Nous avons mis l'accent sur les problèmes liés à l'encombrement et sur l'influence qu'ils pouvaient avoir sur l'organisation du trafic et la coordination des individus. Ces observations ont été réalisées chez deux espèces se différenciant principalement par le degré de polymorphisme et le matériel récolté. Dans cette discussion nous allons tenter d'une part une synthèse des résultats obtenus chez ces deux espèces et d'autre part de déterminer le rôle du polymorphisme et du transport de la nourriture dans l'organisation du trafic.

Les différentes expériences menées nous ont permis d'identifier les structures produites, c'est-à-dire l'organisation des déplacements au niveau collectif et d'établir un lien entre ces structures et les conditions expérimentales. Nous avons également détaillé les conséquences de l'encombrement en termes de temps de parcours, de fréquence d'interactions et de quantité de nourriture ramenée. Nous avons enfin identifié les règles comportementales au niveau individuel qui rendent compte des structures observées au niveau collectif.

XII.1 REPONSE COLLECTIVE : ORGANISATION DU TRAFIC

Dans une série d'expériences réalisées avec *Lasius niger*, deux chemins étaient accessibles aux fourmis afin qu'elles puissent se rendre du nid à une aire de fourragement. Les caractéristiques des chemins proposés pouvaient varier conjointement (les deux chemins étaient identiques par ex : deux chemins de largeur égale) ou bien de façon différente (ex : des chemins large et un chemin étroit). Nous avons mesuré l'utilisation de ces deux chemins en fonction de leurs particularités. Dans une deuxième série d'expériences réalisées avec nos deux espèces (*Lasius niger* et *Atta colombica*), les fourmis ne pouvaient utiliser qu'à un seul chemin pour rejoindre la source de nourriture. Nous avons également étudié l'organisation des déplacements sur ce chemin en fonction de ses caractéristiques.

Lorsque deux chemins larges peuvent être utilisés par une colonie de *Lasius niger*, les individus choisissent collectivement de focaliser leur activité de récolte sur un seul chemin. Ceci confirme les travaux de Beckers et col. (1992b) réalisés chez *Lasius niger* et les résultats obtenues chez différentes espèces testées en situation de choix binaire (par ex : rat taupe : Judd 1996 ; termites : Jones et Gathorne-Hardy 1995, Reinhard et Kaib 2001; chenilles sociales : Fitzgerald 1995 ; fourmis : revue Detrain et col. 1999 ; araignée : Saffre et al, 2000 ; Jeanson et col. 2004) mais diffère des réponses d'autres espèces qui pratiquent le recrutement ou des formes de communications équivalentes et cela malgré l'absence de contraintes (ex. abeilles : Seeley et col. 1991 ; Camazine et col, 2001). A l'opposé, lorsque les deux chemins proposés sont étroits nous avons mis en évidence que les deux chemins étaient utilisés de façon égale, ceci permettant à la colonie de maintenir un flux important. Nous avons également montré que les fourmis sélectionnaient préférentiellement un chemin large aux dépens d'un chemin étroit. Ce choix préférentiel se maintient lorsqu'on augmente la longueur du chemin large. Les fourmis sélectionnent donc un chemin long et large aux dépens d'un chemin court et étroit. Le facteur encombrement est donc un paramètre primordial dans les choix collectifs, du moins dans les plages de paramètres que nous avons testées, chez *L. niger*.

Il est important de noter que les choix des colonies ne nécessitent pas une comparaison directe par les fourrageuses des deux possibilités de chemins offertes pour rejoindre la source de nourriture. Le choix procède d'un système de décision collective qui émerge de la compétition de deux processus autocatalytiques résultant du recrutement par piste chimique, couplé à des mécanismes de rétroaction négative. Ces derniers sont associés en premier lieu à la limitation de la population mais des rétroactions générées notamment par l'encombrement peuvent également se rajouter.

Dans le cas où les fourmis sont contraintes de circuler sur un seul chemin nous observons des organisations de trafic différentes selon la largeur de celui-ci. Lorsque le chemin est étroit nous assistons à la mise en place d'une organisation temporelle du trafic chez *A. colombica* et *Lasius niger*. Ce type d'organisation présente des similitudes avec celle observée lorsque des piétons se déplacent dans un couloir étroit (Helbing sous presse). L'organisation temporelle des déplacements permet de réguler les encombrements et de limiter les interactions conflictuelles entre individus se déplaçant dans des directions opposées. Elle permet également de maintenir un flux comparable (au minimum dans les conditions testées) à celui obtenu sur un pont large chez *Lasius niger*. A l'opposé, chez *Atta colombica* l'organisation temporelle du trafic ne garantit pas le maintien d'un flux aussi intense que sur un pont large. Cependant, dans le cas de

l'expérience réalisée avec *Lasius niger* la largeur a seulement été divisée par trois alors que pour l'expérience avec *A. colombica* nous avons divisé la largeur du chemin offert aux fourmis par dix. Nous pouvons par conséquent imaginer que la capacité du dispositif utilisé ne permet pas d'accueillir un trafic équivalent à celui obtenu sur un pont large chez cette espèce. Dans l'étude du trafic automobile (Chowdhury et col. 2000), du trafic de données sur un réseau de télécommunication (Dorigo et Stützle, 2004) mais également du trafic chez les fourmis (Burd et col. 2002) on appelle capacité d'une voie le flux maximum sur cette route, c'est-à-dire son flux en fonctionnement idéal ; pour des densités faibles, le flux augmente avec la densité ; au contraire, pour des densités élevées, le flux diminue. Il existe donc une densité critique pour laquelle le flux est maximum. Il se pourrait que pour l'expérience réalisée avec *A. colombica* le flux obtenu sur un pont étroit soit proche du flux maximum qu'il soit possible d'atteindre. Ceci pourrait certainement se vérifier à l'aide d'un modèle mathématique prenant en compte la vitesse des individus et la densité.

L'organisation temporelle des flux chez *L. niger* permet de maintenir un flux comparable à celui obtenu sur un pont large. Au départ nous avons supposé que le flux pourrait être affecté par la largeur du pont. Or, le pont est large au départ et diminue ensuite de largeur. Nous offrons au commencement un pont de grande capacité qui va encourager les accumulations de fourmis au niveau du sas d'accès, ensuite la capacité du pont diminue ce qui favorise ainsi une organisation temporelle des flux. Le flux pourrait donc être différent si on proposait directement aux fourmis un pont de faible capacité. Il pourrait être plus faible et l'organisation temporelle pourrait ne pas se mettre en place. Ceci mériterait d'être vérifié par des expériences supplémentaires. Il serait intéressant de savoir si la colonie peut réguler le flux de fourrageuses en fonction de l'encombrement, cette régulation n'ayant pas pu être mise en évidence lors de nos expériences. Est-ce que la motivation des fourrageuses pourrait être affectée par les interactions subies au cours de leur parcours sur le pont ? Ceci est aussi une question qui demeure non résolue. Il est en effet important de faire la différence entre capacité qui correspond au flux maximal que la colonie peut atteindre et densité maximale qui correspond au nombre maximal de fourmis que peut accueillir un chemin. En l'absence de régulation on pourrait imaginer que la colonie puisse atteindre des densités très importantes empêchant tout déplacement comme c'est le cas dans les embouteillages dans le trafic autoroutier ou les mouvements de foule (revue Helbing 2004), Il faut tout de même garder à l'esprit que la taille et les caractéristiques physiques des « unités » peuvent jouer des rôles importants dans l'apparition des blocages.

Lorsque le chemin offert aux fourmis est large nous avons observé une organisation spatiale du trafic chez *A. colombica*. Les fourmis qui sont chargées d'un fragment ainsi que les fourmis qui se dirigent vers la source sont majoritairement au centre de la piste. A l'inverse, les fourmis qui reviennent au nid non chargées sont généralement observées sur les bords de la piste. Cette organisation spatiale ainsi que le flux total d'individus se maintient lorsqu'une contrainte en hauteur est imposée sur le chemin de retour au nid. Ce modèle d'organisation spatiale des déplacements collectifs a également été observée chez les animaux qui se déplacent en groupes de façon bidirectionnelle tels que les termites (Jander et Daumer 1974, Grassé 1986, Miura et Matsumoto 1998), les fourmis légionnaires (Gotwald 1995, Couzin et Franks 2003) les piétons (revue Helbing 2001, Helbing sous presse). Cependant, l'identification des mécanismes responsables de la structuration spatiale de ces déplacements collectifs n'a pas été abordée dans ces travaux à l'exception de l'étude réalisée par Couzin et Franks (2003).

Chez *L. niger* nous n'avons noté aucune organisation spatiale particulière sur des ponts larges. La première hypothèse que nous pouvons émettre pour expliquer cette absence d'organisation repose sur le facteur taille des individus. En effet, chez les *Atta* les facteurs taille des individus et catégorie de fourmis (chargée et non chargée) rendent compte à eux seuls de l'organisation spatiale observée. Or les *Lasius* sont des fourmis monomorphes qui transportent leur nourriture à l'intérieur du corps. A l'appui de cette hypothèse nous pouvons également noter que tous les exemples d'organisation spatiale répertoriés dans la nature concernent uniquement des groupes d'individus polymorphes (fourmis légionnaires, termites) qui transportent fréquemment des charges de nourriture à l'extérieur du corps (proies, boulettes de bois). La deuxième hypothèse que nous pouvons formuler repose sur les valeurs de flux obtenues lors de nos expériences. En effet, de nombreux modèles relatifs aux déplacements de piétons (revue Helbing 2001) ont montré que la densité devait atteindre une valeur suffisante pour générer l'émergence et la stabilisation de files d'individus se déplaçant dans la même direction. Ces auteurs montrent que si la densité d'individus est trop faible les changements de file par dépassement sont fréquents et déstabilisent la structure produite au niveau spatial. Nous pouvons par conséquent imaginer que lors de nos expériences avec *L. niger* nous n'avons pas atteint des densités suffisantes pour générer une structuration spatiale stable des flux. Cependant, il est évident que ces hypothèses n'ont de sens que si les mécanismes d'interaction adéquats sont présents. En d'autres termes, densités ou transports externes de nourriture ne sont

pas suffisants pour expliquer l'émergence de séparation des sens si un ensemble de comportements au niveau individuels ne sont pas présents.

XII.2 TEMPS DE PARCOURS ET INTERACTIONS

Nous avons noté, pour les deux espèces étudiées, que le nombre de contacts était proportionnel au nombre de rencontres qui surviennent au cours du trajet. De plus, la probabilité de contact est fonction de la largeur du chemin. Chez *L. niger* la probabilité de contact double lorsqu'on divise la largeur du chemin par deux. Chez *A. colombica* elle est multipliée par cinq lorsque la largeur est réduite par un facteur dix. Cependant la probabilité de contact chez *A. colombica* est relativement faible (0.23) comparée aux probabilités de *Lasius niger* (0.7) pour des rapports taille de fourmi - largeur de pont comparables. Chez *A. colombica* nous avons noté qu'une fourmi qui contacte une première fourmi évite plus facilement les congénères qui la suivent. Les fourmis basculent sur la tranche du pont après un contact et remontent fréquemment après avoir laissé passer les fourmis qui suivaient l'individu contacté. Ce comportement, qui n'est pas observé fréquemment chez *L. niger*, permet de limiter le nombre de rencontres avec contact qui sont source de ralentissement. Les temps de parcours sont affectés par l'encombrement de la même façon chez *Lasius niger* et *Atta colombica*. Ils augmentent linéairement avec le nombre de contacts. Les temps de parcours sont donc beaucoup plus importants sur des chemins étroits où les rencontres sont plus nombreuses. Chez *L. niger*, les contacts sont le facteur principal expliquant les temps de parcours relevés, contrairement aux *Atta* où les facteurs taille des individus et transport d'une charge jouent également un rôle. En effet, à l'inverse des fourmis qui transportent des charges à l'extérieur du corps la vitesse des fourmis qui reviennent chargées de liquide sucré n'est pas affectée par le poids de la charge (Mailleux et col. 2000). Le facteur taille étant de plus inexistant chez *L. niger* seuls la variabilité interindividuelle et l'encombrement peuvent rendre compte des temps de parcours relevés.

Au contraire, chez *A. colombica* le facteur taille a un effet sur le temps de parcours comme cela avait déjà été démontré par certains auteurs (Rudolph et Loudon 1986, Shutler et Mullie 1991). Néanmoins nous avons vu que cette différence ne s'exprimait que sur les ponts larges. Sur les ponts étroits le nombre de rencontres et l'ajustement des vitesses de déplacement

à la vitesse de l'individu qui transporte une charge sont les principaux facteurs expliquant les temps de parcours mesurés. Ceci avait été auparavant rapporté par Lewis et col. (1974) chez *Atta cephalotes* et Shutler et Mullie chez *A. colombica* (1991). Ces auteurs observent que lorsque le trafic est important les différences de vitesses liées à la taille de l'individu sont inexistantes.

Le transport d'une charge a fréquemment été invoqué comme un facteur de ralentissement (chapitre VI.5 p282). Néanmoins, nos différences de temps de parcours entre fourmis chargées et fourmis non chargées ne trouvent pas leur origine dans le transport de la charge lui-même mais dans les nombres différents de contacts. Nous avons noté que le transport d'une charge affectait les temps de parcours des fourmis uniquement sur les ponts étroits. Sur les ponts larges, cette différence est inexistante. Or, la probabilité de contact des fourmis chargées sur un pont étroit est beaucoup plus importante que celles des fourmis non chargées (0.35 vs 0.23). Ces résultats confirment les travaux de Zollikofer (1994) qui montrent que le transport d'une charge n'affecte pas la vitesse de déplacement mais seulement la mobilité de l'individu. Il est possible que les résultats exposés dans les travaux concernant l'effet du poids d'une charge sur la vitesse de déplacement (*A. vollenweideri* Röschard et Roces 2002, *A. cephalotes* Burd 2003 *A. colombica*, Lighton et col. 1987, *A. cephalotes* Rudolph et Loudon 1986, *P. rugosus* Lighton 1993, *P. maricopa* Weier et Feener 1995, *Camponotus herculeanus* Nielsen et col. 1982, *Dorymyrmex goetschi* Torres-Contreras et Vasquez 2004) puissent être expliqués en terme d'encombrement. Les fourmis chargées étant moins mobiles du fait de la position adoptée en réponse au poids de la charge ne sont pas en mesure d'éviter les collisions qui vont affecter leur vitesse de déplacement. Toutefois les résultats demeurent comparables puisque nous confirmons ici que les fourmis chargées se déplacent moins vite que les fourmis non chargées, c'est simplement la cause invoquée qui est différente. Nous pouvons donc conclure que le seul facteur influençant les temps de parcours sur les ponts étroits sont, comme chez *L. niger*, les rencontres et la variabilité interindividuelle.

Nous avons également montré dans la dernière expérience réalisée chez les *Atta* avec la mise en place de la contrainte en hauteur que la vitesse des fourmis chargées était affectée par le nombre de contacts mais résultait principalement de la gêne dans le déplacement provoquée par la contrainte.

XII.3 REGLE DE PRIORITE : COOPERATION OU CONFLIT

Les règles de priorités observées chez *Lasius niger* et *Atta colombica* sont responsables de l'organisation spatiale et temporelle des flux observés en fonction des conditions expérimentales imposées.

Chez *Atta colombica* les règles de priorité dépendent à la fois de la taille, de la catégorie (chargée ou non chargée) et de la direction de trajet des individus.

Les fourmis chargées sont prioritaires sur toutes les autres fourmis présentes sur la piste et ce, quelle que soit la largeur du chemin proposée. Cette priorité nous semble fondée sur des différences de mobilité entre les fourmis chargées et les fourmis non chargées, résultant du port d'une charge (Zollikofer 1994). Les fourmis non chargées s'écartent plus rapidement que des fourmis chargées.

Les fourmis de petite taille (minimes) sont prioritaires sur les fourmis appartenant aux autres castes et ceci, quelles que soient la direction de trajet et la largeur du chemin. Les minimes du fait de leur taille sont aisément contournables par les fourmis de plus grande taille. De plus les fourmis de petite taille se déplaçant moins vite que les fourmis appartenant aux autres castes, l'inertie de déplacement induite par leur vitesse de déplacement lors de la rencontre sera en faveur d'un contournement de l'individu le plus lent. Le poids est un facteur qui joue dans l'inertie de déplacement mais son importance nous semble négligeable lorsque l'on se place au niveau de la fourmi.

Enfin, les fourmis se dirigeant vers la source de nourriture sont prioritaires sur les fourmis qui reviennent au nid non chargées. Ceci est particulièrement marqué sur les chemins étroits. L'état motivationnel pourrait expliquer ces règles de priorité. Nous pouvons supposer que les fourmis se dirigeant vers la source sont plus motivées que les fourmis revenant au nid non chargées et qu'elles sont par conséquent moins enclines à concéder le passage. En début de recrutement, chez *Lasius niger* 8% seulement des fourmis reviennent au nid sans s'être nourries (Mailleux et col. 1999) alors que dans nos observations chez *Atta colombica* nous avons vu que 75% des fourmis reviennent au nid non chargées. Nous pouvons supposer que l'état motivationnel des fourmis non chargées est relativement réduit étant donné qu'elles ne transportent pas de nourriture ou bien est le reflet d'une division du travail marquée.

Toutes les règles de priorité que nous venons d'énumérer sont responsables chez *A. colombica* de l'organisation spatiale en files de déplacement unidirectionnelles lorsque le chemin est large et de l'organisation temporelle en groupes d'individus désynchronisés lorsque le chemin est étroit. Les règles ne changent pas d'une largeur de pont à l'autre, elles sont seulement plus affirmées sur un pont étroit où la liberté de déplacement est particulièrement réduite.

Chez *Lasius niger* les priorités ne dépendent pas de la direction du trajet de l'individu à la différence de ce qui est observé chez les fourmis coupeuses de feuilles *Atta colombica*. Elles ne dépendent que de l'espace offert aux deux individus impliqués dans la rencontre. Lorsque deux chemins sont offerts aux fourmis, c'est la fourmi qui est située au point de choix qui cède le passage aux individus provenant de l'un des deux chemins. En effet, l'individu qui rencontre un congénère au moment de s'engager sur la branche a la possibilité de se réorienter sur l'autre branche si celle-ci est libre. A l'inverse, l'individu qui parvient à l'extrémité de la branche serait contraint de faire demi-tour et par conséquent de retraverser la branche. De la même façon, lorsque les fourmis n'ont qu'un seul chemin à leur disposition, ce sont les fourmis qui sont situées dans le sas d'entrée (partie élargie du pont) qui cèdent la priorité aux individus provenant de la partie étroite du pont. Il est fortement probable que les règles de priorité de *L. niger* qui reposent sur les degrés de liberté des individus au niveau spatial, existent également chez *A. colombica*. Les observations ont été réalisées au milieu du pont nous n'avons aucune information sur les règles de passage à l'entrée ou à la sortie du pont. En d'autres termes nous ne savons pas si les fourmis qui sortent du pont ont priorité sur celles qui tentent d'y accéder.

L'alternance des groupes sur les ponts étroits permet de limiter le nombre de rencontres qui ont lieu au cours du trajet et par conséquent de diminuer le temps de parcours. Cette organisation est beaucoup plus marquée chez *A. colombica*. Ceci peut s'expliquer par le fait que chez cette espèce, les règles de priorité sont présentes tout au long du trajet au travers des fourmis chargées. Les groupes sont donc stabilisés lors du trajet du fait des multiples interactions engagées avec les fourmis chargées. Les collisions ralentissent la fourmi chargée ce qui permet aux fourmis qui la suivent de se rassembler derrière elle. De plus, nous avons vu que lorsqu'une fourmi se dirigeant vers la source contacte une fourmi chargée elle bascule sur le

bord du pont et laisse ainsi passer les fourmis qui suivent l'individu chargé. Ce comportement permet au groupe de ne pas se dissocier.

A l'opposé, des observations préliminaires chez *L. niger*, nous ont permis de noter qu'il n'y a pas de règle de priorité au niveau de la partie principale (étroite) du pont. Celles-ci sont seulement observées au niveau des sas d'entrée.

Ces règles de priorité qui répondent à des mécanismes tout à fait semblables vont pouvoir générer à la fois une structure spatiale et une structure temporelle en fonction des conditions environnementales. Chez *Lasius niger*, en situation d'encombrement, ces deux structures vont permettre de maintenir un flux équivalent à celui qui est observé lorsqu'il n'y a pas d'encombrement. Chez *Atta colombica*, l'organisation temporelle des flux permet de maintenir un trafic important, même si celui-ci n'est pas équivalent au trafic obtenu sur des ponts larges. Néanmoins, nous avons vu que la quantité de nourriture ramenée au nid n'était pas affectée par la largeur puisque nous avons vu que elle était à l'inverse doublée par rapport à un pont large.

L'encombrement se manifeste également par des demi-tours au niveau de la piste. Nous avons vu chez *Lasius niger* que ces demi-tours ne pouvaient pas à eux seul expliquer l'organisation spatiale des déplacements lorsque les fourmis sont confrontées à deux chemins de même largeur. Néanmoins nous avons vu qu'ils sont le mécanisme essentiel pour expliquer le choix d'un chemin large au dépend d'un chemin étroit. Les demi-tours observés lors de cette expérience (chapitre IV p163) sont à rapprocher des comportements de poussée qui interviennent dans l'organisation spatiale des flux (chapitre III p111). Ils ont lieu juste après le point de choix et donne la priorité aux fourmis qui proviennent de la branche. C'est donc une fois de plus, la fourmi qui en a la possibilité, c'est-à-dire qui se situe dans la zone large, qui fait demi-tour ou s'écarte au profit de la fourmi située sur la partie étroite.

- Les organisations observées sont comparables chez les deux espèces mais les règles de priorité sont différentes car elles dépendent principalement des caractéristiques de l'individu. Il serait donc intéressant de pousser l'analyse plus loin en répétant ces expériences avec une espèce de fourmi monomorphe qui transporte sa nourriture à l'extérieur du corps et une espèce polymorphe qui transporte des sources liquides.
- Les règles de priorité observées semblent dépendre essentiellement de l'inertie de déplacement et des degrés de liberté des individus.

- Il nous semble que les organisations observées, de même que les mécanismes qui en sont responsables ont un aspect générique. Il serait par conséquent intéressant de vérifier si des règles de priorité semblables existent chez d'autres espèces d'insecte sociaux et si elles peuvent également expliquer les structures spatiales qui ont été rapportées, en particulier chez les termites où ces structures sont particulièrement spectaculaires. Réaliser les mêmes expériences et observations avec d'autres espèces monomorphe mais de taille différente nous apparaît dès lors important.
- Il semble que toutes les organisations observées, qu'elles soient spatiales ou temporelles, résultent d'une asymétrie (priorité) dans les interactions. Ces asymétries, si il est évident que dans des systèmes fortement non-linéaires ne sont pas des conditions nécessaires de structuration, seraient dans nos situations un élément essentiel dans la genèse d'organisation.

XII.4 AUTOREGULATION

Nous avons mis en évidence à plusieurs reprises dans ce travail la mise en place de mécanismes de régulation face aux encombrements. Les rencontres entre fourmis et les règles de priorité mises en place constituent un feed-back négatif qui permet de limiter et de prévenir les encombrements. L'effet d'amplification via la piste est régulé au travers des interactions entre fourmis. En effet le recrutement de masse au travers de la phéromone de piste constitue un processus dynamique d'autocatalyse. La piste déposée par les fourmis recruteuses encourage les individus à sortir du nid et à suivre le chemin utilisé par leurs congénères. Lorsque le nombre d'individus devient très important les interactions entre fourmis se multiplient et constituent des forces de dispersion qui vont organiser le flux de façon temporelle ou spatiale. Le suivi de piste génère donc sa propre régulation et intègre automatiquement les limitations imposées au trafic. Nous supposons que les mécanismes de dispersion quantifiés ici sont présents dans la majorité des déplacements collectifs et sont certainement à l'origine de la structuration spatiale des pistes observées chez les termites (Grassé 1986, Jander 1974, Miura et Matsumoto 1998) et les fourmis légionnaires (Gotwald 1995). Ces mécanismes de dispersion ont déjà été évoqués pour expliquer la structuration spatiale en files unidirectionnelles chez les piétons (Helbing et Molnar 1995, Helbing et col. 2001, Helbing sous presse).

Nous sommes ici en présence d'un système amplificateur (recrutement) possédant une capacité intrinsèque de régulation par l'intermédiaire des « conflits » qu'il génère. Ce système d'autorégulation constitue donc un bon équilibre entre conflit et coopération. La coopération est définie par le suivi et le dépôt de piste. Les conflits s'expriment quant à eux par les interactions entre deux fourmis. Si nous prenons l'exemple des poussées, une fourmi qui tente d'accéder à une branche est repoussée par un congénère sur l'autre branche. Ce phénomène de régulation est différent de celui que l'on observe lorsqu'il y a encombrement à la source (Wilson 1962, Verhaeghe et Deneubourg 1983, Halley et Elgar 2001, Mailleux et col. 2003). Il a en effet été montré que, lorsqu'il est impossible pour une fourmi de se nourrir lorsque la source est encombrée, celle-ci commence à explorer et/ou revient au nid sans pister et ainsi ne renforce pas la piste. L'absence de renforcement limite la population engagée dans le fourragement et prévient ainsi la formation de trop grandes densités d'individus au niveau de la source. Dans cet exemple c'est la taille de la source qui joue un rôle important et qui est responsable indirectement de la régulation et non pas le recrutement lui-même. Il est fréquent que la rétroaction négative à l'origine de la régulation d'un système soit extérieure au système lui-même et résulte généralement de contraintes physiques environnementale. Ces contraintes permettent de saturer l'effet amplificateur des feedbacks positifs. Dans l'exemple du fourragement, les feedbacks négatifs résultent du nombre limité de fourrageuses disponibles, de l'épuisement de la source de nourriture, de la compétition existant entre les sources elles-mêmes (Camazine et col. 2001).

Il est essentiel qu'un système reposant sur des mécanismes d'amplification possède également ses propres capacités de régulation. Le caractère autocatalytique d'un système va permettre le rassemblement d'un grand nombre d'individus, ces rassemblements sont souvent bénéfiques pour l'individu ou le superorganisme (découverte d'une source de nourriture : fourmis Wilson et Hölldobler 1990, colonie d'oiseau Kruuk 1964, Krebs 1974 ; découverte d'un abri : *Blatella germanica* Ame 2004, langouste Childress et col. 2001; thermorégulation : chenilles sociales Fitzgerald 1995 ; vigilance accrue par rapport au prédateur : Revue Roberts 1996 etc.). Ces rassemblements peuvent toutefois devenir préjudiciables lorsque la concentration d'individus à un endroit donné devient trop importante. A grande densité, des dysfonctionnements au sein du groupe affectant plus ou moins sérieusement les individus qui le composent peuvent apparaître. Dans des cas extrêmes, une densité trop élevée peut même conduire à une paralysie totale du fonctionnement du groupe ; c'est ce que l'on observe par exemple dans le trafic automobile (revue Chowdhury et col. 2000), dans les mouvement de

panique chez l'homme (Oliver 1989, Helbing 1998, Clarke 2002) et chez de nombreux animaux d'élevage (Mills et Faure 1990). Il est dès lors important que des mécanismes de régulation aient été sélectionnés pour prévenir leur apparition.

Les priorités qui se manifestent suite aux interactions conflictuelles constituent des « forces de dispersion » qui s'opposent aux « forces d'attraction » entre fourmis. Elles permettent d'éviter les effets préjudiciables qui se manifesteraient très certainement si la densité continuait d'augmenter. Des forces de dispersion équivalentes sont mises en jeu chez d'autres espèces sociales lorsque l'encombrement entre individus entraîne des dysfonctionnements trop importants. Chez les termites on a décrit par exemple un comportement d'arrêt qui se manifeste lorsque la densité d'individus sur un site de construction d'un pilier devient trop importante. Ce comportement permet de stopper momentanément l'accumulation de phéromone sur le site de construction et donc de réduire son attractivité. Les ouvriers se redistribuent alors sur les autres sites de construction, ce qui permet d'assurer une croissance synchrone des piliers (O'Toole et col. 1999).

- Ces dynamiques où une activité à caractère amplifiant est à l'origine de sa propre régulation constituent sans doute un modèle de fonctionnement largement répandu dans le vivant du cellulaire au social. Ces premiers résultats devraient encourager la recherche de processus similaires dans d'autres domaines.

XII.5 EFFICACITE DE LA RECOLTE ALIMENTAIRE :

Ou HYPOTHESES SUR DIFFERENTES BOUCLES POSITIVES ET NEGATIVES

Nous avons mis en évidence que la quantité de nourriture ramenée au nid chez les *Atta* était plus grande en situation d'encombrement. Chez *L. niger* nous avons montré que le flux de fourmis qui reviennent au nid par unité de temps n'est pas affecté par la largeur du chemin offert. Ceci est permis par l'organisation du trafic mis en place en situation d'encombrement. Les fourmis choisissent en effet d'utiliser deux chemins si elles en ont la possibilité quand les chemins offerts sont étroits. Lorsqu'un seul chemin est disponible, les fourmis s'organisent en groupes désynchronisés, ce qui limite les interactions tout au long du trajet. Ces deux types d'organisation permettent de maintenir constant le taux d'arrivée de nourriture au nid et ceci

quelles que soient les contraintes imposées au trafic. Ces résultats restent vrais uniquement si l'on suppose que l'encombrement sur la piste n'affecte pas la probabilité de se nourrir des individus parvenus à la source. De nombreux auteurs ont en effet montré que l'encombrement qui a lieu à la source peut affecter le nombre d'individus qui reviennent au nid chargés de nourriture (Wilson 1962, Verhaeghe et Deneubourg 1983, Mailleux 2001, Halley et Burd 2004) mais il n'a jamais été rapporté jusqu'à présent que l'encombrement pouvait affecter la probabilité de se nourrir. L'encombrement pourrait toutefois affecter la probabilité de sortir une deuxième fois du nid. Or, au cours de notre étude, le flux est resté relativement élevé et constant tout au long de l'expérience. De plus, nous nous sommes assurés qu'aucun encombrement ne se produisait à la source. Nous pouvons par conséquent supposer que la quantité de nourriture ramenée au nid n'est pas affectée par l'encombrement sur les pistes.

Chez les *Atta* la quantité de nourriture est plus aisément mesurable du fait qu'elles transportent leur nourriture à l'extérieur du corps. La quantité de nourriture chez les *Atta* peut être modulée de deux façons :

Modulation collective :

- La première façon passe par l'ajustement du nombre de fourmis qui reviennent chargées de nourriture au nid. Il est important de noter que chez les *Atta*, à la différence des *Lasius*, la majorité des individus ne transportent pas de nourriture (Mailleux et col. 2000). La quantité de nourriture peut donc être modulée chez les *Atta* à la différence des *Lasius* sans nécessiter d'augmentation du trafic. C'est ce que l'on observe dans le cas des chemins étroits mais également dans le cas où il y a une contrainte de hauteur. Nous avons évoqué plusieurs hypothèses au cours des chapitres consacrés au nombre de fragments ramenés en fonction des contraintes imposées.

- La première hypothèse (Figure XII-1) suppose l'existence d'une idiosyncrasie dans notre population de fourmis. En d'autres termes nous aurions au sein de notre groupe de fourrageuses des individus très motivés et d'autre relativement moins. Cette dichotomie peut se rapprocher de celle utilisée par de nombreux auteurs qui subdivisent la population en fourmis actives et inactives (*Myrmica rubra* Abraham et Pasteels, *Smithistruma truncatidens* Dejean 1985, *Lasius niger* Lenoir et Ataya 1993, Gautrais et col. 2002) ou

« bonne transporteuse » et « mauvaise transporteuse » (*Tapinoma erraticum* Meudec 1982). Nous supposons alors, que sur les ponts étroits et les ponts avec une contrainte de hauteur, les multiples contacts générés par l'encombrement entre fourmis se dirigeant vers la source et les fourmis revenant chargées au nid pourraient s'avérer stimulant et encourageraient ainsi « les mauvaises transporteuses » à découper. Ces résultats sont à rapprocher de ceux de Chen (1937 dans Meudec 1979) sur *Camponotus japonicus*. Cet auteur mesure par observation directe l'activité de creusement de chaque ouvrière placée dans un terrarium. Soit une ouvrière A présentant une certaine activité : si on regroupe A avec une ouvrière B, l'activité de A augmente, si on remet A isolée, son activité revient à son niveau initial. Dans notre étude nous ne supposons pas que toutes les fourmis présentes sur la piste soient des découpeuses potentielles. Si cela s'avérait être le cas on pourrait imaginer que l'encombrement soit à l'origine d'un « effet boule de neige ou d'amplification ». En effet, comme nous l'avons vu précédemment les fourmis chargées sont les principales responsables des ralentissements, et donc des encombrements. On aurait par conséquent une boucle de rétroaction positive. L'augmentation du nombre d'individus chargés augmenterait l'encombrement, ce qui amplifierait le nombre de contacts et par la suite stimulerait le transport, le nombre de fourmis chargées, et ainsi de suite. Or, Meudec (1979) a montré que la « facilitation sociale » n'est pas unidirectionnelle, mais qu'elle pouvait dépendre des individus en présence et de la situation. La coprésence peut en effet élever ou abaisser le niveau d'expression d'un comportement. Les expériences réalisées par Meudec (1979) sur *Tapinoma erraticum* ont montré que la simple présence d'un congénère n'était pas suffisante pour agir sur l'activité individuelle et que dans certains cas la présence d'un congénère n'était d'ailleurs pas facilitatrice mais pouvait s'avérer inhibitrice de l'activité. Cet auteur montre que lorsqu'elle regroupe entre eux des individus classés « actif », certains d'entre eux n'expriment plus aucune activité. Nous pouvons donc imaginer que les contacts peuvent s'avérer inhibiteurs au-delà d'un certain seuil. Il est important de noter que la notion de facilitation et d'inhibition sont quelque peu subjective. Il serait plus objectif de parler de transition entre deux comportements. Le passage d'un comportement à l'autre serait fonction du nombre d'individus présentant les différents comportements. Certains auteurs ont déjà démontré ou suggéré que les contacts avec des individus chargés qui ont lieu sur la piste sont parfois utilisés comme source d'information. Les indices livrés par les contacts permettent par exemple aux individus de déterminer la direction du nid (Moffett 1987, Jander et Daumer 1974). Les contacts entre fourmis ont également été évoqués de nombreuses fois pour expliquer l'allocation des tâches (Revue Gordon 1999). Burd et col

(2003) supposent que les contacts sur la piste permettent le transfert d'information mais cela reste à valider. Le Breton et Fourcassié (2004) ont montré chez *Lasius niger* que les contacts établis entre une recrutée et une scout qui a découvert une source de nourriture, sont à l'origine d'une augmentation de la vitesse de déplacement des fourmis recrutées et d'une modification du pattern de recherche. Nous pouvons supposer dans notre cas un phénomène semblable, c'est-à-dire une modification de l'état motivationnel des fourmis se dirigeant vers la source à la suite de contacts répétés avec les fourmis chargées.

- La deuxième hypothèse repose sur les perturbations qui ont lieu au niveau de la source (Figure XII-2). Nous avons vu en effet que le flux sur des ponts larges était deux fois plus important que sur des ponts étroits. Il doit donc y avoir une population approximativement deux fois plus importante de fourmis au niveau de l'aire de fourragement. Or, il a été démontré que les fourmis ont tendance à focaliser leur activité sur certaines feuilles et n'exploitent pas toute la nourriture offerte de façon équivalente (Barrer et Cherrett 1972). En accord avec ces observations, au cours de nos expériences nous avons constaté que l'activité de récolte est concentrée sur une sous population des arbres artificiels proposés. Cette focalisation doit résulter des mécanismes de recrutement qui s'expriment au niveau de la feuille (à courte distance) : la stridulation (Roces et col 1993) et les substances volatiles émises par la feuille lors du découpage (Barrer et Cherrett 1972). Nous pouvons supposer que la population de fourmis cherchant un site de découpage disponible sera plus grande dans le cas des ponts larges étant donné que le flux d'arrivée de fourmis est deux fois plus important. Halley et Burd (2004) ont montré chez *L. humile* que les individus qui cherchent un site disponible pour se nourrir rentrent souvent en contact avec les fourmis occupées à se nourrir. Ces contacts entraînent l'arrêt de l'alimentation et parfois le départ de ces individus. Nous pouvons par conséquent supposer que dans nos expériences les fourmis qui cherchent un site de découpage peuvent de la même façon perturber les fourmis occupées à découper un fragment. Au cours de nos observations nous avons remarqué qu'une fourmi qui cesse son activité de découpage abandonne quasi systématiquement le site de découpage qu'elle occupait. Les perturbations dues à une forte densité d'individus peuvent donc jouer le rôle de feedback négatif (tout en étant basé sur des processus d'amplification) et limiter le nombre de fragments découpés dans le cas du pont large. Dans le cas des ponts avec contrainte de hauteur, le flux total n'étant pas affecté, le nombre de fragments devrait également être réduit comparé à celui obtenu dans le cas du pont étroit. Or ce n'est pas ce

que l'on observe puisque le nombre de fragments est doublé par rapport à un pont large sans contrainte. Cette différence peut trouver son origine dans la taille des fragments découpés. En effet, la présence d'une contrainte affecte et diminue la taille des fragments découpés. Le temps de découpage étant corrélé à la taille du fragment découpé (Burd 1996a), nous pouvons alors imaginer que le temps consacré à attendre qu'un site de découpage se libère sera plus court dans le cas du pont avec contrainte. Nous pouvons également supposer que le temps d'attente se trouvant réduit, les perturbations sont également diminuées et par conséquent le nombre de fragments ramenés au nid sera plus grand.

➤ Aucun résultat ne permet à l'heure actuelle d'éliminer l'une de ces deux hypothèses. Afin de déterminer quel est le facteur responsable du nombre de fragments transportés il sera nécessaire de réaliser des expériences supplémentaires. Nous pourrions intercepter les fourmis chargées avant que celles-ci ne traversent le pont avec leur fragment et mesurer l'impact que cette manipulation pourrait avoir sur le nombre de fragments transportés. Afin de vérifier la deuxième hypothèse il serait nécessaire de filmer la source, et d'établir un lien entre le nombre d'individus présents au niveau de l'aire de fourragement et le taux de perturbations.

Modulation individuelle :

○ La deuxième façon de moduler la quantité de nourriture ramenée au nid passe par l'ajustement de la taille de la charge transportée. Chez *L. niger* le volume « désiré » ingéré par chaque fourmi varie d'un individu à l'autre mais il demeure constant au niveau individuel lors de voyages successifs (Mailleux 2001). Il semble peu probable que la fourmi ajuste ce volume à l'encombrement rencontré sur les pistes. Mailleux et col. (2000) ont montré que le volume ingéré ne variait ni avec le temps pris pour trouver ou quitter la source, ni avec la vitesse de déplacement, qui s'avère être le principal facteur affecté par l'encombrement. Le volume ingéré est légèrement modulé en fonction du niveau de satiété (Mailleux, 2001) et de la qualité de la source (Bonser et col. 1998), qui sont des facteurs contrôlés dans nos expériences. Chez les *Atta* la taille du fragment découpé est fonction de nombreux paramètres (densité, dureté, épaisseur de la feuille, niveau de satiété de la colonie, richesse de la source, distance de fourragement etc. voir chapitre VI p267), facteurs que nous avons pour la grande majorité

également contrôlés pour pouvoir nous concentrer sur l'effet des contraintes imposées au trafic. Nous avons vu dans un premier temps que la largeur du chemin offert n'influence pas la taille du fragment. A l'inverse, la hauteur du chemin semble être un facteur important qui influence fortement la taille du fragment découpé. Contrairement à ce que laissaient entrevoir les travaux de Weber (1972), les résultats obtenus confirment les observations réalisées par Prado (1973) concernant la plasticité du comportement de découpage. Nous pouvons émettre plusieurs hypothèses pour expliquer ce résultat.

- La première hypothèse repose sur les capacités d'ajustement du comportement de découpage. Les fourmis pourraient ajuster le fragment au cours du temps petit à petit à la hauteur de la contrainte selon un mécanisme d'autocorrection (Campan et Scapini 2002). N'ayant pas filmé la journée d'habituation au dispositif qui précède nos observations cette hypothèse ne peut être éliminée. De plus Prado (1973) avait observé que les fourmis recoupaient le fragment lorsque le tube offert pour retourner au nid était de trop faible diamètre. Nous n'avons pour notre part jamais observé de tel comportement de « recoupage ». Nous n'avons de plus noté aucun abandon de fragment au niveau de l'aire de récolte ou sur la piste. Les capacités d'apprentissage des *Atta* ont déjà été démontrées à de nombreuses reprises, que ce soit l'apprentissage des odeurs ou des caractéristiques d'une feuille (Roces 1994, Howard et col. 1996), des repères visuels (Jaffe et col. 1990, Vilela et col. 1987), d'indices gravitationnels (Vilela et col. 1987) et des indices donnés par le champ magnétique (Banks et Srygley 2003). Nous pourrions imaginer dans notre cas que la contrainte représente un stimulus négatif contraignant la fourmi à modifier son comportement. La fourmi pourrait garder en mémoire son premier passage et face aux difficultés éprouvées lors du passage de la contrainte moduler en réponse son comportement de découpage lors de ses prochaines sorties. Néanmoins, il n'est pas nécessaire que la fourmi associe le ralentissement provoqué par la contrainte et la taille du fragment qu'elle transporte. Nous pourrions évoquer un apprentissage proche du « conditionnement opérant ». L'accent est mis sur les effets de la sanction, associée à un acte moteur émis « spontanément » par le sujet, sur la probabilité ultérieure d'émission d'un comportement du même type (Campan et Scapini 2002). Il est donc étroitement lié au renforcement de l'activité motrice et de ses conséquences. Dans le cas de notre expérience, une fourmi qui aura modifié fortuitement son comportement de découpage et coupé un fragment plus petit traversera la contrainte plus aisément. Par conséquent, elle pourra être tentée de conserver

ce comportement. Ceci est appuyé par la taille des fragments relevés un jour après l'élimination de la contrainte. Nous avons en effet observé que 24 heures après que la contrainte ait été retirée les fragments demeuraient relativement petits comparés à ceux obtenus avant la mise en place de la contrainte.

- La deuxième hypothèse repose sur l'état motivationnel des individus. Roces et Nunez (1993) ont montré que l'information transmise par la scout aux recrutées pouvait modifier l'état motivationnel de celles-ci, les encourageant ainsi à modifier la taille du fragment découpé. Dans notre cas le ralentissement provoqué par le transport d'une charge au travers de la contrainte pourrait abaisser les seuils de motivation des ouvrières et les inciter à découper des fragments plus petits.
- La dernière hypothèse repose sur une spécialisation des individus : la population de fourrageuses serait caractérisée par des individus qui découpent des petits fragments et d'autres des grands. La contrainte agirait comme un « filtre » inactivant ou éliminant les fourmis coupant des fragments de grande taille. Cette hypothèse est appuyée par les distributions des tailles de fragments obtenus. Nous avons en effet observé que la variabilité était beaucoup plus grande en l'absence de contrainte. Nous pouvons supposer que nous avons une certaine variabilité interindividuelle dans la taille du fragment découpé. Mailleux et col. (1999) ont montré que chez *Lasius niger* le volume ingéré variait d'une fourmi à l'autre bien que cette espèce soit monomorphe. Ces auteurs ont également montré que le volume ingéré ne correspondait pas au volume de l'abdomen avant boisson ni au temps de boisson. Il y aurait donc pour des individus morphologiquement comparables une certaine variabilité individuelle dans les volumes ingérés. Les relations établies entre la largeur de la tête et l'aire du fragment découpé, suggèrent également une forte variabilité interindividuelle chez *A. colombica*. En effet même si la taille de la fourmi est positivement corrélée à la taille du fragment découpé, les analyses effectuées nous montrent clairement que le facteur taille explique seulement une petite partie de la variance observée dans la taille des fragments mesurés. De nombreux auteurs (voir revue chapitre VI p267) ont tenté de déterminer les facteurs qui étaient susceptibles de rendre compte de la taille de fragments découpés. Cependant jusqu'à présent, aucune approche multifactorielle (ou expérience) n'a été réalisée pour quantifier l'influence des différents facteurs sur la « sélection » de la taille du fragment découpé. Enfin, il est surprenant, au vu du nombre de travaux consacrés à la taille des fragments chez les *Atta*, qu'il n'y ait à l'heure actuelle (à notre connaissance)

aucun suivi individuel afin de déterminer si la taille du fragment découpé par une fourmi varie au cours des différents voyages qu'elle effectue entre le nid et la source.

- Il est fondamental de déterminer si la taille du fragment est le résultat d'un apprentissage ou d'une spécialisation. Pour cela il serait nécessaire de suivre individuellement les individus pour déterminer s'ils modifient leur comportement de découpe en fonction de la présence d'une contrainte. Si oui, des expériences qui feraient varier la hauteur de la contrainte (ou un autre paramètre) pourraient nous renseigner sur le degré de plasticité du comportement de découpage.
- La variabilité interindividuelle est souvent négligée dans l'étude des comportements collectifs, et en particulier l'étude des comportements collectifs « auto-organisés » nous semble un facteur primordial dans l'établissement des structures collectives observées. Il serait intéressant d'inclure cette variabilité quand elle s'avère pertinente dans l'étude du phénomène ou l'élaboration des modèles. Les modélisateurs ont, jusqu'ici excepté quelques travaux sur la division du travail (par ex : Deneubourg et col. 1987, Theraulaz et col.1998), essentiellement travaillé sur des comportements collectifs (construction, fourragement, dortoir, ...) provenant d'interactions entre de nombreux individus identiques et stables, pris comme des automates relativement simples.

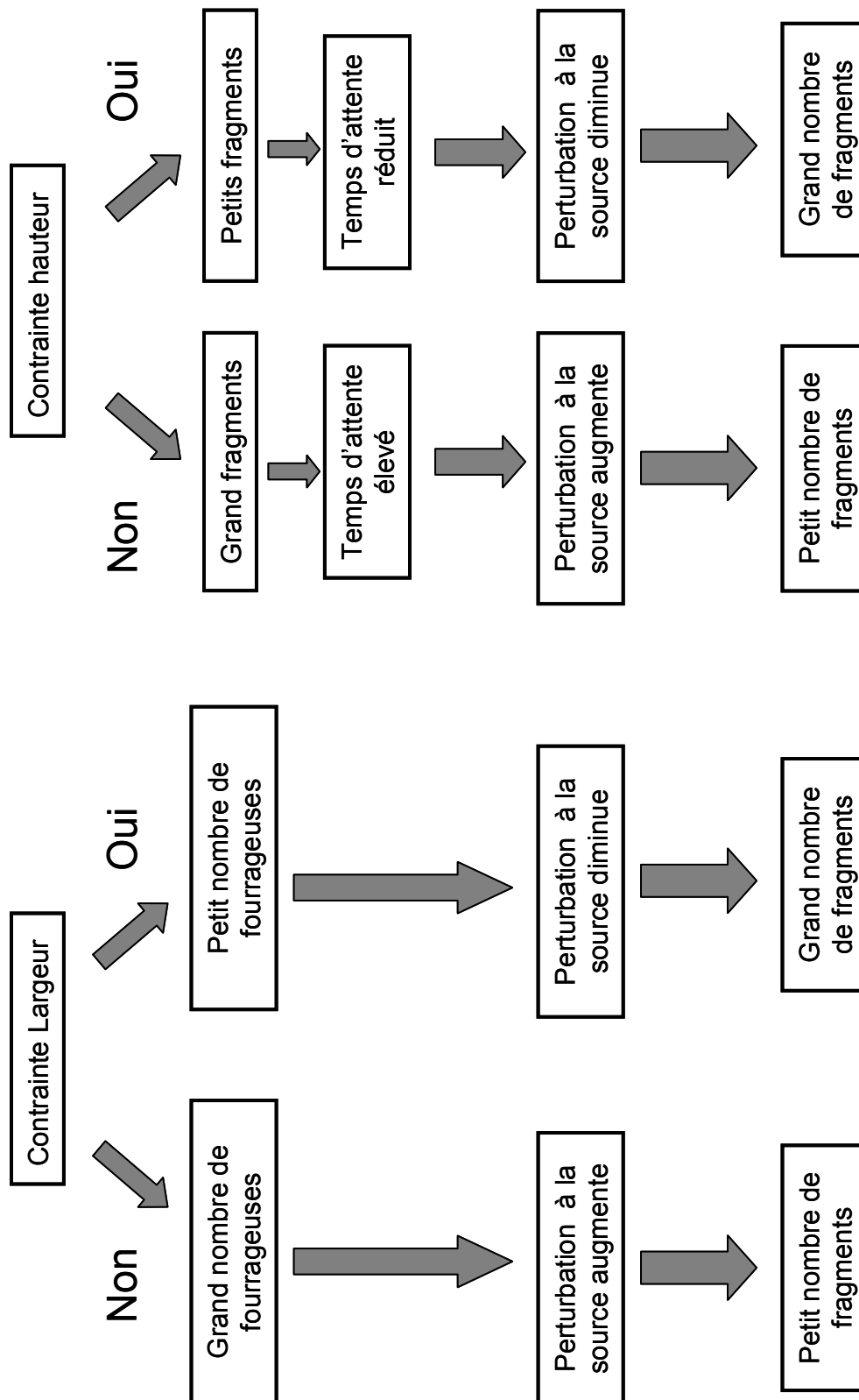


Figure XII-1 : Hypothèse basée sur la perturbation à la source pour expliquer le nombre de fragments.

Pont étroit : contrainte en largeur OUI + contrainte en hauteur NON

Pont large : contrainte en largeur NON + contrainte en hauteur NON

Pont large avec contrainte : contrainte en largeur NON + contrainte en hauteur OUI

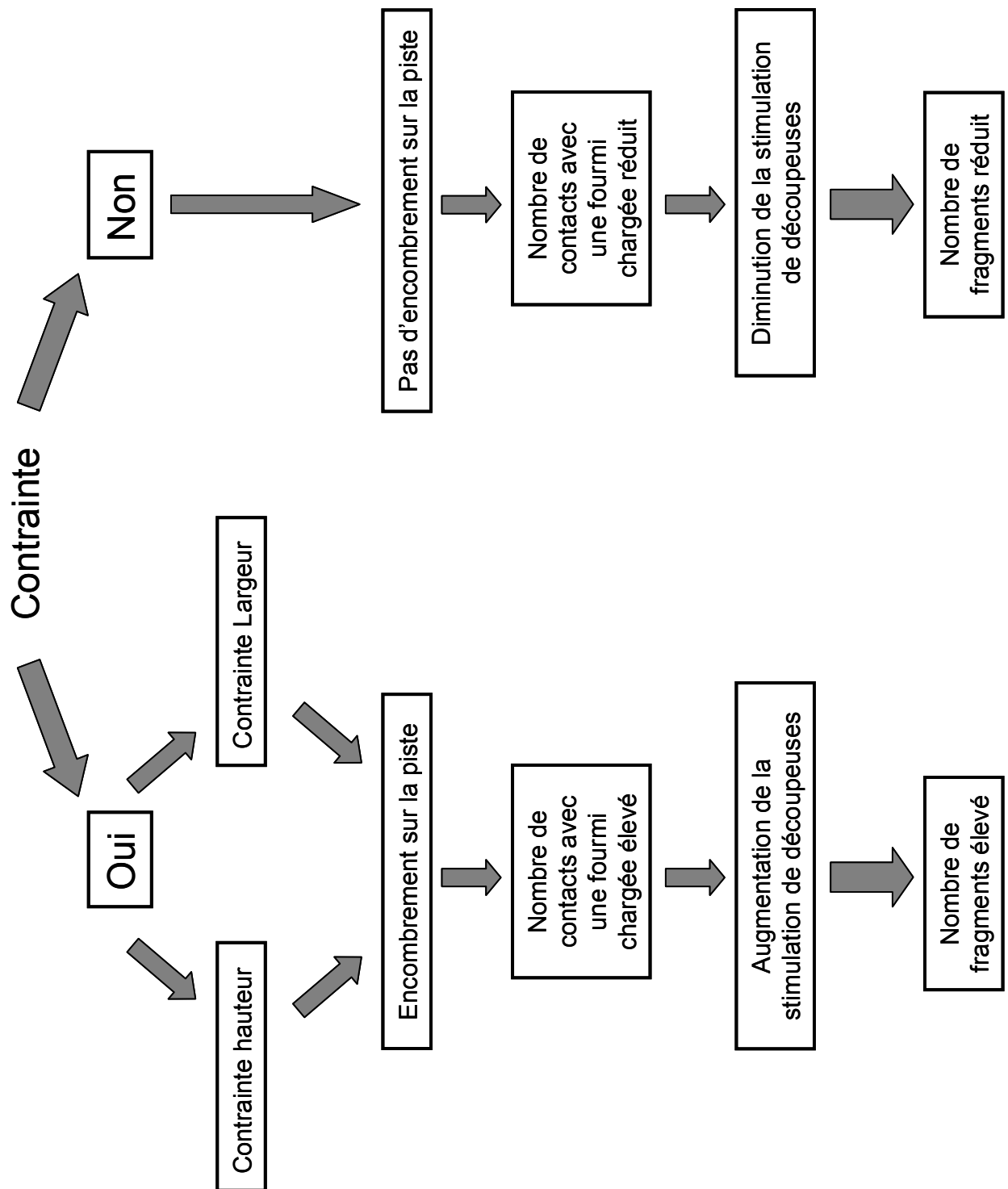


Figure XII-2 : Hypothèse basée sur la stimulation par contact pour expliquer le nombre de fragments.

XII.6 DES FOURMIS ET DES HOMMES

Le trafic chez les fourmis présente de nombreuses analogies avec les mouvements de piétons mais aussi avec le trafic de véhicules. Sans tomber dans la naïveté et en gardant à l'esprit les spécificités de chaque situations, l'organisation temporelle du trafic sur des ponts étroits chez *L. niger* par exemple est semblable à celle que l'on observe chez les piétons se déplaçant à l'intérieur d'un couloir étroit. L'organisation spatiotemporelle du trafic chez les *Atta*, avec différentes castes, n'est pas sans rappeler certains aspects du trafic automobile.

XII.6.1 Organisation temporelle

Lorsque les piétons sont confrontés à un rétrécissement au sein d'un couloir, (expérience : Helbing et col. sous presse, simulation : Helbing 2004, Helbing 2001, Helbing et Molnar 1995, Figure XII-3), on constate une alternance dans les directions de passage des individus. Les mécanismes responsables de la formation de ces groupes n'ont pas été réellement identifiés. Helbing et col. (sous presse) supposent qu'il est plus facile pour un individu de suivre un congénère qui se déplace dans la même direction et que ceci favoriserait la formation de trains d'individu.

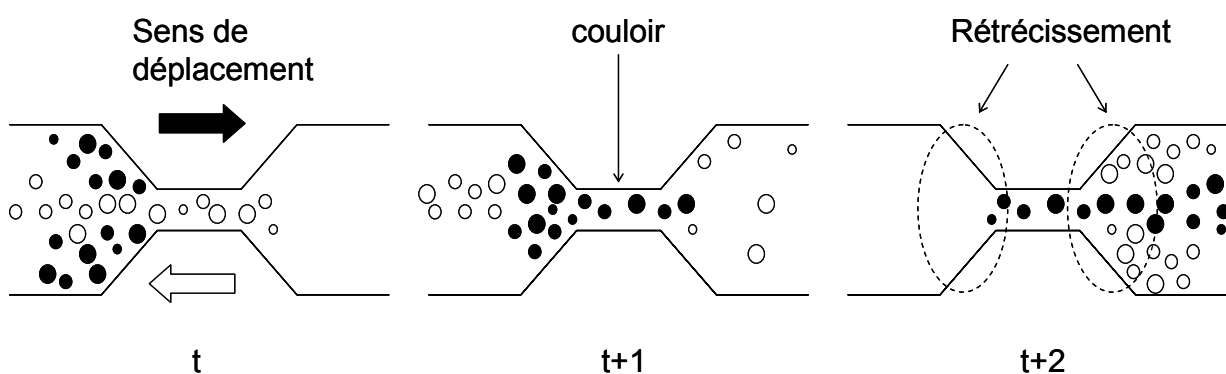


Figure XII-3 : alternance de flux de piétons au niveau d'un couloir (illustration d'après Helbing et Molnar 1995).

Un individu qui s'engagerait dans le couloir serait automatiquement suivi d'un autre individu. Le conflit entre individus se manifeste dans cette expérience par l'impatience

exprimée par les personnes qui attendent au niveau du rétrécissement (temps t Figure XII-3). L'augmentation du temps d'attente provoquerait une diminution progressive des distances interindividuelles, ceci entraînant l'accumulation des individus au niveau du rétrécissement. Après un certains temps la pression atteinte au niveau du rétrécissement permettrait aux individus de s'engager dans le couloir (temps $t+1$ Figure XII-3). Ces phénomènes de « pression-dépression » provoqueraient ainsi des oscillations. Nous pourrions imaginer que les mécanismes identifiés au cours de notre travail chez *Lasius niger* soient relativement proches de ceux qui sont à l'origine des patterns d'oscillations observés chez les piétons. Il est en effet aisément concevable que l'individu qui est situé dans un couloir étroit ait la priorité sur l'individu se situant au niveau d'une zone plus large (au niveau du rétrécissement). La différence essentielle se situe au niveau de la portée de la communication et de l'interaction qui est beaucoup plus grande chez l'humain que chez la fourmi.

Tout le monde a pu expérimenter ces règles de priorité lorsque, par exemple, un obstacle limite le passage au niveau d'un trottoir (Figure XII-4).

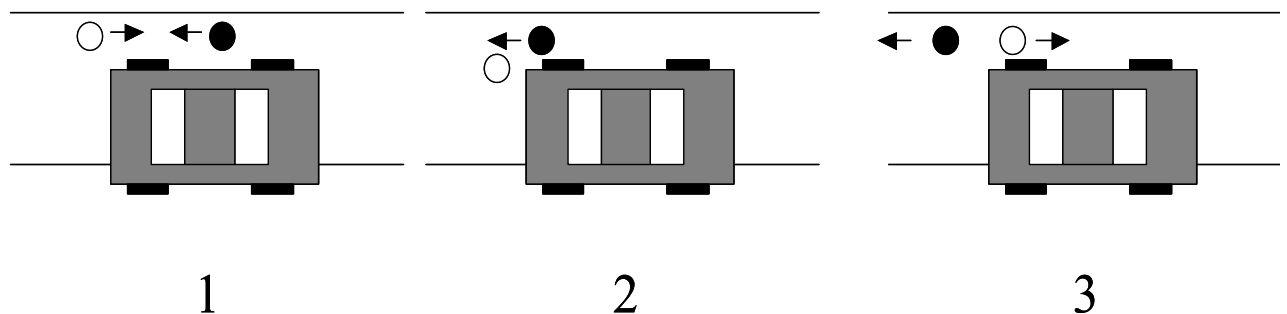


Figure XII-4 : Passage de deux piétons se déplaçant en direction opposée au niveau d'un obstacle.

Helbing et col. (2001 et 2004) montrent également que la fréquence de ces oscillations diminue avec la longueur du rétrécissement. En d'autres termes les groupes qui alternent sont de plus grande taille quand le rétrécissement est plus long. Nous avons réalisé une série d'expériences chez *Lasius niger* où nous avons divisé par deux la longueur de la zone étroite (4.5cm au lieu de 9cm). Des analyses préliminaires corroborent les simulations et les expériences réalisées par Helbing et col. chez les piétons. La taille moyenne des groupes passe en effet de 3 à 2.5 individus lorsque la longueur est réduite de moitié.

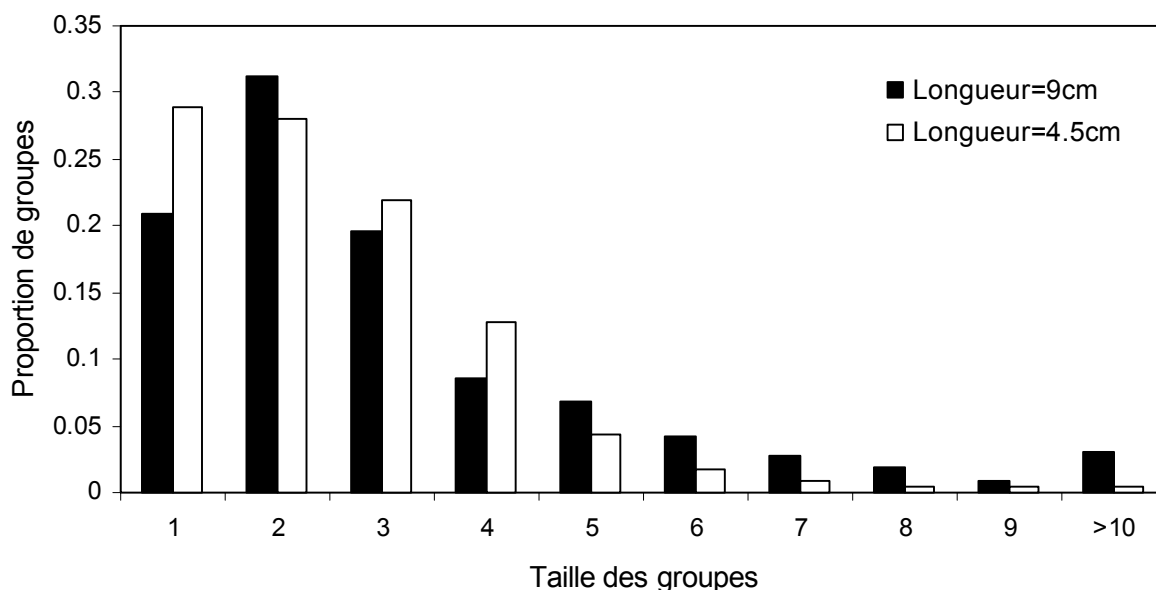


Figure XII-5 : Distribution des tailles de groupe pour les deux types de pont (longueur 9cm N=1778, Longueur 4.5cm N=228)

L'organisation temporelle observée chez les *Atta* nous rappelle davantage les travaux réalisés dans le cadre du trafic automobile. Nous avons démontré au cours de notre étude concernant le trafic sur des chemins étroits que les fourmis ajustent leur vitesse de déplacement à la vitesse des fourmis chargées, c'est-à-dire aux individus les plus lents. Cet ajustement semble le principal facteur à l'origine de la formation des groupes. Ce résultat est relativement proche des résultats obtenus lors de la modélisation et l'observation du trafic autoroutier (Kerner et Konhäuser 1993, Wright 1998, Hossain et Macdonald 1998, Nagatani 2000, revue Chowdhury et col. 2000). Ces auteurs ont montré que l'ajustement des vitesses est fréquent sur les autoroutes et que cela permet de limiter les accidents résultant principalement des différences de vitesse entre véhicules et des changements de voie. Lorsque le trafic est dense, le rendement est maximal lorsque les dépassements sont inexistantes et que le trafic progresse sous forme de « bloc » de véhicules roulant tous à la même vitesse (Helbing et Huberman 1998). Il est donc préférable pour un automobiliste d'ajuster sa vitesse de déplacement au véhicule situé devant lui plutôt que de tenter d'atteindre sa vitesse désirée (vitesse que l'individu tente d'atteindre). Ceci est d'autant plus vrai que la vitesse du véhicule située devant est proche de la vitesse désirée par l'automobiliste.

Dans le cas des *Atta*, le fait que les fourmis non chargées ajustent leur vitesse de déplacement à la vitesse des fourmis chargées leur permet d'éviter les interactions avec les fourmis se déplaçant en direction opposée puisque celles-ci s'écartent lorsqu'elles rencontrent

une fourmi chargée. Ceci est vrai sur un pont étroit où les dépassements sont difficiles et où il est peut-être plus avantageux de réduire sa vitesse de déplacement. A l'inverse sur un pont large, où les dépassements sont beaucoup plus faciles à entreprendre nous observons que les fourmis non chargées ne demeurent pas derrière les fourmis chargées. Celles-ci occupent les bords de la piste, les fourmis chargées occupant le centre de la piste. Peeta et col (sous presse) ont montré dans le cadre du trafic automobiles que sur une autoroute à trois voies, lorsque le pourcentage de véhicules lents (camion qui transporte des marchandises) est compris entre 10 et 30% il est plus avantageux en terme de temps moyen de parcours de restreindre la circulation de ces véhicules à une seule voie que de les laisser utiliser simultanément les trois voies disponibles. A l'opposé, lorsque le pourcentage de véhicules lents est supérieur à 50% il est plus avantageux de leur autoriser l'accès à toutes les voies, quitte à ralentir les véhicules rapides qui ne transportent pas de marchandise. Dans le cas contraire, si le trafic des véhicules lents est contraint à une seule voie, les embouteillages sur cette voie seront tels que les performances en terme de transport seront extrêmement réduites et il sera donc plus bénéfique de répartir les ralentissements sur les trois voies. Nos données confirment ces prédictions puisque nous observons que les fourmis chargées qui représentent moins de 10% de la population sur les ponts larges n'occupent qu'une seule voie.

XII.6.2 Organisation spatiale

L'organisation spatiale du trafic sur des ponts larges chez les *Atta* présente des analogies avec l'organisation des flux de piétons au niveau d'un couloir. (Helbing et Molnar 1995, Helbing et Vicsek 1999, Helbing et col. 2000b, Helbing 2004). En d'autres termes nous observons la formation de files unidirectionnelles de déplacement. Le nombre de lignes varie avec la largeur du couloir (Helbing et Molnar 1995), la densité d'individus, et le niveau de « bruit » (variabilité dans la direction de trajet des individus) (Figure XII-6). Helbing et Platowski (2000) montre par exemple qu'un niveau de bruit intermédiaire est à l'origine d'une ségrégation en files de déplacement unidirectionnelles. Un niveau de bruit élevé entraîne un arrêt ou « cristallisation » du flux, les individus se bloquant mutuellement (Figure XII-6).

Les modèles réalisés par Helbing (2004) prennent en compte la vitesse de déplacement et fixent une certaine distance interindividuelle ou zone de répulsion. Lorsqu'un individu entre dans cette zone un comportement d'éloignement d'un des deux individus se manifeste. Dans les

cas de très grande densité si les individus en viennent à se toucher deux nouvelles forces entrent en jeu : une force de résistance à la poussée imposée par l'individu situé derrière et une force permettant à l'individu poussé de conserver sa direction de trajet et éviter les mouvements tangentiels. Nous pouvons constater qu'aucun comportement coopératif n'est implémenté dans ce modèle. L'individu tente d'acquiescer au cours de son déplacement une vitesse désirée et pour cela tente de minimiser les interactions conflictuelles. Une interaction écartera un individu de sa trajectoire d'origine et lui permettra peut-être de se retrouver dans le sillon d'un individu se déplaçant dans la même direction. Il demeurera donc derrière cet individu et pourra lui-même être suivi par un autre individu, créant ainsi une file de déplacement. Le comportement coopératif observé est donc une propriété émergente du système qui repose sur des interactions conflictuelles. Les files de déplacement formées sont dynamiques car elles ont en elle une part de bruit (vitesse des individus variable, trajectoire variable, etc.).

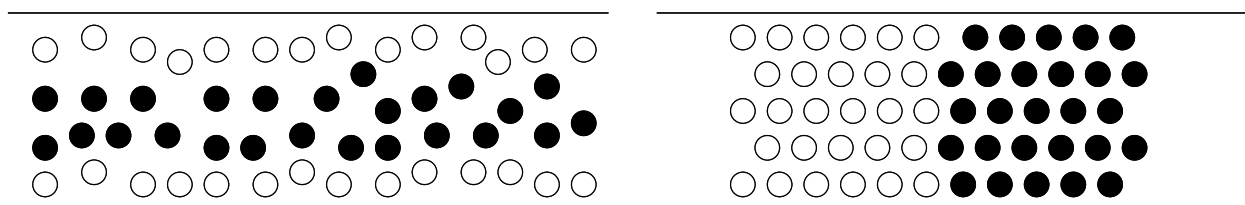


Figure XII-6 : La première situation représente l'organisation en ligne du flux de piétons au niveau d'un couloir (les couleurs représentant la direction de trajet). La deuxième situation illustre la « cristallisation » du flux lorsque la densité est trop importante et que l'amplitude des fluctuations dans les directions de trajet est trop élevée.

Nous pourrions construire un modèle basé sur les règles de priorité relevées et sur les proportions de fourmis appartenant à chaque caste et à chaque catégorie (chargée ou non chargée). Ceci nous permettrait d'une part de vérifier l'hypothèse selon laquelle les règles de priorité sont responsables de l'organisation spatiale que l'on observe et d'autre part d'explorer le modèle afin de déterminer le rôle de la proportion de fourmis chargées dans l'organisation spatiale observée. Les travaux de Burd et col. (2002 et 2003) indiquent qu'il n'y a pas d'organisation spatiale chez *A. cephalotes*. Or, ces travaux ne nous donnent aucune information sur la proportion de fourmis chargées dans le trafic. Néanmoins cette information s'avère primordiale d'après les travaux réalisés sur le trafic automobile réalisé par Peeta et col. (sous presse). Ces travaux prédisent en effet des organisations différentes selon la proportion de camions engagés dans le trafic.

Il faut tout de même noter un point important : l'analogie avec les déplacements de piétons s'avère plus pertinente que l'analogie avec le trafic automobile. Les trafics de piétons

sont en effet exclusivement bidirectionnels et sans ségrégation dans les travaux cités ce qui n'est pas le cas du trafic automobile. Il faut donc demeurer relativement prudent vis-à-vis de ces comparaisons même si elles appuient le caractère générique de l'organisation des déplacements collectifs.

XII.7 INTERACTION GROUPE-ENVIRONNEMENT

Les hétérogénéités physiques du milieu vont agir sur la dynamique de recrutement de plusieurs façons.

La présence d'obstacles dans l'environnement peut influencer la mise en place d'une piste comme nous l'avons vu dans le dernier chapitre. Ainsi, comme beaucoup d'insectes se déplaçant sur le sol, les fourmis présentent une forte tendance à suivre les discontinuités linéaires qu'elles rencontrent au cours de leurs déplacements. Cette tendance thigmotactique est amplifiée par le recrutement et entraîne une focalisation de l'activité sur le chemin qui suit l'hétérogénéité.

Cette tendance peut agir comme une contrainte sur leur déplacement et les pistes de recrutement peuvent alors suivre un parcours s'écartant largement du chemin le plus court. C'est ce que nous avons constaté dans des expériences préliminaires réalisées non plus avec des ponts mais dans des aires de fourragement rectangulaires (Figure XII-7). Nous pouvons voir sur cette image que plusieurs pistes se sont formées. Des observations préliminaires semblent nous montrer que les pistes qui suivent le bord se sont mises en place en premier. Ceci semble être un phénomène général. En effet Verhaeghe, sur *Tetramorium* spp observait un phénomène similaire (com. Pers.).

Il serait intéressant, d'étudier les décisions collectives effectuées par une colonie de fourmis dans le cadre d'un choix qui intégrerait la présence d'une hétérogénéité physique et la longueur du chemin (on pourrait pour cela utiliser un pont bifide avec une branche courte et une branche longue). Est-ce que la préférence individuelle serait suffisante pour faire basculer la focalisation sur un chemin long qui suivrait une hétérogénéité aux dépens d'un chemin court ?

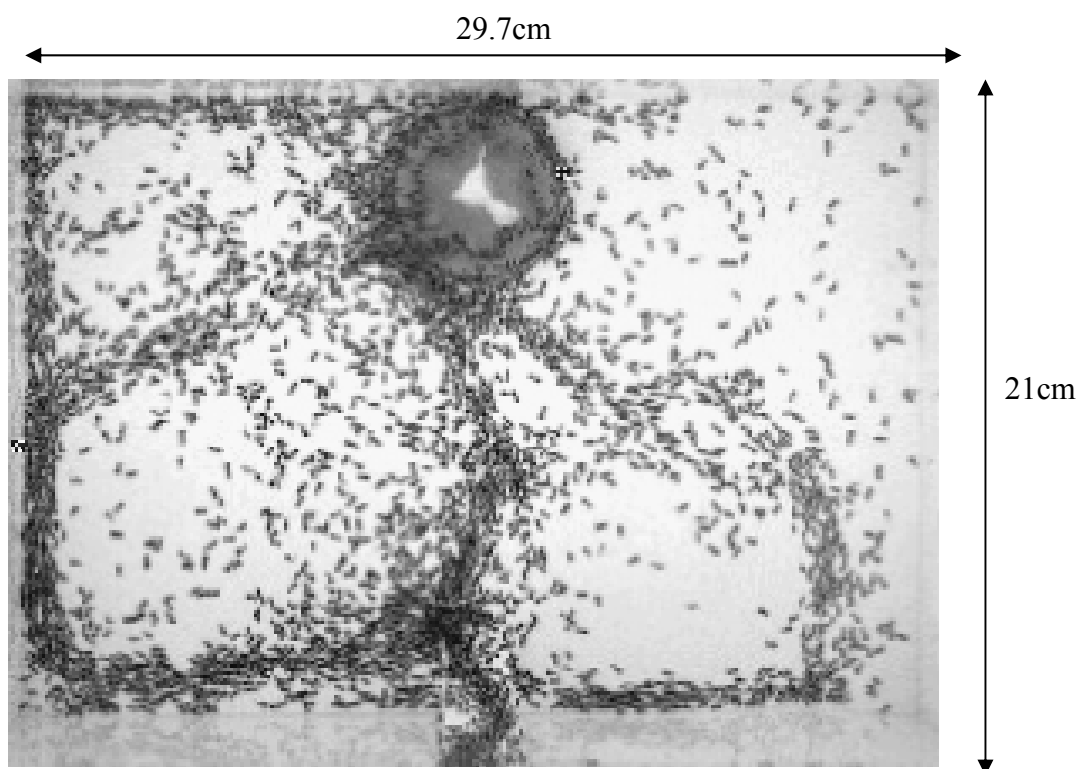


Figure XII-7 : Illustration du suivi de bord. Une colonie de *Lasius niger* a accès à une aire de fourragement 29.7*21cm via un pont (bas de l'image). Cette photographie est le résultat de la superposition de 60 images à raison d'une image par minute. On peut voir sur cette illustration que les fourmis n'utilisent pas le chemin le plus direct pour aller à la source de nourriture mais préfèrent suivre les bords de la boîte.

D'autre part, à forte densité les obstacles peuvent créer des zones d'encombrement qui pourraient ralentir le recrutement. Nous avons montré au cours de ce travail que l'organisation temporelle du recrutement pouvait être une réponse par exemple à l'exiguïté d'un chemin. Mais nous avons l'intime conviction que si les fourmis avaient la possibilité d'élargir le chemin nous n'observerions pas d'organisation temporelle (ex fourmis légionnaires Berghoff 2002). En effet, nous avons vu que les interactions qui sont à l'origine de l'organisation temporelle chez nos deux espèces sont également responsables de l'organisation spatiale du recrutement. Si l'environnement le permet, les fourmis poussées s'écarteront et la piste s'élargira. Si au contraire l'environnement ne permet pas cet élargissement comme c'est le cas lorsque les fourmis fourragent sur des branches d'un arbre, alors l'organisation temporelle sera une alternative à l'organisation spatiale. Il est important de noter que l'élargissement d'une galerie par exemple (Buhl et col. sous presse) se fait sur un échelle de temps plus longue que la mise en place de l'organisation temporelle des flux qui est quant à elle quasi-instantanée.

La plupart des travaux se sont focalisés sur l'effet des hétérogénéités de l'environnement au niveau de l'individu et non au niveau du groupe. Or, dans le dernier chapitre nous avons montré que l'étude simultanée des deux niveaux permet d'éviter de surestimer les comportements individuels en se limitant au collectif et de sous-estimer le collectif en demeurant au niveau individuel. Il est donc nécessaire lorsque l'on étudie les déplacements collectifs de s'intéresser à la fois aux relations entre l'individu et son environnement mais également de prendre en compte les relations entre le groupe et son environnement. Les hétérogénéités de l'environnement peuvent apparaître comme une contrainte pour l'individu mais s'avérer neutres ou bénéfiques pour le groupe et vice-versa. S'il est avantageux pour un individu de suivre une hétérogénéité par souci de protection vis-à-vis d'un prédateur, au risque de faire un détour, est-ce que cela reste vrai pour le groupe par exemple ?

Il nous semble primordial lorsque l'on étudie les déplacements collectifs de connaître la dynamique des interactions qui existent entre les individus mais également entre l'individu et son environnement. Nos résultats démontrent que l'étude des interactions entre les individus et les hétérogénéités physiques de l'environnement pourra nous permettre de progresser dans la compréhension des comportements complexes exprimés par un groupe d'individus et d'en appréhender l'origine.

XII.8 ORGANISATION DU TRAFIC : REPONSE EFFICACE

Malgré les « contraintes » imposées au trafic nous avons vu que dans tous les cas la quantité de nourriture ramenée au nid demeurait équivalente voire augmentait dans le cas des *Atta*. Les différentes organisations du trafic observées peuvent donc être qualifiées d'efficaces. Celles-ci résultent principalement d'interactions simples qui elle-même découlent de l'encombrement. La simplicité du phénomène n'enlève rien au caractère « optimal » du comportement que l'on observe.

L'organisation temporelle du trafic chez les *Atta* par exemple permet d'une part, de ramener une grande quantité de nourriture au nid et d'autre part, de limiter les interactions responsables des ralentissements et des encombrements. Nous avons vu que cette organisation résulte principalement d'une différence de vitesse entre fourmis chargées et non chargées et des contraintes imposées par le dispositif qui ne facilite pas les dépassements. Ces différents paramètres génèrent la formation de groupes qui sont majoritairement « conduits » par des

fourmis chargées. Les fourmis non chargées se dirigeant vers la source de nourriture auront donc une plus grande probabilité de contacter une fourmi chargée qu'une fourmi non chargée. Cette organisation temporelle apparaît par conséquent comme particulièrement adaptée au transfert d'information. Néanmoins, il est clair qu'elle n'a pas été mise en place initialement pour remplir cette fonction. Nous avons également vu que les règles de priorité dont bénéficient les fourmis chargées ne sont vraisemblablement que la conséquence d'une différence de mobilité. Les fourmis non chargées s'écartent et laissent la voie libre aux fourmis chargées ainsi qu'aux fourmis qui la suivent. Ces règles de priorité permettent de fluidifier le trafic en évitant de nombreuses interactions supplémentaires. La priorité inverse est sans doute plus difficile à mettre en œuvre d'un point de vue purement physique. Les fourmis qui cèdent la priorité laissent fréquemment passer tout un groupe et pas seulement la fourmi contactée. Ceci peut s'expliquer par le degré de rapprochement des individus au sein d'un groupe. En effet, sur un pont étroit, lorsque les fourmis s'écartent pour laisser la voie à une fourmi chargée, elles basculent dans la majorité des cas sur le bord du pont. Or, pour remonter il est nécessaire que le passage se libère. Une fourmi chargée étant souvent suivie de nombreuses fourmis, l'individu sera donc contraint de progresser sur le bord en attendant que le passage se libère. Il n'est pas nécessaire d'invoquer un comportement coopératif actif pour expliquer ce phénomène. En effet l'individu situé sur le bord ne pourra pas résister à l'inertie de déplacement de l'individu qui se déplace sur le pont, sa propre inertie se trouvant fortement réduite du fait de sa position sur le bord.

Dans l'environnement naturel nous pouvons également supposer que ces règles de priorité ont un rôle à jouer dans la mise en place des « pistes permanentes » et dans l'entretien de ces pistes. Une fourmi contrainte de s'écarter pour céder le passage à une congénère peut se trouver en bord de piste et ainsi être confrontée à un obstacle qui pourra selon ses caractéristiques être écarté de la piste. Dans ses expériences menées sur l'entretien des pistes chez *A. colombica*, Howard (2001) ne nous donne aucune indication sur la direction de déplacement des fourmis avant que celles-ci ne s'engagent dans le déplacement d'un obstacle. Il serait intéressant de vérifier si ce sont en majorité les fourmis revenant de la source non chargées qui sont occupées à l'entretien de la piste puisque dans notre expérience elles représentent la majorité de la population de fourmis situées sur les bords de la piste. Cet auteur montre que ce sont des fourmis de grande taille (maxima) qui sont principalement engagées dans les activités d'entretien. Ce résultat est en parfaite adéquation avec nos observations puisque nous avons vu que les maxima se trouvent majoritairement sur les bords de la piste. Il est donc probable qu'il

n'y ait pas à l'origine une caste spécialisée dans l'entretien des pistes et l'enlèvement des débris comme le suppose Howard (2001). La spécialisation observée n'est peut-être que le reflet des interactions engendrées par le trafic sur les pistes qui repousse une partie de la population des fourmis sur les bords de la piste. La proportion de maxima étant plus grande sur les bords et celles-ci étant plus efficaces dans l'enlèvement des débris du fait de leur force de traction, la probabilité d'observer une maxima engagée dans le nettoyage de la piste sera d'office plus grande. En d'autres termes les interactions qui au départ sont fortuites vont être responsables du positionnement des maxima sur les bords de la piste et peuvent s'avérer très efficaces dans la formation et l'entretien des pistes, leur conférant ainsi une valeur adaptative.

Nous pouvons conclure au vu de nos résultats que les organisations adoptées au niveau collectif sont efficaces car elles permettent à la fois de maintenir constant l'apport de nourriture au nid, de diminuer les interactions responsables du ralentissement, de favoriser éventuellement, le transfert d'information, et l'entretien de la piste. Néanmoins nous ne pensons pas que les interactions étaient initialement porteuses d'informations sur les caractéristiques de la source par exemple et sur l'organisation du trafic. Les différents bénéfices associés à ces interactions et à l'émergence de structures efficaces ont contribué à sélectionner et à moduler ces interactions. Les différentes fonctions des interactions se seraient mises progressivement en place. Le transfert d'information sur les pistes par exemple se serait mis en place à partir d'une organisation spatio-temporelle déjà existante.

L'étude des mécanismes responsables de l'organisation du trafic ne rend pas caduque la question de la valeur adaptative de la structure produite, même si celle-ci ne semble absolument pas codée au niveau individuel et semble vraisemblablement résulter d'interactions accidentelles.

En 1963, Tinbergen a défini les objectifs de l'éthologie et formalisé le champ de la causalité en posant "quatre questions" distinguant les causes immédiates, ontogénétiques, phylogénétiques et la valeur de survie des comportements. Ces quatre points sont souvent restreints à deux grandes questions complémentaires : le pourquoi traitant de la valeur adaptative du comportement et le comment abordant les causes proximales et les mécanismes impliqués dans l'émergence d'un comportement (Campan & Scapini 2002). Les études consacrées aux deux causes sont devenues, hélas, aujourd'hui des champs disciplinaires distincts qui sont fréquemment considérés comme antinomiques. Or, une analyse complète de

n'importe quel comportement exige une prise en compte à la fois des causes proximales et des causes ultimes. Découvrir comment les mécanismes fonctionnent ne répond pas à la question du pourquoi de ces mécanismes particuliers et à l'inverse comment peut on discuter et analyser la valeur adaptative d'une stratégie sans en connaître l'implémentation Les causes proximales et ultimes sont liées l'une à l'autre, les premières étant directement l'expression des secondes et chacune d'elle étant à la fois cause et effet, au fil de générations et des transformations évolutives.

Tinbergen en 1963 après avoir fixé les objectifs de l'éthologie sous la forme de ces quatre questions écrivait: «It is useful both to distinguish between them and to insist that a comprehensive, coherent science of Ethology as to give equal attention to each of them and to their integration».

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

XIII REFERENCES:

- Abraham, M. & Pasteels, J. M. 1980. Social behavior during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.). *Insect. Soc.*, **27**, 127-147.
- Ackonor, J. B. 1984. The activity pattern of the ant *Cataulacus guineensis* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae) in a Ghanaian cocoa farm. *Insect Sci. Appl.*, **5**, 307-324.
- Acosta, F. J., Lopez, F. & Serrano, J. M. 1993. Branching angles of ant trunk trails as an optimization cue. *J. Theor. Biol.*, **160**, 297-310.
- Acosta, F. J., Lopez, F. & Serrano, J. M. 1995. Dispersed versus central place foraging: intra and intercolonial competition in the strategy of trunk trail arrangement of a harvester ant. *Am. Nat.*, **145**, 389-411.
- Adler, F. R. & Gordon, D. M. 1992. Information collection and spread by networks of patrolling ants. *Am. Nat.*, **140**, 373-400.
- Affolter, J. & Leuthold, R. H. 2000. Quantitative and qualitative aspects of trail pheromones in *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera, Termitidae). *Insect. Soc.*, **47**, 256-262.
- Agbogba, C. 1984. Observations sur le comportement de marche en tandem chez deux espèces de fourmis ponérines: *Mesoponera caffraria* (Smith) et *Hypoponera* sp. (Hym. Formicidae). *Insect. Soc.*, **31**, 264-276.
- Amé, J. M., Rivault, C. & Deneubourg, J-L. in press. Cockroach aggregation based on strain odour recognition. *Anim. behav.*
- Andara, C., Issa, S. & Jaffé, K. 2004. Decision-making systems in recruitment to food for two Nasulitermitinae (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, **44**, 1-13.
- Anderson, C. & Ratnieks, F. L. W. 1999a. Task Partitioning in Insect Societies. I. Effect of Colony Size on Queueing Delay and Colony Ergonomic Efficiency. *Am. Nat.*, **154**, 521-535.
- Anderson, C. & Ratnieks, F. L. W. 1999b. Task Partitioning in Insect Societies. II. Use of Queueing Delay Information in Recruitment. *Am. Nat.*, **154**, 536-548.
- Anderson, C. & Ratnieks, F. L. W. 2000. Task partitioning in insect societies: novel situations. *Insect. Soc.*, **47**, 198-199.
- Anderson, C. & Jadin, J. L. V. 2001. The adaptive benefit of leaf transfer in *Atta colombica*. *Insect. Soc.*, **48**, 404-405.
- Aron, S., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M. 1988. Visual cues and trail-following idiosyncrasy in *Leptothorax unifasciatus*: an orientation process during foraging. *Insect. Soc.*, **35**, 355-366.

Références:

- Aron, S., Deneubourg, J. L., Goss, S. & Pasteels, J. M. 1989. Functional self-organizing illustrated by internest traffic in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. In: *Biological motion. Proceedings. Königswinter. Lecture notes in biomathematics* (Ed. by Alt, W. & Hoffman, G.), pp. 533-574. Berlin: Springer.
- Banks, A. N. & Srygley, R. B. 2003. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants, *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, **109**, 835-846.
- Banschbach, V. S., N. Levit, and J.M. Herbers. 1997. Nest temperatures and thermal preferences of a forest ant: is seasonal polydomy a thermoregulatory mechanism? *Insect. Soc.*, **44**, 109-122.
- Barlow, K. E. & Jones, G. 1997. Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. *Anim. Behav.*, **53**, 991-999.
- Baroni-Urbani, C., Buser, M. W. & Schilliger, E. 1988. Substrate vibration during recruitment in ant social organization. *Insect. Soc.*, **35**, 241-250.
- Barrer, P. M. & Cherrett, J. M. 1972. Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting activity in the ant *Atta cephalotes* L. *J. Entomol. Ser. A*, **47**, 15-27.
- Bartholomew, G. A., Lighton, J. R. B. & Feener, D. H., Jr. 1988. Energetics of trail-running, load carriage, and emigration in the column-raiding army ant *Eciton hamatum*. *Physiol. Zool.*, **61**, 57-68.
- Beckers, R., Goss, S., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M. 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, **96**, 239-256.
- Beckers, R., Deneubourg, J. L., Goss, S. & Pasteels, J. M. 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insect. Soc.*, **37**, 258-267.
- Beckers, R., Deneubourg, J. L. & Goss, S. 1992. Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Insect. Soc.*, **39**, 59-72.
- Beckers, R. 1992. L'auto-organisation - Une réponse alternative à la complexité individuelle? Thèse de Doctorat. Université Paris Nord, Paris XIII. pp. 159
- Beckers, R., Deneubourg, J. L. & Goss, S. 1992b. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J. Theor. Biol.*, **159**, 397-415.
- Beckers, R., Deneubourg, J. L. & Goss, S. 1993. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *J. Insect Behav.*, **6**, 751-759.
- Berghoff, S. M., Weissflog, A., Linsenmair, K. E., Hashim, R., bin & Maschwitz, U. 2002. Foraging of a hypogaeic army ant: a long neglected majority. *Insect. Soc.*, **49**, 133-141.
- Bernstein, R. A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, **56**, 213-219.

Références:

- Beshers, S. N. & Fewell, J. H. 2001. Models of division of labor in social insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **46**, 413-440.
- Bestmann, H. J., Kern, F., Schafer, D. & Witschel, M. C. 1992. Pheromones 86 3,4-dihydroisocoumarins, a new class of ant trail pheromones. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.*, **31**, 795-796.
- Bhatkar, A. & Whitcomb, W. H. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *The Florida Entomologist*, **53**, 229-232.
- Billen, J., Beeckman, W. & Morgan, E. D. 1992. Active trail pheromone compounds and trail following in the ant *Atta sexdens sexdens* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **4**, 197-202.
- Blum, M. S., Moser, J. C. & Cordero, A. D. 1964. Chemical releasers of social behavior. II. Source and specificity of the odor trail substances in four attine genera (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **71**, 1-7.
- Blum, M. S. & Ross, G. N. 1965. Chemical releasers of social behaviour - V. source, specificity, and properties of the odour trail pheromone of *Tetramorium guineense* (F.) (Formicidae: Myrmicinae). *J. Insect Physiol.*, **11**, 857-868.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L., Aron, S. & Camazine, S. 1997. Self-organization in social insects. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 188-193.
- Bonabeau, E. & Theraulaz, G. 1997. *Swarm intelligence: From natural to artificial systems*. New-York: Oxford University Press.
- Bonabeau, E. & Theraulaz, G. 1999. Role and variability of response thresholds in the regulation of division of labor in insect societies. In: *Information Processing in Social Insects* (Ed. by Detrain, C., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M.), pp. 141-163. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag.
- Bonser, R., Wright, P. J., Bament, S. & Chukwu, U. O. 1998. Optimal patch use by foraging workers of *Lasius fuliginosus*, *L. niger* and *Myrmica ruginodis*. *Ecol. Entomol.*, **23**, 15-21.
- Bowers, M. A. & Porter, S. D. 1981. Effect of foraging distance on water content of substrates harvested by *Atta colombica* (Guerin). *Ecology*, **62**, 273-275.
- Braendle, C., Hockley, N., Brevig, T., Shingleton, A. W. & Keller, L. 2003. Size-correlated division of labour and spatial distribution of workers in the driver ant, *Dorylus molestus*. *Naturwissenschaften*, **90**, 277-281.
- Breed, M. D. & Bennett, B. 1985. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: A field study. *Insect. Soc.*, **32**, 198-208.
- Brown, C. R. & Brown, M. B. 2000. Nest spacing in relation to settlement time in colonial cliff swallows. *Anim. Behav.*, **59**, 47-55.
- Bruinsma, O. 1979. An analysis of building behaviour of the termite *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). PhD Agricultural University, Wageningen, The Netherlands
- Buck, J. 1988. Synchronous Rhythmic Flashing of Fireflies. II. *Quart. Rev. Biol.*, **63**, 265-286.

Références:

- Buhl, J., Gautrais, J., Deneubourg, J. L. & Theraulaz, G. In press. Nest excavation in ants: group size effects on the size and structure of tunneling networks. *Naturwissenschaften*.
- Burchard, R. P. 1982. Trail following by gliding bacteria. *J. Bacteriol.*, **152**, 495-501.
- Burd, M. 1995. Variable load size-ant size matching in leaf-cutting ants, *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, **8**, 715-722.
- Burd, M. 1996a. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *Am. Nat.*, **148**, 597-612.
- Burd, M. 1996b. Server system and queuing models of leaf harvesting by leaf-cutting ants. *Am. Nat.*, **148**, 613-629.
- Burd, M. 2000a. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol.*, **11**, 125-131.
- Burd, M. 2000b. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants): an examination of two predictions for load selection. *Anim. Behav.*, **60**, 781-788.
- Burd, M., Archer, D., Aranwela, N. & Stradling, D. J. 2002. Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Am. Nat.*, **159**, 283-293.
- Burd, M. & Aranwela, N. 2003. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. *Insect. Soc.*, **50**, 3-8.
- Burstedde, C., Klauck, K., Schadschneider, A. & Zittartz, J. 2001. Simulation of pedestrian dynamics using a two-dimensional cellular automaton. *Physica A: Statistic.Mech. Appl.*, **295**, 507-525.
- Buxton, R. B. 1981. Changes in the composition and activities of termite communities in relation to changing rainfall. *Oecologia*, **51**, 371-378.
- Cabrera, B. J. & Rust, M. K. 2000. Behavioral responses to heat in artificial galleries by the western drywood termite (Isoptera: Kalotermitidae). *J. Agric.. Urb. Entomol.*, **17**, 157-171.
- Calenbuhr, V. & Deneubourg, J. L. 1992. A model for osmotropotactic orientation. I. *J. Theor. Biol.*, **158**, 359-393.
- Calenbuhr, V., Chrétien, L., Deneubourg, J. L. & Detrain, C. 1992. A model for osmotropotactic orientation. II. *J. Theor. Biol.*, **158**, 395-407.
- Camazine, S., Visscher, P. K., Finley, J. & Vetter, R. S. 1999. House-hunting by honey bee swarms: collective decisions and individual behaviors. *Insect. Soc.*, **46**, 348-360.
- Camazine, S., Deneubourg, J. L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- Cammaerts, M. C. 1980. Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis* (Formicidae). *Insect. Soc.*, **27**, 328-342.

Références:

- Cammaerts, M. C. & Cammaerts, R. 1996. Area marking in the ant *Pheidole pallidula* (Myrmicinae). *Behav. Proc.*, **37**, 21-30.
- Cammaerts, M. C. & Cammaerts, R. 2001. Marking of nest entrances and vicinity in two related *Tetramorium* ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, **14**, 247-269.
- Cammaerts-Tricot, M. C. & Verhaeghe, J. C. 1974. Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Insect. Soc.*, **21**, 275-282.
- Campan, R. & Scapini, F. 2002. *Ethologie. Approche systémique du comportement*. Bruxelles: De Boeck Université.
- Capinera, J. L. 1980. A trail pheromone from the silk produced by larvae of the range caterpillar *Hemileuca olivae*- (Lepidoptera: Saturniidae) and observations on aggregation behavior. *J. Chem. Ecol.*, **3**, 644-655.
- Cassill, D. 2003. Rules of supply and demand regulate recruitment to food in an ant society. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **54**, 441-450.
- Challet, M. 2002. Influence de la température sur les comportements individuels et sur la dynamique d'agrégation collective de cadavres chez la fourmi *Messor sancta*. Rapport de DEA, Université François Rabelais, Tours pp. 27.
- Chapman, M. G. 1998. Variability in trail-following and aggregation in *Littorina unifasciata* Gray. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **224**, 49-71.
- Chauvin, R. 1962. Observations sur les pistes de *Formica polyctena*. *Insect. Soc.*, **9**, 311-321.
- Chauvin, R. & Janin, P. 1975. Facteurs de direction et d'excitation au cours de l'accomplissement d'une tâche chez *Formica polyctena*. *Insect. Soc.*, **22**, 199-206.
- Cherrett, J. M. & Sims, B. G. 1968. Some costings for leaf-cutting ant damage in Trinidad. *J. Agric. Soc. Trinidad Tobago*, **68**, 313-322.
- Cherrett, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae), I: Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, **37**, 387-403.
- Cherrett, J. M. & Seaforth, C. E. 1970. Phytochemical arrestants for the leaf-cutting ants, *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich), with some notes on the ants' response. *Bull. Entomol. Res.*, **59**, 615-625.
- Cherrett, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, **41**, 647-660.
- Cherrett, J. M. 1982. The economic importance of leafcutting ants. In: *The Biology of social insects: proceedings, Ninth Congress, International Union for the Study of Social Insects* (Ed. by Breed, M. D., Michener, C. D. & Evans, H. E.), pp. 114-118. Boulder, Colorado: Westview Press.

Références:

- Childress, M. J. & Herrnkind, W. F. 2001. The guide effect influence on the gregariousness of juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim. Behav.*, **62**, 465-472.
- Chowdhury, D., Santen, L. & Schadschneider, A. 2000. Statistical physic of vehicular traffic and some related systems. *Physics Reports*, **329**, 199-329.
- Clarke, L. 2002. Panic: myth or reality? In: *Contexts*, pp. 21-26.
- Clément, J. L. 1981. Spéciation des *Reticulitermes* européens (Isoptère). In: *Sciences*, pp. 244. Paris: Université Pierre et Marie Curie.
- Cole, B. J. 1991. Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity by worker interaction. *Am. Nat.*, **137**, 244-259.
- Cole, B. J. & Trampus, F. I. 1999. Activity cycles in ant colonies: Worker interaction and decentralized control. In: *Information Processing in Social Insect*. (Ed. by Detrain, C., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M.). Bruxelles, Belgium: Birkhäuser.
- Collett, T. S., Collett, M. & Wehner, R. 2001. The guidance of desert ants by extended landmarks. *J. Exp. Biol.*, **204**, 1635-1639.
- Collins, N. M. 1979. Observations on the foraging activity of *Hospitalitermes umbrinus* (Haviland), (Isoptera: Termitidae) in the Gunong Mulu National Park, Sarawak. *Ecol. Entomol.*, **4**, 231-238.
- Costa, J. T., Fitzgerald, T. D., Pescador-Rubio, A., Mays, J. & Janzen, D. H. 2004. Social Behavior of Larvae of the Neotropical Processionary Weevil *Phelypera distigma* (Boheman) (Coleoptera: Curculionidae: Hyperinae). *Ethology*, **110**, 515-530.
- Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D. & Franks, N. R. 2002 Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups. *J. theor. Biol.* **218**, 1-11
- Couzin, I. D. & Franks, N. R. 2003. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **270**, 139-146.
- Couzin, I. D. & Krause, J. 2003. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Adv. Study Behav.*, **32**, 1-75.
- Crawford, D. L. & Rissing, S. W. 1983. Regulation of recruitment by individual scouts in *Formica oreas* Wheeler (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.*, **30**, 177-183.
- Creed, R. P. & Miller, J. R. 1990. Interpreting animal wall-following behavior. *Experientia*, **46**, 758-761.
- Crist, T. O. 1990. Granivory in a shrub-steppe ecosystem: interactions of harvester ant foraging and native seeds. : Ph. D thesis, Utah State University, Logan, 178 p.
- Crist, T. O. & MacMahon, J. A. 1991. Individual foraging components of harvester ants: movement patterns and seed patch fidelity. *Insect. Soc.*, **38**, 379-396.

Références:

- Cross, J. H., Byler, R. C., Ravid, U., Silverstein, R. M., Robinson, S. W., Baker, P. M., Sabino de Oliveira, J., Jutsum, A. R. & Cherrett, M. J. 1979. The major component of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa* Forel. 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine Agricultural pests, control. *J. Chem. Ecol.*, **5**, 187-203.
- Crowcroft, J., Luby, M. & Paxson, V. 1998. Traffic jams on the internet. *Science*, **280**, 182-183.
- Czirok, A. & Vicsek, T. 2001. Collective motion. In: *Fluctuations and Scaling in Biology* (Vicsek, T., ed.), pp. 177–242. Oxford: Oxford University Press.
- Dambach, M. & Goehlen, B. 1999. Aggregation density and longevity correlate with humidity in first-instar nymphs of the cockroach (*Blattella germanica* L., Dictyoptera). *J. Insect Physiol.*, **45**, 423-429.
- Danchin, E. & Wagner, R. H. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecol. Evol.*, **12**, 342-347.
- Danchin, E., Boulinier, T. & Massot, M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology*, **79**, 2415-2428.
- Danchin, E., Wagner, R. H., Parrish, J. K. & Edlestein-Keshet, L. 2000. Benefits of membership. *Science*, **287**, 804-806.
- Davidson, D. W. 1978. Experimental tests of the optimal diet in two social insects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4**, 35-41.
- Dawkins, R. 1999. *The extended phenotype*. Oxford: Oxford University press.
- de Biseau, J. C., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M. 1991. Collective flexibility during food recruitment in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **98**, 323-336.
- de Biseau, J. C., Schuiten, M., Pasteels, J. M. & Deneubourg, J. L. 1994. Respective contributions of leader and trail during recruitment to food in *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.*, **41**, 241-254.
- De Fanis, E. & Jones, G. 1995. The role of odour in the discrimination of conspecifics by pipistrelle bats. *Anim. Behav.*, **49**, 835-839.
- Dejean, A. 1985. Etude eco-ethologique de la prédation chez les fourmis du genre *Smithistruma* (Formicidae, Myrmicinae, Dacetini). IV. Le polyéthisme chez *S. truncatidens*. *Insect. Soc.*, **32**, 389-402.
- Deneubourg, J. L. 1977. Application de l'ordre par fluctuations à la description de certaines étapes de la construction du nid chez les termites. *Insect. Soc.*, **24**, 117-130.
- Deneubourg, J.-L., Pasteels, J. M.; and Verhaeghe, J. C. 1983. Probabilistic behaviour in ants: a strategy of errors? *J. Theor. Biol.*, **105**, 259- 71.
- Deneubourg, J. L., Goss, S., Pasteels, J. M., Fresneau, D. & Lachaud, J. P. 1987. Self-organization mechanisms in ant societies. II. Learning in foraging and division of labor. In: *From individual to*

Références:

- collective behavior in social insects: les Treilles Workshop* (Ed. by Pasteels, J. M. & Deneubourg, J. L.), pp. 177-196. Basel: Birkhauser.
- Deneubourg, J. L. & Goss, S. 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1**, 295-311.
- Deneubourg, J. L., Goss, S., Franks, N. & Pasteels, J. M. 1989. The blind leading the blind: modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J. Insect Behav.*, **2**, 719-725.
- Deneubourg, J.-L., Grégoire, J.-C. & Le Fort, E. 1990. Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetle *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae). *J. Insect Behav.*, **3**, 169-182.
- Deneubourg, J. L. & Camazine, S. 1994. How the environment can simplify the behavioral algorithms of social insects. In: *Les Insectes Sociaux. 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Paris, Sorbonne, 21-27 August 1994* (Ed. by Lenoir, A., Arnold, G. & Lepage, M.), pp. 229. Paris: Université Paris Nord.
- Deneubourg, J. L., Lioni, A. & Detrain, C. 2002. Dynamics of aggregation and emergence of cooperation. *Biol. Bull.*, **202**, 262-267.
- Denny, A. J., Wright, J. & Grief, B. 2001. Foraging efficiency in the wood ant, *Formica rufa*: is time of the essence in trail following? *Anim. Behav.*, **62**, 139-146.
- Depickère, S. 2003. Etude des dynamiques et des mécanismes de l'agrégation dans les sociétés de fourmis, en particulier chez *Lasius niger*. Thèse de Doctorat, Université Paris XIII et Université Libre de Bruxelles, Paris et Bruxelles pp. 205
- Depickère, S., Fresneau, D. & Deneubourg, J.-L. 2004. Dynamics of aggregation in *Lasius niger* influence of polyethism. *Insect. Soc.*, **51**.
- Detrain, C., Deneubourg, J. L., Goss, S. & Quinet, Y. 1991. Dynamics of collective exploration in the ant *Pheidole pallidula*. *Psyche*, **98**, 21-31.
- Detrain, C. & Pasteels, J. M. 1991. Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl.) Hymenoptera: Myrmicinae). *J. Insect Behav.*, **4**, 157-176.
- Detrain, C. & Deneubourg, J. L. 1997. Scavenging by *Pheidole pallidula*: a key for understanding decision-making systems in ants. *Anim. Behav.*, **53**, 537-547.
- Detrain, C., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M. 1999. Decision-making in foraging by social insects. In: *Information Processing in Social Insects*. (Ed. by Detrain, C., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M). Basel: Birkhäuser Verlag.
- Detrain, C., Tasse, O., Versaen, M. & Pasteels, J. M. 2000. A field assessment of optimal foraging in ants: trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insect. Soc.*, **47**, 56-62.

Références:

- Detrain, C., Natan, C. & Deneubourg, J.-L. 2001. The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants. *Naturwissenschaften*, **88**, 171-174.
- Devigne, C. a. D., C. 2002. Collective exploration and area marking in the ant *Lasius niger*. *Insect. Soc.*, **49**, 357-362.
- Devigne, C. 2003. Influence de la distance et du marquage d'aire sur le recrutement alimentaire de la fourmi *Lasius niger*. Thèse de Doctorat, Université libre de Bruxelles, Bruxelles. pp. 155
- Devigne, C., Renon, A. J. & Detrain, C. 2004. Out of sight but not out of mind: modulation of recruitment according to home range marking in ants. *Anim. Behav.*, **67**, 1023-1029.
- Durou, S., Lauga, J. & Dejean, A. 2001. Intensive food searching in humid patches: adaptation of a myrmicine ant to environmental constraints. *Behaviour*, **138**, 251-259.
- Dussutour, A., Fourcassié, V., Helbing, D. & Deneubourg, J.-l. 2004. Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. *Nature*, **428**.
- Edgerly, J. S. & Fitzgerald, T. D. 1982. An investigation of behavioral variability in within colonies of the eastern tent caterpillar *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *J. Kan. Entomol. Soc.*, **55**, 145-155.
- Edwards, M. & Davies, M. S. 2002. Functional and ecological aspects of the mucus trails of the intertidal prosobranch gastropod *Littorina littorea*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **239**, 129-137.
- Eibl-Eibesfeldt, J. 1967. On the guarding of leafcutter ants by minima-workers. *Naturwissenschaften*, **54**, 346.
- Elliot, D. & Smith, D. 1993. Football stadia disasters in the United Kingdom: Learning from tragedy? *Industrial and Environmental Crisis Quarterly*, **7**, 205-229.
- Evans, T. A. & Gleeson, P. V. 2001. Seasonal and daily activity patterns of subterranean, wood-eating termite foragers. *Austr. J. Zool.*, **49**, 311-321.
- Evershed, R. P. & Morgan, E. D. 1981. Chemical investigations of the Dufour gland contents of attine ants. *Insect Biochem.*, **11**, 343-351.
- Farine, J. P. & Lobreau, J. P. 1984. Le gréganisme chez *Dysdercus cingulatus* Fabr. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) : nouvelle méthode d'interprétation statistique. *Insect. Soc.*, **31**, 277-290.
- Feener, D. H., Jr. & Moss, K. A. G. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **26**, 17-29.
- Feener, D. H., Jr & Brown, B. V. 1993. Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, **6**, 675-688.

Références:

- Fei, H. & Henderson, G. 2004. Effects of Temperature, Directional Aspects, Light Conditions, and Termite Species on Subterranean Termite Activity (Isoptera: Rhinotermitidae). *Envir. Entomol.*, **33**, 242-248.
- Fewell, J. H. 1988a. Energetic and time costs of foraging in harvester ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **22**, 401-408.
- Fewell, J. H. 1988b. Variation in foraging patterns of the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*, in relation to variation in habitat structure. In: *Interindividual behavioral variability in social insects* (Ed. by Jeanne, R. L.), pp. 257-282. Boulder: Westview Press.
- Fewell, J. H. 1990. Directional fidelity as a foraging constraint in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Oecologia*, **82**, 45-51.
- Fewell, J. H., Harrison, J. F., Lighton, J. R. B. & Breed, M. D. 1996. Foraging energetics of the ant, *Paraponera clavata*. *Oecologia*, **105**, 419-427.
- Fitzgerald, T. D. 1980. An analysis of daily foraging patterns of laboratory colonies of the eastern tent caterpillar, *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: Lasiocampidae), recorded photoelectronically. *Can. Entomol.*, **112**, 731-738.
- Fitzgerald, T. D. 1983. Caterpillar on a silken thread. *Nat. Hist.*, **92**, 56-63.
- Fitzgerald, T. D. & Costa, J. T. 1986. Trail-based communication and foraging behavior of young colonies of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria* Hubn. (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **79**, 999-1007.
- Fitzgerald, T. D. & Peterson, S. C. 1988. Cooperative foraging and communication in caterpillars. *BioScience*, **38**, 20-25.
- Fitzgerald, T. D. & Webster, F. X. 1993. Identification and behavioural assays of the trail pheromone of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria* Hübner (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Can. J. Zool.*, **71**, 1511-1515.
- Fitzgerald, T. D. 1995. *The Tent Caterpillars*. Ithaca: Cornell University Press.
- Fitzgerald, T. D. & Visscher, C. R. 1996. Foraging behavior and growth of isolated larvae of a social caterpillar, *Malacosoma americanum*. *Entomol. Exp. Appl.*, **81**, 293-299.
- Fitzgerald, T. D. & Underwood, D. L. A. 1998. Trail marking by the larva of the madrone butterfly *Eucheira socialis* and the role of the trail pheromone in communal foraging behavior. *J. Insect Behav.*, **11**, 247-263.
- Fitzgerald, T. D. & Costa, J. T. 1999. Collective behavior in social caterpillars. In: *Information Processing in Social Insects* (Ed. by Detrain, C., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M.), pp. 379-400. Basel: Birkhäuser.

Références:

- Fitzgerald, T. D. & Pescador-Rubio, A. 2002. The role of tactile and chemical stimuli in the formation and maintenance of the processions of the social caterpillar *Hylesia lineata* (Lepidoptera: Saturniidae). *J. Insect Behav.*, **15**, 659-674.
- Fitzgerald, T. D. 2003. Role of trail pheromone in foraging and processionary behavior of pine processionary caterpillars *Thaumetopoea pityocampa*. *J. Chem. Ecol.*, **29**, 513-532.
- Flatt, T. & Weisser, W. W. 2000. The effect of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology*, **81**, 3522-3529.
- Fordyce, J. A. & Agrawal, A. A. 2001. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. *J. Anim. Ecol.*, **70**, 997-1005.
- Fourcassié, V. & Deneubourg, J. L. 1994. The dynamics of collective exploration and trail-formation in *Monomorium pharaonis*: experiments and model. *Physiol. Entomol.*, **19**, 291-300.
- Fowler, H. G. & Robinson, S. W. 1979. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecol. Entomol.*, **4**, 239-247.
- Fowler, H. G. & Stiles, E. W. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology*, **5**, 25-41.
- Fowler, H. G. 1983. Alloethism in a leaf-cutting ant: laboratory studies on *Atta texana* (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere*, **87**, 529-538.
- Fowler, H. G., Pereira da Silva, V., Forti, L. C. & Saes, N. B. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: A brief review. In: *Fire ants and leaf cutting ants: biology and management* (Ed. by Lofgren, C. S. & Vander Meer, R. K.), pp. 123-145. Boulder: Westview Press.
- Fraenkel, G. S. & Gunn, D. L. 1961. *The Orientation of Animals. Kineses, taxes and compass reactions*. New-York: Dover Publications.
- Franks, N. R. 1989. Army ants: a collective intelligence. *Am. Scient.*, **77**, 139-145.
- Franks, N. R., Gomez, N., Goss, S. & Deneubourg, J. L. 1991. The blind leading the blind in army ant raid patterns: testing a model of self-organization (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, **4**, 583-607.
- Franks, N. R. & Partridge, L. W. 1994. Lanchester's theory of combat, self-organization and the evolution of army ants and cellular societies. In: *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*, pp. 390-408. Chicago: University of Chicago Press.
- Fresneau, D. 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insect. Soc.*, **32**, 109-116.
- Galef, J. B. G. & Wigmore, S. W. 1983. Transfer of information concerning distant foods: a laboratory investigation of the "information-centre" hypothesis. *Anim. Behav.*, **31**, 748-758.
- Galef, J. B. G. & Buckley, L. L. 1996. Use of foraging trails by Norway rats. *Anim. Behav.*, **51**, 765-771.

Références:

- Galef, J. B. G. & Giraldeau, L.-A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim. Behav.*, **61**, 3-15.
- Ganeshaiah, K. N. & Veena, T. 1991. Topology of the foraging trails of *Leptogenys processionalis*--why are they branched. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29**, 263-270.
- Garnier-Sillam, E. 1983. Le polyéthisme chez *Reticulitermes lucifugus santonensis* (Isoptera – Rhinotermitidae). B. Contribution à l'étude du comportement individuel de prospection et de recrutement lors de la recherche de nourriture chez les ouvriers. *Insect. Soc.*, **30**, 27-44.
- Gaspar, C. 1971. Les fourmis de la Famenne. I. Une étude zoogéographique. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, **47**, 1-116.
- Gaspar, C. 1971. Les fourmis de la Famenne. II. Une étude zoosociologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **8**, 553-607.
- Gaspar, C. 1971. Les fourmis de la Famenne. IV. Une étude éthologique. *Bull. Inst. R. Soc. Nat. Belg.*, **47**, 1-23.
- Gautrais, J., Theraulaz, G., Deneubourg, J. L. & Anderson, C. 2002. Emergent polyethism as a consequence of increased colony size in insect societies. *J. Theor. Biol.*, **215**, 363-373.
- Gerber, C., Badertscher, S. & Leuthold, R. H. 1988. Polyethism in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera). *Insect. Soc.*, **35**, 226-240.
- Gillespie, D. T. 1992. *Markov processes: An introduction for physical scientists*. : Academic Press.
- Giraldeau, L. A. & Caraco, T. 2000. *Social foraging theory*. Princeton, New Jersey.
- Gordon, D. M., Paul, R. E. & Thorpe, K. 1993. What is the function of encounter patterns in ant colonies? *Anim. Behav.*, **45**, 1083-1100.
- Gordon, D. M. & Kulig, A. W. 1996. Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology*, **77**, 2393-2409.
- Gordon, D. M. & Mehdiabadi, N. J. 1999. Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **45**, 370-377.
- Goss, S. & Deneubourg, J. L. 1988. Autocatalysis as a source of synchronised rhythmical activity in social insects. *Insect. Soc.*, **35**, 310-315.
- Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M. 1989. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften*, **76**, 579-581.
- Goss, S. & Deneubourg, J. L. 1989. The self-organising clock pattern of *Messor pergandei* (Formicidae, Myrmicinae). *Insect. Soc.*, **36**, 339-346.

Références:

- Goss, S., Beckers, R., Deneubourg, J. L., Aron, S. & Pasteels, J. M. 1990. How trail laying and trail following can solve foraging problems for ant colonies. In: *Behavioural Mechanisms of Food Selection* (Ed. by Hughes, R. N.), pp. 661-678. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Gotwald, W. H., Jr. 1995. *Army ants: the biology of social predation*. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Grace, J. K., Wood, D. L. & Frankie, G. W. 1988. Trail-following behavior of *Reticulitermes hesperus* Banks (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*, **14**, 653-659.
- Graham, P. & Collett, T. S. 2002. View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *J. Exp. Biol.*, **205**, 2499-2509.
- Grassé, P. P. 1959. La reconstruction du nid et les coordinations inter-individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la Stigmergie : Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insect. Soc.*, **6**, 41-80.
- Grassé. 1968. *L'effet de groupe chez les animaux*. : Centre National de la Recherche Scientifique.
- Grassé. 1986. *Termitologia*. Paris: Masson.
- Grasso, D. A., Mori, A. & Le Moli, F. 1999. Recruitment and trail communication in two species of *Messor* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Ital. J. Zool.*, **66**, 373-378.
- Haccou, P. & Meelis, E. 1992. *Statistical Analysis of Behavioural Data. An approach based on time-structured models*. Oxford: Oxford University Press.
- Hahn, M. & Maschwitz, U. 1980. Food recruitment in *Messor rufitarsis*. *Naturwissenschaften*, **67**, 511.
- Hahn, M. & Maschwitz, U. 1985. Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant *Messor rufitarsis* (F.). *Oecologia*, **68**, 45-51.
- Halley, J. D. & Elgar, M. A. 2001. The response of foraging Argentine ants, *Linepithema humile*, to disturbance. *Austr. J. Zool.*, **49**, 59-69.
- Halley, J. D. & Burd, M. 2004. Nonequilibrium dynamics of social groups: insights from foraging Argentine ants. *Insect. Soc.*, **51**, 226-231.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *J. theor. Biol.*, **31**, 295-311.
- Hangartner, W. 1967. Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromons von *Lasius fuliginosus* Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. *Z. Vgl. Physiol.*, **57**, 103-136.
- Hangartner, W. 1969. Trail laying in the subterranean ant, *Acanthomyops interjectus*. *J. Insect Physiol.*, **15**, 1-4.
- Hangartner, W. H. 1970. Control of pheromone quantity in odor trails of the ant *Acanthomyops interjectus* Mayr. *Experientia*, **26**, 664-665.

Références:

- Hart, A. G. & Ratnieks, F. L. W. 2000. Leaf caching in *Atta* leafcutting ants: discrete cache formation through positive feedback. *Anim. Behav.*, **59**, 587-591.
- Hart, A. G. & Ratnieks, F. L. W. 2001. Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job. *Anim. Behav.*, **62**, 227-234.
- Hart, A. G., Anderson, C. & Ratnieks, F. L. W. 2002. Task partitioning in leafcutting ants. *Acta Ethol.*, **5**, 1-11.
- Hart, A. G. & Ratnieks, F. L. W. 2002. Waste management in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behav. ecol.*, **13**, 224-231.
- Hasson, O. 1994. Cheating signals. *J. Theor. Biol.*, **167**, 223-238.
- Hatcher, M., Tofts, C. & Franks, N. R. 1992. Synchronization and mutual exclusion within ant nests. In: *Biology and Evolution of Social Insects* (Ed. by Billen, J.), pp. 351-357. Leuven: Leuven University Press.
- Hauser, M. D. 1996. *The evolution of communication*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Heidecker, J. L. & Leuthold, R. H. 1984. The organisation of collective foraging in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Isoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14**, 195-202.
- Heinrich, B. 1993. How avian predators constrain caterpillar foraging. In: *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. (Ed. by Casey, S. a. T. M.), pp. 224-247. New York: Chapman and Hall.
- Helbing, D. 1992. A fluid-dynamic model for the movement of pedestrians. *Complex Systems*, **6**, 391-415.
- Helbing, D. & Molnar, P. 1995. Social force model of pedestrian dynamics. *Physic. Rev. E*, **51**, 4282-4286.
- Helbing, D., Keltsch, J. & Molnar, P. 1997. Modelling the evolution of human trail systems. *Nature*, **388**, 47-50.
- Helbing, D. & Huberman, B. A. 1998. Coherent moving states in highway traffic. *Nature*, **396**, 738-740.
- Helbing, D. & Vicsek, T. 1999. Optimal self-organization. *New J. phys.*, **1**, 13.1-13.17.
- Helbing, D. & Platkowski, T. 2000. Self-Organization in Space and Induced by Fluctuations. *Int. J. Chaos Theor. Appl.* **5**, 47-62
- Helbing, D., Farkas, I. & Vicsek, T. 2000a. Simulating Dynamical Features of Escape Panic. *Nature*, **407**, 487-490.
- Helbing, D., Farkas, I. & Vicsek, T. 2000b. Freezing by heating in a driven mesoscopic system. *Physic. Rev. Let.*, **84**, 1240-1243.

Références:

- Helbing, D., Molnar, P., Farkas, I. & Bolay, K. 2001. Self-organizing pedestrian movement. *Envir. Plan. B: Planning and Design.*, **28**, 361-383.
- Helbing, D. 2001. Traffic and related self-driven many-particle systems. *Rev. Modern Phys.*, **73**, 1067-1141.
- Helbing, D. 2004. Collective phenomena and states in traffic and self-driven many-particle systems. *Comput. Mater. Sc.*, **30**, 180-187.
- Helbing, D., Buzna, L. & Werner, T. submitted. Self-organized pedestrian crowd dynamics and design solutions. *Transport. Sc.*
- Hemelrijk, C. K. 2002. Understanding of social behaviour with the help of complexity science. *Ethology*, **108**, 1-17.
- Heredia, A. 2002. Polyéthisme et réponse collective lors de la récolte de graines et la défense du territoire chez les fourmis moissonneuses polymorphes *Messor barbarus* (Hymenoptera: Formicidae). In: *Biologie des Communautés Animales*, pp. 126. Bruxelles: Université Libre de Bruxelles.
- Heth, G. & Todorok, J. 1997. Patterns of urination of a blind subterranean rodent *Spalax ehrenbergi*. *Ethology*. **103**(2): 138-148
- Heusser, D. & Wehner, R. 2002. The visual centring response in desert ant, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.*, **205**, 585-590.
- Hinze, B. & Leuthold, R. H. 1999. Age related polyethism and activity rhythms in the nest of the termite *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insect. Soc.*, **46**, 392-397.
- Hodgson, E. S. 1955. An ecological study of the behavior of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecology*, **36**, 293-304.
- Holt, S. J. 1955. On the foraging ecology of the wood ant. *J. Anim. Ecol.*, **24**, 1-34.
- Hossain, M. & McDonald, M. 1998. Modelling the impacts of reduced non-motorised traffic in urban corridors of developing cities. *Transport. Res. A*, **32**, 247-260.
- Howard, D. F. & Tschinkel, W. R. 1981. The flow of food in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. *Physiol. Entomol.*, **6**, 297-306.
- Howard, J. J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology*, **68**, 503-515.
- Howard, J. J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*, **69**, 250-260.
- Howard, J. J., Henneman, M. L., Cronin, G., Fox, J. A. & Hormiga, G. 1996. Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. *Anim. Behav.*, **52**, 299-306.

Références:

- Howard, J. J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49**, 348-356.
- Hölldobler, B. 1971. Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym. Formicidae). *Z. Vgl. Physiol.*, **75**, 123-142.
- Hölldobler, B. 1974. Home range orientation and territoriality in harvesting ants. *PNAS U.S.A.*, **71**, 3274-3277.
- Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1**, 3-44.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1977. Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille). *PNAS U.S.A.*, **74**, 2072-2075.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1978. The multiple recruitment systems of the African Weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **3**, 19-60.
- Hölldobler, B., Stanton, R. C. & Markl, H. 1978. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). I. Chemical signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4**, 163-181.
- Hölldobler, B. 1979. Territoriality in ants. *Proc. Am. Philos. Soc.*, **123**, 211-218.
- Hölldobler, B. & Möglich, M. 1980. The foraging system of *Pheidole militica* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.*, **27**, 237-264.
- Hölldobler, B. & Lumsden, C. J. 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, **210**, 732-739.
- Hölldobler, B. 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9**, 301-314.
- Hölldobler, B. & Taylor, R. W. 1983. A behavioural study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insect. Soc.*, **30**, 384-401.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. *The ants*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Hölldobler, B. 1995. The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. *PNAS*, **92**, 19-22.
- Hölldobler, B. 1999. Multimodal signals in ant communication. *J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol.*, **184**, 129-141.
- Hubbell, S. P., Johnson, L. K., Stanislaw, E., Wilson, B. & Fowler, H. 1980. Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants. *Biotropica*, **12**, 210-213.
- Huberman, B. A. & Adamic, L. A. 1999. Growth dynamics of the world-wide web. *Nature*, **401**, 131.

Références:

- Hughes, W. O. & Goulson, D. 2002. The use of alarm pheromones to enhance bait harvest by grass-cutting ants. *Bull. Entomol. Res.*, **92**, 213-218.
- Inoue, T., Kirtibutr, N. & Abe, T. 2001. Underground passage system of *Macrotermes carbonarius* (Isoptera, Termitidae) in a dry evergreen forest of northeast Thailand. *Insect. Soc.*, **48**, 372-377.
- Ito, F. 1993. Observation of group recruitment to prey in a primitive ponerine ant, *Amblyopone sp.* (reclinata group) (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.*, **40**, 163-167.
- Jaffe, K. & Howse, P. E. 1979. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Anim. Behav.*, **27**, 930-939.
- Jaffe, K., Ramos, C., Lagalla, C. & Parra, L. 1990. Orientation cues used by ants. *Insect. Soc.*, **37**, 101-115.
- Jaffe, K. & Deneubourg, J. L. 1992. On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. *Insect. Soc.*, **39**, 201-213.
- Jander, R. & Daumer, K. 1974. Guide-line and gravity orientation of blind termites foraging in the open (Termitidae: *Macrotermes*, *Hospitalitermes*). *Insect. Soc.*, **21**, 45-69.
- Janzen, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. London: Edward Arnold.
- Jeanne, R. L. 1986. The evolution of the organization of work in social insects. *Monit. Zool. Ital.*, **20**, 119-134.
- Jeanson, R., Blanco, S., Fournier, R., Deneubourg, J.-L., Fourcassie, V. & Theraulaz, G. 2003. A model of animal movements in a bounded space. *J. Theor. Biol.*, **225**, 443-451.
- Jeanson, R. 2003. Dynamique d'agrégation et prises de décisions collectives chez les arthropodes. Université Paul Sabatier, Toulouse. pp. 244.
- Jeanson, R., Ratnieks, F.W. & Deneubourg, J.-L. 2003a. Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*. *Physiol. Entomol.*, **28**, 192-198.
- Jeanson, R., Deneubourg, J.-L. & Theraulaz, G. 2004. Discrete dragline attachment induces aggregation in spiderlings of a solitary species. *Anim. Behav.*, **67**, 531-537.
- Jeanson, R., Deneubourg, J.-L., Grimal, A. & Theraulaz, G. 2004a. Modulation of individual behavior and collective decision-making during aggregation site selection by the ant *Messor barbarus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **55**, 388-394.
- Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J.-L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C. & Theraulaz, G. in press. Self-organized aggregation in cockroaches. *Anim. Behav.*
- Jmhasly, P. & Leuthold, R. H. 1999. The system of underground passages in *Macrotermes subhyalinus* and comparison of laboratory bioassays to field evidence of intraspecific encounters in *M. subhyalinus* and *M. bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insect. Soc.*, **46**, 332-340.

Références:

- Jones, D. T. & Gathorne-Hardy, F. 1995. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae: Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo. *Insect. Soc.*, **42**, 359-369.
- Joos, B. 1992. Adaptations for locomotion at low body temperatures in eastern tent caterpillars, *Malacosoma americanum*. *Physiol. Zool.*, **65**, 1148-1161.
- Josens, R. B., Farina, W. M. & Roces, F. 1998. Nectar feeding by the ant *Camponotus mus*: intake rate and crop filling as a function of sucrose concentration. *J. Insect Physiol.*, **44**, 579-585.
- Josens, R. B. & Roces, F. U. 2000. Foraging in the ant *Camponotus mus*: nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. *J. Insect Physiol.*, **46**, 1103-1110.
- Judd, T. M. & Sherman, P. W. 1996. Naked mole-rats recruit colony mates to food sources. *Anim. Behav.*, **52**, 957-969.
- Jutsum, A. R., Cherrett, J. M. & Fisher, M. 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca sp.* *J. Appl. Ecol.*, **18**, 187-195.
- Kalshoven, L. G. E. 1958. Observation on the black termites, *Hospitalitermes spp.*, of Java and Sumatra. *Insect. Soc.*, **1**, 9-30.
- Karlson, P. & Luscher, M. 1958 Pheromones: a new term for a class of biologically active substances, *Nature*, **183**, 55
- Katayama, N. & Suzuki, N. 2003. Changes in the Use of Extrafloral Nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae) and Honeydew of Aphids by Ants with Increasing Aphid Density. *An. Entomol. Soc. Am.*, **96**, 579-584.
- Kern, F., Klein, R. W., Janssen, E., Bestmann, H. J., Attygalle, A. B., Schafer, D. & Maschwitz, U. 1997. Mellein, a trail pheromone component of the ant *Lasius fuliginosus*. *J. Agric. Food Chem.*, **45**, 779-792.
- Kerner, B. S. & Konhäuser, P. 1993. Cluster effect in initially homogeneous traffic flow. *Phys. Rev. E*, **48**, 2335-2338.
- Kerth, G., Weissmann, K. & König, B. 2001. Day roost selection in female Bechstein' bats (*Myotis bechsteini*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia*, **126**, 1-9.
- Kirchner, A. & Schadschneider, A. 2002. Simulation of evacuation processes using a bionics-inspired cellular automaton model for pedestrian dynamics. *Physic. A: Stat. Mechan. Appl.*, **312**, 260-276.
- Klotz, J. H. 1984. Diel differences in foraging in two ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **57**, 111-118.
- Klotz, J. H., Cole, S.L. & Kuhns, H.R. 1985. Crest-line orientation in *Camponotus pennsylvanicus* (Degeer). *Insect. Soc.*, **32**, 305-313.

Références:

- Klotz, J. H. & Reid, B. L. 1992. The use of spatial cues for structural guideline orientation in *Tapinoma sessile* and *Camponotus pennsylvanicus* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, **5**, 71-82.
- Klotz, J. H. & Reid, B. L. 1993. Nocturnal orientation in the black carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (DeGeer) (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.*, **40**, 95-106.
- Klotz, J., Reid, B. & Hamilton, J. 2000. Locomotory efficiency in ants using structural guidelines (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **35**, 79-88.
- Krafft, B. & Pasquet, A. 1991. Synchronized and rhythmical activity during the prey capture in the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Insect. Soc.*, **38**, 83-90.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Le Breton, J. & Fourcassié, V. 2004. Information transfer during recruitment in the ant *Lasius niger* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **55**, 242-250.
- Lenoir, A. 1979b. Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. Thèse d'état. Université de Tours, Tours. pp. 214.
- Lenoir, A. & Jaisson, P. 1982. Evolution et rôle des communications antennaires chez les insectes sociaux. In: *Social Insects in the Tropics. Proceedings of the First International Symposium* (Ed. by Jaisson, P.), pp. 157-180. Paris: Presses de l'Université Paris XIII.
- Lenoir, A. & Ataya, H. 1983. Polyéthisme et répartition des niveaux d'activité chez la fourmi *Lasius niger* L. *Z. Tierpsychol. J. Comp. Ethol.*, **63**, 213-232.
- Lewis, T., Pollard, G. V. & Dibley, G. C. 1974. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *J. Anim. Ecol.*, **43**, 143-153.
- Lévieux, J. & Lenoir, A. 1985. Modalités d'exploitation des ressources du milieu par les insectes sociaux terrioles. *Bull. Soc. Zool. France*, **110**, 377-393.
- Lighthill, M. J. & Whitham, G. B. 1955. On kinematic waves: ii. A theory of traffic on long crowded roads. *Proc. R. Soc. Lond. A*, **229**, 317-345.
- Lighton, J. R., Bartholomew, G. A. & Feener, D. H., Jr. 1987. Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf-cutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiol. Zool.*, **60**, 524-537.
- Lighton, J. R. B., Weier, J. A. & Feener, D. H. 1993. The energetics of locomotion and load carriage in the desert harvester ant *Pogonomyrmex rugosus*. *J. Exper. Biol.*, **181**, 49-61.
- Linksvayer, T. A., McCall, A. C., Jensen, R. M., Marshall, C. M., Miner, J. W. & McKone, M. J. 2002. The function of hitchhiking behavior in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Biotropica*, **34**, 93-100.

Références:

- Littleddyke, M. & Cherrett, J. M. 1976. Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Formicidae, Attini). *Bull. Entomol. Res.*, **66**, 205-217.
- Littleddyke, M. & Cherrett, J. M. 1978. Olfactory responses of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Bull. Entomol. Res.*, **68**, 273-282.
- Lorenzo, M. G. & Lazzari, C. R. 1999. Temperature and relative humidity affect the selection of shelters by *Triatoma infestans*, vector of Chagas disease. *Acta Tropica*, **72**, 241-249.
- López, F., Acosta, F. J. & Serrano, J. M. 1993. Responses of the trunk routes of a harvester ant to plant density. *Oecologia*, **93**, 109-113.
- López, F., Acosta, F. J. & Serrano, J. M. 1994. Guerilla vs. phalanx strategies of resource capture-growth and structural plasticity in the trunk trail system of the harvester ant *Messor barbarus*. *J. Anim. Ecol.*, **63**, 127-138.
- Lugo, A. E., Farnworth, E. G., Pool, D., Jerez, P. & Kaufman, G. 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology*, **54**, 1292-1301.
- Lutz, F. E. 1929. Observations on leaf-cutting ants. *Am. Mus. Novit.*, **388**, 1-21.
- Lys, J. A. & Leuthold, R. H. 1991. Task-specific distribution of the two worker castes in extranidal activities in *Macrotermes bellicosus* (Smeathman): Observation of behaviour during food acquisition. *Insect. Soc.*, **38**, 161-170.
- MacKay, W. P. 1982. The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, **53**, 406-411.
- Mailleux, A. C., Deneubourg, J. L. & Detrain, C. 2000. How do ants assess food volume? *Anim. Behav.*, **59**, 1061-1069.
- Mailleux, A. 2001. Les règles de comportements à l'origine des stratégies alimentaires chez *Lasius niger*. Université libre Bruxelles, Bruxelles. pp. 149
- Mailleux, A.-C., Deneubourg, J.-L. & Detrain, C. 2003a. Regulation of ants' foraging to resource productivity. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **270**, 1609-1616.
- Mailleux, A.-C., Deneubourg, J.-L. & Detrain, C. 2003b. How does colony growth influence communication in ants? *Insect. Soc.*, **50**, 24-31.
- Markin, G. P., O'Neal, J., Dillier, J. H. & Collins, H. L. 1974. Regional variation in the seasonal activity of the imported fire ant, *Solenopsis saevissima richteri*. *Environ. Entomol.*, **3**, 446-452.
- Markl, H. 1965. Stridulation in leaf-cutting ants. *Science*, **149**, 1392-1393.

Références:

- Markl, H. 1973. The evolution of stridulatory communication in ants. : p. 258-265 in: Proceedings IUSSI VIIth International Congress, London, 10-15 September, 1973. Southampton: University of Southampton, 418 pp.
- Markl, H. 1983. Vibrational communication. In: *Neuroethology and Behavioral Physiology* (Ed. by Huber, F. & Markl, H.), pp. 332-353. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Marsh, A. C. 1985. Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Insect. Soc.*, **32**, 286-296.
- Martin, M. M., Carls, G. A., Hutchins, F. R. N., MacConnell, J. G., Martin, J. S. & Steiner, O. D. 1967. Observations on *Atta colombica tonsipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **60**, 1329-1330.
- Matsuura, K., Kuno, E. & Nishida, T. 2002. Homosexual Tandem Running as Selfish Herd in *Reticulitermes speratus*: Novel Antipredatory Behavior in Termites. *J. Theor. Biol.*, **214**, 63-70.
- Maynard Smith, J. & Harper, D. 2003. *Animal Signals*. Oxford New York: Oxford University Press.
- McMahan, E. A. 1970. Polyethism in workers of *Nasutitermes costalis*. *Insect. Soc.*, **17**, 113-120.
- McMahan, E. A. 1977. Mound repair and foraging polyethism in workers of *Nasutitermes exitiosus*. *Insect. Soc.*, **24**, 225-232.
- Meudec, M. 1979. Le comportement d'émigration chez la fourmi *Tapinoma erraticum* (Dolichoderinae). Un exemple de régulation sociale. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **113**, 321-374.
- Meudec, M. & Lenoir, A. 1982. Social responses to variation in food supply and nest suitability in ants (*Tapinoma erraticum*). *Anim. Behav.*, **30**, 284-292.
- Millor, J., Pham-Delegue, M., Deneubourg, J. L. & Camazine, S. 1999. Self-organized defensive behavior in honeybees. *PNAS*, **96**, 12611-12615.
- Mills, A. D. & Faure, J. M. 1990. Panic and hysteria in domestic fowl: a review. In: *Social Stress in Domestic Animals* (Ed. by Zayan, R. a. D., R.), pp. 248-272. Dordrecht: Kluwer Academic Press.
- Mintzer, A. 1979. Foraging activity of the Mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a Sonoran Desert habitat (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.*, **26**, 364-372.
- Miura, T. & Matsumoto, T. 1998a. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). *J. insect Behav.*, **11**, 179-189.
- Miura, T. & Matsumoto, T. 1998b. Foraging organization of the open-air processional lichenfeeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. *Insect. Soc.*, **45**, 17-32.
- Moffett, M. W. 1987. Ants that go with the flow: a new method of orientation by mass communication. *Naturwissenschaften*, **74**, 551-553.

Références:

- Moffett, M. W. 1988. Foraging dynamics in the group-hunting myrmicine ant, *Pheidologeton diversus*. *J. Insect Behav.*, **1**, 309-331.
- Morehead, S. A. & Feener, D. H., Jr. 1998. Foraging behavior and morphology: seed selection in the harvester ant genus, *Pogonomyrmex*. *Oecologia*, **114**, 548-555.
- Moser, J. C. & Blum, M. S. 1963. Trail marking substance of the Texas leaf-cutting ant: source and potency. *Science*, **140**, 1228.
- Moser, J. C. 1967. Trails of the leafcutters. *Nat. Hist.*, **76**, 32-35.
- Möglich, M. & Hölldobler, B. 1975. Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.*, **101**, 275-288.
- Nagatani, T. 2000. Traffic behavior in a mixture of different vehicles. *Phys. A: Statist. Mechan. Appl.*, **284**, 405-420.
- Nichols-Orians, C. M. & Schultz, J. C. 1989. Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf cutter ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, **21**, 80-83.
- Nicolis, G. & Prigogine. 1977. *Self-organisation in Non-equilibrium Systems*. New-York: Wiley.
- Nielsen, M. G., Jensen, T. F. & Holm-Jensen, I. 1982. Effect of load carriage on the respiratory metabolism of running worker ants of *Camponotus herculeanus* (Formicidae). *Oikos*, **39**, 137-142.
- Nielsen, M. G. 2001. Energetic cost of foraging in the ant *Rhytidoponera aurata* in tropical Australia. *Physiol. Entomol.*, **26**, 248-253.
- Nonacs, P. & Dill, L. M. 1988. Foraging response of the ant *Lasius pallitarsis* to food sources with associated mortality risk. *Insect. Soc.*, **35**, 293-303.
- Nonacs, P. 1990. Death in the distance: mortality risk as information for foraging ants. *Behaviour*, **112**, 23-35.
- Nonacs, P. & Dill, L. M. 1991. Mortality risk versus food quality trade-offs in ants: patch use over time. *Ecol. Entomol.*, **16**, 73-80.
- North, R. D. 1993. Entrainment of the circadian rhythm of locomotor activity in wood ants by temperature. *Anim. Behav.*, **45**, 393-397.
- North, R. D., Jackson, C. W. & Howse, P. E. 1999. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. *Physiol. Entomol.*, **24**, 127-133.
- O'Toole, D. V., Robinson, P. A. & Myerscough, M. R. 1999. Self-organized Criticality in Termite Architecture: a Role for Crowding in Ensuring Ordered Nest Expansion. *J. Theor. Biol.*, **198**, 305-327.

Références:

- Odendaal, F. J., Eekhout, S., Brown, A. C. & Branch, G. M. 1999. Aggregations of the sandy-beach isopod, *Tylos granulatus*: adaptation or incidental-effect? *South Af. J. Zool.*, **34**, 180-189.
- Offenberg, J. 2001. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49**, 304-310.
- Ohiagu, C. E. 1979. A quantitative study of seasonal foraging by the grass harvesting termite, *Trinervitermes geminatus* (Wasmann), (Isoptera, Nasutitermitinae) in Southern Guinea savanna, Mokwa, Nigeria. *Oecologia*, **40**, 179-188.
- Ohkawara, K. & Higashi, S. 1994. Relative importance of ballistic and ant dispersal in two *diplochorous* *Viola* species (Violaceae). *Oecologia*, **100**, 135-140.
- Okada, J. & Toh, Y. 2000. The role of antennal hair plates in object-guided tactile orientation of the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. Comp. Physiol. A*, **186**, 849-857.
- Olabarria, C., Underwood, A.J. & Chapman, M.G. 2002. Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat: an example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia*, **132**, 159-166.
- Oliver, P. E. 1989. Bringing the Crowd Back In: The Nonorganizational Elements of Social Movements. *Res. Soc. Mov. Conflict Change*, **11**, 1-30.
- Orr, M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30**, 395-402.
- Oster, G. F. & Wilson, E. O. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton: Princeton University Press.
- Pacala, S. W., Gordon, D. M. & Godfray, H. C. 1996. Effects of social groups size information transfer and task allocation. *Evol. Ecol.*, **10**, 127-165.
- Page, R. E. 1997. The evolution of insect societies. *Endeavour*, **21**, 114-120.
- Parrish, J. K. & Edelstein-Keshet, L. 1999. Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation. *Science*, **284**, 99-101.
- Passera, L. 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Toulouse: Privat.
- Pasteels, J. M., Deneubourg, J. L., Verhaeghe, J. C., Boeve, J. L. & Quinet, Y. 1986. Orientation along terrestrial trails by ants. In: *Mechanisms in insect olfaction* (Ed. by Payne, T. L., Birch, M. C. & Kennedy, C. E. J.), pp. 131-138. Oxford. 364 p.: Clarendon Press.
- Pasteels, J. M., Deneubourg, J. L. & Goss, S. 1987. Self-organization mechanisms in ant societies (I): Trail recruitment to newly discovered food sources. In: *From individual to collective behavior in social insects: les Treilles Workshop* (Ed. by Pasteels, J. M. & Deneubourg, J. L.), pp. 155-175. Basel: Birkhauser.

Références:

- Peeta, S., Zhang, P. & Zhou, W. in press. Behavior-based analysis of freeway car-truck interactions and related mitigation strategies. *Transp. Res. B*.
- Peterson, S. C. 1988. Chemical trail marking and following by caterpillars of *Malacosoma neustria*. *J. Chem. Ecol.*, **14**, 815-824.
- Pikowsky, A., Rosenblum, M. & Kurths, J. 2003. *Synchronization: A universal concept in non linear sciences*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Pitts-Singer, T. L. & Forschler, B. T. 2000. Influence of guidelines and passageways on tunnelling behavior of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. virginicus* (Banks) (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Insect Behav.*, **13**, 273-290.
- Pontin, A. J. 1958. A preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius* (Hym., Formicidae). *Entomol. Mon. Mag.*, **94**, 9-11.
- Pontin, A. J. 1961. The prey of *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (Hym., Formicidae). *Entomol. Mon. Mag.*, **97**, 135-137.
- Portha, S., Deneubourg, J.-L. & Detrain, C. 2002. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behav. Ecol.*, **13**, 776-781.
- Portha, S., Deneubourg, J.-L. & Detrain, C. 2004. How food type and brood influence foraging decisions of *Lasius niger* scouts. *Anim. Behav.*, **68**, 115-122.
- Prado, L. 1973. Le comportement de découpage des feuilles chez *Atta sexdens*. *Insect. Soc.*, **20**, 133-144.
- Pratt, S. C., Brooks, S.E. & Franks, N.R. 2001. The use of edges in visual navigation by the ant *Leptothorax albipennis*. *Ethology*, **107**, 1125-1136.
- Pratt, S. C., Mallon, E. B., Sumpter, D. J. T. & Franks, N. R. 2002. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **52**, 117-127.
- Prigogine, I. & Herman, R. 1971. *Kinetic theory of vehicular traffic*. New York.
- Quinet, Y., de Biseau, J. C. & Pasteels, J. M. 1997. Food recruitment as a component of the trunk-trail foraging behaviour of *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Proc.*, **40**, 75-83.
- Rasse, P. 1999. Etude sur la regulation de la taille et sur la regulation du nid souterrain de la fourmi *Lasius niger*. Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles.
- Ratnieks, F. L. W. & Anderson, C. 1999. Task partitioning in insect societies. *Insect. Soc.*, **46**, 95-108.
- Reinhard, J., Hertel, H. & Kaib, M. 1997. Systematic search for food in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insect. Soc.*, **44**, 147-158.

Références:

- Reinhard, J. & Kaib, M. 2001. Trail communication during foraging and recruitment in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *J. insect behav.*, **14**, 157-171.
- Reyes, J. L. 1986. Adaptability of foraging trails in *Messor barbarus*. *Insect. Soc.*, **33**, 249-257.
- Reyes, J. L. & Fernández Haeger, J. 1999. Sequential cooperative load transport in the seed-harvesting ant *Messor barbarus*. *Insect. Soc.*, **46**, 119-125.
- Richards, P. I. 1956. Shock waves on the highway. *Operations Research*, **4**, 42-51.
- Richner, H. & Heeb, P. 1995. Is the information centre hypothesis a flop? *Adv. Study Behav.*, **24**, 1-45.
- Richner, H. & Heeb, P. 1996. Communal life: honest signaling and the recruitment centre hypothesis. *Behav. Ecol.*, **7**, 115-119.
- Rissing, S. W. & Wheeler, J. 1976. Foraging responses of *Veromessor pergandei* to changes in seed production (Hymenoptera: Formicidae). *Pan-Pac. Entomol.*, **52**, 63-72.
- Rissing, S. W. 1981. Foraging specializations of individual seed-harvester ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9**, 149-152.
- Rissing, S. W. 1982. Foraging velocity of seed-harvester ants, *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.*, **11**, 905-907.
- Roberts, G. 1996. Why vigilance declines as group size increases. *Anim. Behav.*, **51**, 1077-1086.
- Robinson, S. W., Moser, J. C., Blum, M. S. & Amante, E. 1974. Laboratory investigations of the trail-following responses of four species of leaf-cutting ants with notes on the specificity of a trail pheromone of *Atta texana* (Buckley). *Insect. Soc.*, **21**, 87-94.
- Roces, F. 1990a. Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. *Oecologia*, **83**, 261-262.
- Roces, F. 1990b. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to the distance from the nest. *Anim. Behav.*, **40**, 1181-1183.
- Roces, F. & Núñez, J. A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Anim. Behav.*, **45**, 135-143.
- Roces, F. 1993. Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants (*Acromyrmex lundii*) depend on their motivational state. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33**, 183-189.
- Roces, F., Tautz, J. & Hölldobler, B. 1993. Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant borne vibrations. *Naturwissenschaften*, **80**, 521-524.
- Roces, F. & Hölldobler, B. 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, **97**, 1-8.

Références:

- Roces, F. 1994. Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. *Insect. Soc.*, **41**, 235-239.
- Roces, F. & Hölldobler, B. 1995. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **37**, 297-302.
- Roces, F. & Hölldobler, B. 1996. Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants: mechanical support during cutting of short-range recruitment signal. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **39**, 293-299.
- Rockwood, L. L. 1973. Distribution, density and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 803-817.
- Rockwood, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ant (*Atta*). *Ecology*, **57**, 48-61.
- Rockwood, L. L. & Hubbell, S. P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*, **74**, 55-61.
- Roden, D. B., Kimball, J. C. & Simmons, G. A. 1990. A laboratory technique to study a change in feeding behaviour between small and large larvae of gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.). *Can. Entomol.*, **122**, 617-625.
- Rosengren, R. 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fenn.*, **133**, 1-106.
- Rosengren, R. & Fortelius, W. 1986. Light: dark-induced activity rhythms in *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gen.*, **11**, 221-228.
- Rosengren, R. & Sundström, L. 1987. The foraging system of a red wood ant colony (*Formica* s. str.) - collecting and defending food through an extended phenotype. In: *From individual to collective behavior in social insects: les Treilles Workshop* (Ed. by Pasteels, J. M. & Deneubourg, J. L.), pp. 117-137. Basel: Birkhauser.
- Röhrig, A., Kirchner, W. H. & Leuthold, R. H. 1999. Vibrational alarm communication in the African fungus-growing termite genus *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae). *Insect. Soc.*, **46**, 71-77.
- Röschard, J. & Roces, F. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia*, **131**, 319-324.
- Röschard, J. & Roces, F. 2003. Cutters, carriers and transport chains: Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insect. Soc.*, **50**, 237 - 244.
- Rudolph, S. G. & Loudon, C. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecol. Entomol.*, **11**, 401-410.
- Ruf, C., Costa, J. T. & Fiedler, K. 2001. Trail-based communication in social caterpillars of *Eriogaster lanestris* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *J. Insect Behav.*, **14**, 229-245.

Références:

- Ruf, C. & Fiedler, F. 2002. Plasticity in foraging patterns of larval colonies of the small Eggar moth, *Eriogaster lanestris* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Oecologia*, **131**, 626-634.
- Runcie, C. D. 1987. Behavioral evidence for multicomponent trail pheromone in the termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*, **13**, 1967-1978.
- Saffre, F., Furey, R., Krafft, B. & Deneubourg, J. L. 1999. Collective decision-making in social spiders: dragline-mediated amplification process acts as a recruitment mechanism. *J. theor. Biol.*, **198**, 507-517.
- Safi, K. & Kerth, G. 2003. Secretions of the interaural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat. *Anim. Behav.*, **65**, 363-369.
- Salzemann, A. & Jaffe, K. 1991. Polyéthisme et défense de la société chez la fourmi champignoniste *Atta laevigata* (Fr. Smith). *Insect. Soc.*, **38**, 149-159.
- Schank, J. C. & Alberts, J. R. 1997. Self-Organized Huddles of Rat Pups Modeled by Simple Rules of Individual Behavior. *J. Theor. Biol.*, **189**, 11-25.
- Schedel, A. & Kaib, M. 1987. Polyethism during foraging in *Schedorhinotermes lamanianus* in unprotected areas: The role of exocrine glands. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (Ed. by J. Eder and H. Rembold, E.), pp. p. 416. München.: Verlag J. Peperny.
- Schneirla, T. C. 1940. Further studies on the army-ant behavior pattern: mass-organization in the swarm-raiders. *J. Comp. Psychol.*, **29**, 401-460.
- Schneirla, T. C. 1971. *Army Ants: A study in Social Organisation*. San Francisco: W. H. Freeman and Company.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27-39.
- Schöne, H. 1980. Spatial Orientation - The Spatial Control of Behavior in Animals and Man. In: *Neurobiology and Behavior*. New Jersey: Princeton University Press.
- Seeley, T. D., Camazine, S. & Sneyd, J. 1991. Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28**, 277-290.
- Seeley, T. D. 1995. *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Sernander, R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *K. Sven. Vetensk. Akad. Handl.*, **41**, 1-410.
- Shepherd, J. D. 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **11**, 77-84.
- Shepherd, J. D. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica*, **17**, 245-252.

Références:

- Shutler, D. & Mullie, A. 1991. Size-related foraging behaviour of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Can. J. Zool.*, **69**, 1530-1533.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York: McGraw-Hill.
- Sillén-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution*, **42**, 293-305.
- Skinner, G. J. 1980. Territory, trail structure and activity patterns in the wood-ant, *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in limestone woodland in north- west England. *J. Anim. Ecol.*, **49**, 381-394.
- Sommer, K. & Hölldobler, B. 1995. Colony founding by queen association and determinants of reduction in queen number in the ant *Lasius niger*. *Anim. Behav.*, **50**, 287-294.
- Souto, L. & Kitayama, K. 2000. *Constrictotermes cyphogaster* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) maintain foraging trails for a longer period by means of faecal droplets. *Sociobiology*, **35**, 367-372.
- Spangler, H. G. 1974. The transmission of ant stridulations through soil. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67**, 458-460.
- Stamp, N. E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *Am. Nat.*, **115**, 367-380.
- Stephens, D. W. & Stevens, J. R. 2001. A simple spatially explicit ideal-free distribution: a model and an experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49**, 220-234.
- Stradling, D. J. 1970. The estimation of worker ant populations by the mark-release- recapture method: an improved marking technique. *J. Anim. Ecol.*, **39**, 575-591.
- Stradling, D. J. 1978. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 173-188.
- Sudd, J. H. 1957. Communication and recruitment in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Anim. Behav.*, **5**, 104-109.
- Sumpter, S. J. T. & Beekman, M. 2003. From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. *Anim. Behav.*, **66**, 273-280.
- Szlep, R. & Jacobi, T. 1967. The mechanism of recruitment to mass foraging in colonies of *Monomorium venustum* Smith, *M. subopacum* sp. *phoenicium* Em., *Tapinoma israelis* For. and *T. simrothi* v. *phoenicium* Em. *Insect. Soc.*, **14**, 25-40.
- Szlep-Fessel, R. 1970. The regulatory mechanism in mass foraging and the recruitment of soldiers in *Pheidole*. *Insect. Soc.*, **17**, 233-244.
- Takimoto, K. & Nagatani, T. 2003. Spatio-temporal distribution of escape time in evacuation process. *Phys. A: Statist. Mechan. Appl.*, **320**, 611-621.

Références:

- Tautz, J., Roces, F. & Hölldobler, B. 1995. Use of a sound-based vibratome by leaf-cutting ants. *Science*, **267**, 84-87.
- Taylor, F. 1978. Foraging behavior of ants: Theoretical considerations. *J. Theor. Biol.*, **71**, 541-565.
- Theraulaz, G. & Spitz, F. 1997. *Auto-organisation et comportement*. Paris: Hermes.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E. & Deneubourg, J.-L. 1998. Response threshold reinforcement and division of labour in insect societies. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265**, 327-332.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E. & Deneubourg, J.-L. 1999. The mechanisms and rules of coordinated building in social insects. In: *Information Processing in Social Insects*. (Ed. by C. Detrain, J.-L. D., J.M. Pasteels). Basel: Birkhäuser.
- Tofts, C., Hatcher, M. & Franks, N. R. 1992. The autosynchronization of the ant *Leptothorax acervorum* (Fabricius): theory, testability and experiment. *J. Theor. Biol.*, **157**, 71-82.
- Topoff, H., Lawson, K. & Richards, P. 1973. Trail following in two species of the army ant genus *Eciton*: comparison between major and intermediate-sized workers. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **66**, 109-111.
- Topoff, H. & Mirenda, J. 1978. Precocial behaviour of callow workers of the army ant *Neivamyrmex nigrescens*: importance of stimulation by adults during mass recruitment. *Anim. Behav.*, **26**, 698-706.
- Topoff, H. & Lawson, K. 1979. Orientation of the army ant *Neivamyrmex nigrescens*: integration of chemical and tactile information. *Anim. Behav.*, **27**.
- Topoff, H., Pagani, M., Goldstein, M. & Mack, L. 1985. Orientation behavior of the slave-making ant *Polyergus breviceps* in an oak-woodland habitat. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **93**, 1041-1046.
- Torgerson, R. L. & Akre, R. D. 1970. The persistence of army ant chemical trails and their significance in the ecitonine-ecitophile association (Formicidae: Ecitonini). *Melanderia*, **5**, 1-28.
- Torres-Contreras, H. & Vásquez, R. A. 2004. A field experiment on the influence of load transportation and patch distance on the locomotion velocity of *Dorymyrmex goetschi* (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.*, **51**, 265-270.
- Traniello, J. F. A. 1977. Recruitment behavior, orientation, and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **2**, 61-79.
- Traniello, J. F. A. 1982. Recruitment and orientation components in a termite trail pheromone. *Naturwissenschaften*, **69**, 343-345.
- Traniello, J. & Busher, C. 1985. Chemical regulation of polyethism during foraging in Neotropical termite *Nasutitermes costalis*. *J. Chem. Ecol.*, **11**, 319-332.

Références:

- Traniello, J. F. A. 1988. Variation in foraging behavior among workers of the ant *Formica schaufussi*: Ecological correlates of search behavior and the modification of search pattern. In: *Interindividual behavioral variability in social insects* (Ed. by Jeanne, R. L.), pp. 91-112. Boulder: Westview Press.
- Traniello, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.*, **34**, 191-210.
- Traniello, J. F. A. & Robson, S. K. 1995. Trail and territorial communication in social insects. In: *The Chemical Ecology of Insects 2* (Ed. by Cardé, R. & Bell, W. J.), pp. 241-286. New York. 433 p.: Chapman & Hall.
- Tullberg, B. S., Leimar, O. & Gamberale-Stille, G. 2000. Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited. *Anim. Behav.*, **59**, 281-287.
- Tumlinson, J. H., Silverstein, R. M., Moser, J. C., Brownlee, R. G. & Ruth, J. M. 1971. Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature*, **234**, 348-349.
- Tumlinson, J. H., Moser, J. C., Silverstein, R. M., Brownlee, R. G. & Ruth, J. M. 1972. A volatile trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta texana*. *J. Insect Physiol.*, **18**, 809-814.
- Van Breda, J. M. & Stradling, D. J. 1994. Mechanisms affecting load size determination in *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.*, **41**, 423-434.
- Vander Meer, R. K., Breed, M., Winston, M. & Espelie, K. E. 1998. *Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees, and termites*. Boulder, Colo.: Westview Press.
- Vasconcelos, H. L. D. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insect. Soc.*, **37**, 131-145.
- Vasconcelos, H. L. & Cherrett, J. M. 1996. The effect of wilting on the selection of leaves by the leafcutting ant *Atta laevigata*. *Entomol. Exp. Appl.*, **78**, 215-220.
- Vasconcelos, H. L. & Cherrett, J. M. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *J. Trop. Ecol.*, **13**, 357-370.
- Verhaeghe, J. C. 1977. Group recruitment in *Tetramorium caespitum*. In: *Proceedings of the International Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, pp. 67-68.
- Verhaeghe, J. C. 1982. Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.*, **29**, 67-85.
- Verhaeghe, J. C. & Deneubourg, J. L. 1983. Experimental study and modelling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). *Insect. Soc.*, **30**, 347-360.
- Vilela, E. F., Jaffe, K. & Howse, P. E. 1987. Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae, Attini). *Anim. Behav.*, **35**, 1443-1453.
- Visscher, P. K. & Camazine, S. 1999. Collective decisions and cognition in bees. *Nature*, **397**, 400.

Références:

- Waller, D. A. 1982. Leaf-cutting ants and live oak: the role of leaf toughness in seasonal and intraspecific host choice. *Entomol. Exp. Appl.*, **32**, 146-150.
- Weber, N. A. 1966. Fungus-growing ants. *Science*, **153**, 587-604.
- Weber, N. A. 1972. *Gardening ants, the attines*. Philadelphia: Memoirs of the American Philosophical Society.
- Weier, J. A. & Feener, D. H., Jr. 1995. Foraging in the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex*: are energy costs important? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **36**, 291-300.
- Weseloh, R. M. 1989. Behavioral response of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) larvae to abiotic environmental factors. *Envir. Entomol.*, **18**, 361-367.
- Wetterer, J. K. 1991. Allometry and the geometry of leaf-cutting in *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29**, 347-351.
- Wetterer, J. K. 1991. Foraging ecology of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* in a Costa Rican rain forest. *Psyche*, **98**, 361-371.
- Wetterer, J. K. 1991b. Source distance has no effect on load size in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Psyche*, **98**, 355-359.
- Whitford, W. G. & Ettershank, G. 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environ. Entomol.*, **4**, 689-696.
- 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.
- Wilson, E. O. 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 2. An information analysis of the odour trail. *Anim. Behav.*, **10**, 148-158.
- Wilson, E. O. 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 3. The experimental induction of social responses. *Anim. Behav.*, **10**, 159-164.
- Wilson, E. O. 1980a. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The overall pattern in *Atta sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **7**, 143-156.
- Wilson, E. O. 1980b. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). II. The ergonomic optimization of leaf cutting *Atta sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **7**, 157-165.
- Wirth, R., Beyschlag, W., Ryel, R. J. & Hölldobler, B. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *J. Trop. Ecol.*, **13**, 741-757.
- Wright, C., Jarrett, D., Appa, G., Rados, J. & Vukanovic, S. 1995. Spatial aspects of traffic circulation: I. A review of alternative systems. *Trans. Res. B: Method.*, **29**, 1-32.

Références:

- Wright, C., Jarrett, D. & Appa, G. 1995. Spatial aspects of traffic circulation: II. Routing patterns that exactly minimise path crossings. *Trans. Res. B: Method.*, **29**, 33-46.
- Wright, C. & Roberg, P. 1998. The conceptual structure of traffic jams. *Transport Policy*, **5**, 23-35.
- Yack, J. E., Smith, M. L. & Weatherhead, P. J. 2001. Caterpillar talk: Acoustically mediated territoriality in larval Lepidoptera. *PNAS*, **98**, 11371-11375.
- Yamaoka, R. & Akino, T. 1994. Ecological importance of cuticular hydrocarbons secreted from the tarsus of ants. In: *Les Insectes Sociaux. 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Paris, Sorbonne, 21-27 August 1994* (Ed. by Lenoir, A., Arnold, G. & Lepage, M.), pp. 222. Paris: Université Paris Nord.
- Zahavi, A. 1977. *Reliability in communication systems and the evolution of altruism*. London: Macmilan.
- Zollikofer, C. P. E. 1994. Stepping patterns in ants. 3. Influence of load. *J. Exper. Biol.*, **192**, 119-127.

ANNEXES



XIV ANNEXES

XIV.1 OPTIMAL TRAFFIC ORGANIZATION IN ANTS UNDER CROWDED CONDITIONS.

Audrey Dussutour, Vincent Fourcassié, Dirk Helbing, & Jean-Louis Deneubourg. *Nature*
Vol.428, March 2004

gauze-covered openings. As soon as the corals were submerged again, the openings were closed and, for exactly 3 min, a water current equivalent to ambient currents was generated by an electric pump, causing the detachment of mucus from the corals. We then removed the corals and thoroughly mixed the water before collecting samples (50–150 ml, $n = 3$ for each analysis) from all six containers for dry mass, POC and PN analysis.

Mucus production of fully submerged colonies of *A. millepora* and *A. aspera* was quantified as described²⁶. In brief, the small *Acropora* colonies ($n = 8$ in each of two independent experiments) were carefully transferred into sea water-filled glass beakers (500–2,000 ml) and incubated separately for 4–6 h under *in situ* conditions. Three additional beakers without coral and with unfiltered sea water were incubated as controls. At the end of the incubation time, the corals were removed from the glass beakers and the remaining water was mixed. Water samples from each of the eight beakers were taken for dry mass, carbon and nitrogen determination as described above. The results of all experiments were related to the three-dimensional surface area of the coral branches, which was assessed by a wax-coating method²⁷.

Daily mucus release of *Acropora* corals per m² of reef was calculated by using a factor of 3.8 to recalculate the three-dimensional surface area of the corals to the two-dimensional reef rim area covered by *Acropora*. This recalculation factor was derived from the ratio of measured coral surface area to the two-dimensional area (length $\times$ width) of the same coral colonies ($n = 15$). We calculated the coral-covered area on the Heron Island Reef rim from a satellite picture (Fig. 2a).

Hard coral coverage

Spatial distributions of hard corals on the reef rim were determined along nine randomly placed line transects. A counting grid (1 m²) was moved ten times along each line transect (10 m in length). Hard corals were identified down to species level, permitting calculation of the percentage cover of *Acropora*.

Oxygen consumption in suspended mucus

Freshly collected *Acropora* mucus and separately ambient sea water were incubated in 30-ml bottles in the dark and at *in situ* temperature (26–29 °C). Incubations started within 60 min of mucus collection or, if this was not possible, coral mucus was kept at 4 °C until incubation. We measured the O₂ concentrations in the incubated solutions simultaneously in time series by the Winkler titration method, and derived O₂ consumption rates from linear regression with at least four data points. Measurements were repeated on five different mucus samplings.

Water level measurements

Tide-induced water level differences between the lagoon and the water surrounding the Heron Reef were measured with a hydraulic potentiometer during two spring low tides.

In situ benthic chamber incubations

We studied benthic degradation of coral mucus in four independent *in situ* incubations using stirred advection chambers similar to those described in ref. 28. Details of these chamber experiments are found in ref. 20 and in the Supplementary Information.

Received 6 October 2003; accepted 15 January 2004; doi:10.1038/nature02344.

- Goreau, T. F., Goreau, N. I. & Goreau, T. J. Corals and coral reefs. *Sci. Am.* **241**, 124–135 (1979).
- Crossland, C., Barnes, D. & Borowitzka, M. Diurnal lipid and mucus production in the staghorn coral *Acropora acuminata*. *Mar. Biol.* **60**, 81–90 (1980).
- Davies, P. S. The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Pocillopora eydouxi*. *Coral Reefs* **2**, 181–186 (1984).
- Muscattine, L., McCloskey, L. R. & Marian, R. E. Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration. *Limnol. Oceanogr.* **26**, 601–611 (1981).
- Meikle, P., Richards, G. & Yellowlees, D. Structural investigations on the mucus from 6 species of coral. *Mar. Biol.* **99**, 187–193 (1988).
- Ducklow, H. & Mitchell, R. Bacterial populations and adaptations in the mucus layers on living corals. *Limnol. Oceanogr.* **24**, 715–725 (1979).
- Krupp, D. A. Mucus production by corals exposed during an extreme low tide. *Pacif. Sci.* **38**, 1–11 (1984).
- Schuhmacher, H. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. Miami, Florida* 503–509 (University of Miami, Florida, 1977).
- Coles, S. & Strathman, R. Observations on coral mucus flocs and their potential trophic significance. *Limnol. Oceanogr.* **18**, 673–678 (1973).
- Marshall, M. Observations on organic aggregates in the vicinity of coral reefs. *Mar. Biol.* **2**, 50–55 (1968).
- Johannes, R. Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* **12**, 189–195 (1967).
- Romaine, S., Tambutte, E., Allemand, D. & Gattuso, J. P. Photosynthesis, respiration and calcification of a zooxanthellate scleractinian coral under submerged and exposed conditions. *Mar. Biol.* **129**, 175–182 (1997).
- Moriarty, D. J. W., Pollard, P. C. & Hunt, W. G. Temporal and spatial variation in bacterial production in the water column over a coral reef. *Mar. Biol.* **85**, 285–292 (1985).
- Ferrier-Pages, C., Leclercq, N., Jaubert, J. & Pelegri, S. P. Enhancement of pico- and nanoplankton growth by coral exudates. *Aquat. Microb. Ecol.* **21**, 203–209 (2000).
- Vacelet, E. & Thomassin, B. Microbial utilization of coral mucus in long term *in situ* incubation over a coral reef. *Hydrobiologia* **211**, 19–32 (1991).
- Shanks, A. L. & Edmondson, E. W. Laboratory-made artificial marine snow—a biological model of the real thing. *Mar. Biol.* **101**, 463–470 (1989).
- Riedl, R. J., Huang, N. & Machan, R. The subtidal pump: a mechanism of interstitial water exchange by wave action. *Mar. Biol.* **13**, 210–221 (1972).
- Parnell, K. E. Water movement within a fringing reef flat, Orpheus Island, North Queensland, Australia. *Coral Reefs* **5**, 1–6 (1986).

- Oberdorfer, J. A. & Buddemeier, R. W. Coral-reef hydrology: field studies of water movement within a barrier reef. *Coral Reefs* **5**, 7–12 (1986).
- Wild, C. *et al.* Degradation and mineralization of coral mucus in reef environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **267**, 159–171 (2004).
- Marsden, J. & Meeuwij, J. Preferences of planktotrophic larvae of the tropical serpulid *Spirobranchus giganteus* (Pallas) for exudates of corals from a Barbados reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **137**, 97–104 (1990).
- Benson, A. & Muscatine, L. Wax in coral mucus—energy transfer from corals to reef fishes. *Limnol. Oceanogr.* **19**, 810–814 (1974).
- Richman, S., Loya, Y. & Slobodkin, L. Rate of mucus production by corals and its assimilation by the coral reef copepod *Acartia negligens*. *Limnol. Oceanogr.* **20**, 918–923 (1975).
- Wilkinson, C. R. Microbial ecology on a coral reef. *Search* **18**, 31–33 (1987).
- Richter, C., Wunsch, M., Rasheed, M., Kotter, I. & Badran, M. I. Endoscopic exploration of Red Sea coral reefs reveals dense populations of cavity-dwelling sponges. *Nature* **413**, 726–730 (2001).
- Herndl, G. J. & Velimirov, B. Microheterotrophic utilization of mucus released by the Mediterranean coral *Cladocora cespitosa*. *Mar. Biol.* **90**, 363–369 (1986).
- Stimson, J. & Kinzie, R. A. The temporal pattern and rate of release of zooxanthellae from the reef coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) under nitrogen-enrichment and control conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **153**, 63–74 (1991).
- Huetzel, M. & Gust, G. Solute release mechanisms from confined sediment cores in stirred benthic chambers and flume flows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **82**, 187–197 (1992).

Supplementary Information accompanies the paper on www.nature.com/nature.

Acknowledgements We thank M. Alisch, S. Menger, H. Woyt, S. Gonelli and L. Hönemann for experimental assistance and for help with chemical analyses; O. Hoegh-Guldberg, R. Johnstone, T. Upton, R. Forbes and other staff members of Heron Island Research Station for logistical assistance; and P. Cook, C. Richter, R. Tollrian and H. Zech for improving the manuscript. All sample collections and *in situ* experiments were carried out under permits issued by the Great Barrier Reef Marine Park Authority. The Max Planck Society, Germany, funded this research.

Authors' contributions M.H. and C.W. conceptually designed and coordinated all experimental work, made most of the measurements, and wrote the manuscript. A.K. quantified coral distribution on Heron Island. S.K. and M.R. helped with chamber experiments and water analyses. B.B.J. contributed with ideas and advice to the significant improvement of the manuscript.

Competing interests statement The authors declare that they have no competing financial interests.

Correspondence and requests for materials should be addressed to C.W. (cwild@mpi-bremen.de).

Optimal traffic organization in ants under crowded conditions

Audrey Dussutour^{1,2}, Vincent Fourcassie¹, Dirk Helbing³ & Jean-Louis Deneubourg²

¹Centre de Recherches sur la Cognition Animale, UMR CNRS 5169, Université Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 4, France

²Centre d'Études des Phénomènes Non-linéaires et des Systèmes Complexe, Université Libre de Bruxelles, CP231, Boulevard du Triomphe, 1050 Bruxelles, Belgium

³Institute for Economics and Traffic, Dresden University of Technology, D-01062 Dresden, Germany

Efficient transportation, a hot topic in nonlinear science¹, is essential for modern societies and the survival of biological species. Biological evolution has generated a rich variety of successful solutions², which have inspired engineers to design optimized artificial systems^{3,4}. Foraging ants, for example, form attractive trails that support the exploitation of initially unknown food sources in almost the minimum possible time^{5,6}. However, can this strategy cope with bottleneck situations, when interactions cause delays that reduce the overall flow? Here, we present an experimental study of ants confronted with two alternative routes. We find that pheromone-based attraction generates one trail at low densities, whereas at a high level of crowding, another trail is established before traffic volume is affected, which guarantees that an optimal rate of food return is maintained. This bifurcation phenomenon is explained by a

nonlinear modelling approach. Surprisingly, the underlying mechanism is based on inhibitory interactions. It points to capacity reserves, a limitation of the density-induced speed reduction, and a sufficient pheromone concentration for reliable trail perception. The balancing mechanism between cohesive and dispersive forces appears to be generic in natural, urban and transportation systems.

Animals living in groups^{7,8} often display collective movement along well-defined lanes or trails^{9–13}. This behaviour emerges through self-organization resulting from the action of individuals on the environment^{14–16}. In ants^{17,18}, for example, mass recruitment allows a colony to make adaptive choices based solely on information collected at the local level by individual workers. When a scout ant discovers a food source, it lays an odour trail on its way back to the nest. Recruited ants use the trail to find the food source and reinforce it in turn on their way back to the nest. Without significant crowding, mass recruitment generally leads to the use of only one trail¹⁹, because small initial differences in pheromone concentration between the trails are amplified as greater numbers of ants choose the trail that was initially slightly stronger, and hence reinforce it. This, together with travel time, ant numbers and ant individual behaviours, also explains why ants use the shortest among several paths leading to the same food source^{19,20}.

Here, we investigate the regulation of traffic flow during mass recruitment in the black garden ant *Lasius niger*. Ants were forced to move on a diamond-shaped bridge that formed two branches between their nest and a food source (Fig. 1). We studied to what extent the traffic on the bridge remains asymmetrical (and therefore limited by the capacity of one branch) when an increased level of crowding is induced by using branches of reduced width ($w = 10.0, 6.0, 3.0$ and 1.5 mm). The temporal evolution of the flow of ants on the bridge shown in Fig. 2 is typical of a trail recruitment process²¹. Surprisingly, the recruitment dynamics was not influenced by the branch width w and the traffic volumes were the same (analysis of variance, ANOVA, $F_{3,44} = 0.500$, $P = 0.690$). However, for $w = 10$ mm, the majority of ants used the same branch (Fig. 3a), whereas for $w \leq 6$ mm most experiments led to symmetrical traffic ($\chi^2 = 1.686$, d.f. = 2, $P = 0.430$). This suggests that there is a transition from asymmetrical to symmetrical traffic between 10.0 and 6.0 mm ($\chi^2 = 12.667$, d.f. = 3, $P = 0.005$).

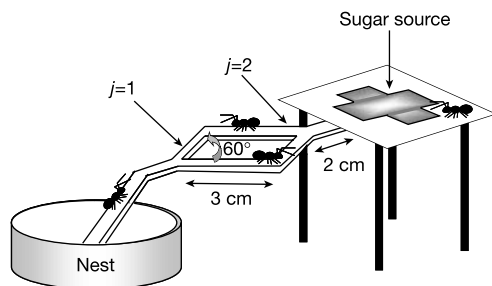


Figure 1 Experimental set-up. Five queenless colonies of *L. niger* (Hymenoptera, Formicidae), each containing 500 workers, were used. During an experiment, ants had access from the nest to a source of food (2 ml of 1 M sucrose solution) placed at the end of a diamond-shaped bridge. The solution was spread over a large surface so that all ants arriving at the end of the bridge could have access to the food. $j = 1$ and $j = 2$ indicate the choice points for branch selection. The whole set-up was surrounded by white curtains to prevent any bias in branch choice caused by the use of visual cues. The colonies were starved for four days before each experiment. The traffic on the two-branch bridge was recorded by a video camera for one hour. Nestbound and outbound ants were then counted and aggregated over 1-min intervals. Counting began as soon as the first ant climbed the bridge. Four different bridge widths (w) were used. This set-up mimics many natural situations in which the geometry of the trails is influenced by physical constraints of the environment, such as the diameter of underground galleries or of the branches in the vegetation along which the ants are moving.

We have identified the mechanism for this ‘symmetry-restoring transition’ using experiments, analytical calculations and Monte Carlo simulations. Figure 3b shows that the proportion of experiments producing symmetrical flows on narrow bridges increases with the total number of ants crossing the bridge ($\chi^2 = 4.6$, d.f. = 2, $P = 0.04$). Moreover, Fig. 3c shows that both branches were equally used by the opposite flow directions. Therefore, in contrast to army ants⁶ and pedestrians¹, separation of the opposite flow directions was not found. This could be explained by a high level of disturbance, such as a large variation in the speeds of ants²².

The flow of ants over the bridge can be understood analytically. The concentration of the trail pheromone C_{ij} on branch i ($i = 1, 2$) immediately behind each choice point j ($j = 1, 2$) changes in time t according to:

$$dC_{ij}/dt = q\Phi_{ij}(t) + q\Phi_{ij'}(t - \tau) - \nu C_{ij}(t) \text{ with } j' = 3 - j \quad (1)$$

where $\Phi_{i1}(t)$ represents the overall flow of foragers from the nest to the food source that choose branch i behind the choice point 1, $\Phi_{i2}(t)$ is the opposite flow on branch i behind the other choice point $j' = 3 - j = 2$, τ is the average time required for an ant to get from one choice point to the other, q is the quantity of pheromone laid on the trail, and ν is the decay rate of the pheromone. Moreover, if the density is low enough:

$$\Phi_{ij}(t) = \phi_j(t)F_{ij}(t) \quad (2)$$

where ϕ_1 is the outbound flow of foragers from the nest to the food source and ϕ_2 is the opposite, nestbound flow. The function F_{ij} describes the relative attractiveness of the trail on branch i at choice point j . For *L. niger* it is given by¹⁹:

$$F_{ij} = \frac{(k + C_{ij})^2}{(k + C_{1j})^2 + (k + C_{2j})^2} = 1 - F_{i'j} \text{ with } i' = 3 - i \quad (3)$$

where k denotes a concentration threshold beyond which the pheromone-based choice of a trail begins to be effective.

Equation (2) describes the flow dynamics without interactions between ants. However, when traffic was dense, we observed that ants that had just started to move on one branch were often pushed to the other branch, having collided frontally with another ant coming from the opposite direction. This behaviour will turn out to be essential in generating symmetrical traffic on narrow bridges.

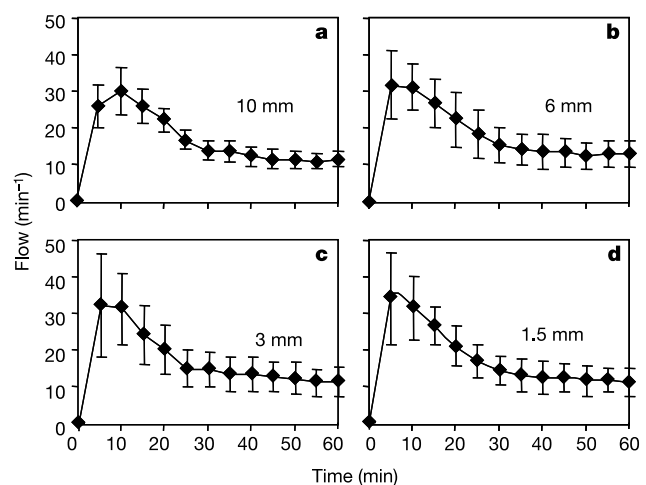


Figure 2 Average number of ants per minute crossing the two branches of the bridge within intervals of five minutes. The observed traffic volumes $2\phi(t)$ and flow dynamics agreed for the four different branch widths, that is, the bottleneck for smaller branches was compensated for by use of both branches. **a**, $w = 10$ mm; **b**, $w = 6$ mm; **c**, $w = 3$ mm; **d**, $w = 1.5$ mm. $N = 12$ experiments were carried out for each bridge width. Error bars indicate the standard deviation.

Whereas pushing was practically never observed on a 10-mm bridge, on narrow bridges the frequency of pushing events was high and proportional to the flow (Fig. 3d).

When pushing is taken into account, the overall flow of ants arriving at choice point j and choosing branch i can be expressed by the following formula:

$$\Phi_{ij}(t) = \phi_j(t)F_{ij}(t)[1 - \gamma a \Phi_{ij'}(t - \tau)/w] + \phi_j(t)F_{i'j}(t)\gamma a \Phi_{ij'}(t - \tau)/w \quad (4)$$

The first term on the right-hand side of equation (4) represents the flow of ants engaged on branch i (that is, $\phi_j(t)F_{ij}(t)$), diminished by the flow of ants pushed towards the other branch i' by ants arriving from the opposite direction. $a\Phi_{ij'}(t - \tau)/w$ is the proportion of ants decelerated by interactions. The factor a is proportional to the interaction time period and the lateral width of ants. Up to the symmetry-restoring transition it can be considered approximately constant. $\gamma \approx 0.57$ denotes the probability of being pushed in the case of an encounter (Fig. 3d). The second term on the

right-hand side of equation (4) represents the flow of ants that were engaged on branch i' and were pushed towards branch i .

The stationary solutions of this model are defined by the conditions $dC_{ij}/dt = 0$, $F_{ij}(t - \tau) = F_{ij}(t) = F_{ij}$, $\Phi_{ij}(t - \tau) = \Phi_{ij}(t) = \Phi_{ij}$ and $\phi_j(t - \tau) = \phi_j(t) = \phi_j' = \phi$ (because the nest-bound flow and the outbound flow should be equal). These imply:

$$C_{ij} = q(\Phi_{ij} + \Phi_{ij'})/\nu = C_{ij'}, \quad F_{ij} = F_{ij'} = 1 - F_{i'j} = 1 - F_{i'j'}$$

and

$$C_{ij} = C_{ij'} = \frac{q\phi}{\nu} + D, \quad C_{i'j} = C_{i'j'} = \frac{q\phi}{\nu} - D \quad (5)$$

with

$$D = 0 \quad (6)$$

or

$$D^2 = \frac{q^2\phi^2}{\nu^2} - \frac{k^2 + \gamma a \phi(k + 2q\phi/\nu)^2/w}{1 + \gamma a \phi/w} \quad (7)$$

We can distinguish two cases. Case (1): when $D^2 > 0$, the stable

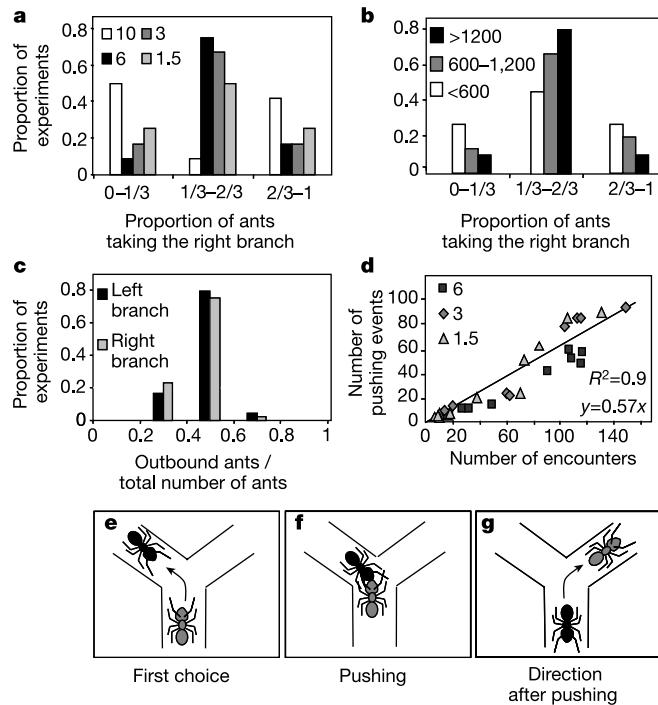


Figure 3 Experimental results. **a**, Experimental frequency distributions of the proportion F_{1j} of ants using the right branch for different branch widths. We considered traffic to be asymmetrical when more than 2/3 of the cumulated traffic of ants at the end of the experiment had used a single branch. All experiments have been pooled. **b**, Experimental frequency distributions similar to **a**, but for different total numbers of ants crossing the bridge. All experiments on bridges of $w = 1.5, 3.0$ and 6.0 mm have been pooled. **c**, Proportion of outbound ants on the left and right branches of the bridge divided by the total number of ants that have passed the bridge at the end of the experiment. The results contradict opposite one-way flows on both branches. **d**, Number of pushing events as a function of the total number of ant encounters on the initial part of each branch of the bridge. For each branch width, pushing events were evaluated at both choice points, for outbound and nestbound ants, during the first ten and last ten minutes of a random sample of two experiments characterized by symmetrical and two experiments characterized by asymmetrical traffic. This yielded a total of 2 branches $\times$ 4 experiments $\times$ 2 time intervals = 16 points per branch width. When the number of encounters was too low (≤ 3) the points were not taken into account in the regression. The slope of the linear regression is equal to 0.571 ± 0.057 (confidence interval, $CI_{95\%}$). This corresponds to the probability γ that an ant will be pushed and redirected towards the other branch after encountering another ant coming from the opposite direction (see **e-g**).

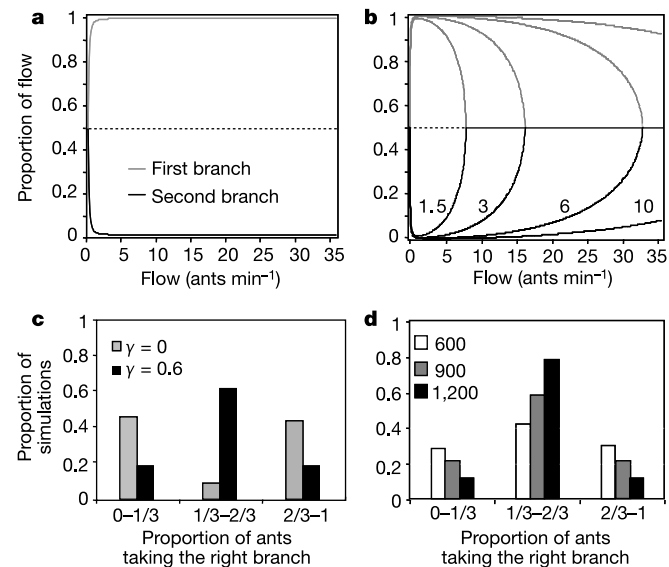


Figure 4 Analytical and Monte Carlo simulation results. **a, b**, Analytical results for the parameter values $q = 1$, $k = 6$, $\nu = 1/40 \text{ min}^{-1}$, and $a = 0.1 \text{ mm min}^{-1}$, which have been adjusted to experimental measurements. The curves show the proportion F_{ij} of the overall flow ϕ on each branch in the stationary state. **a**, In the absence of pushing ($\gamma = 0$) the model predicts asymmetrical traffic above very low values of the overall flow of ants, independently of the traffic volume. **b**, When the proportion of pushed ants is high ($\gamma = 0.6$), traffic is asymmetrical for moderate values of the overall flow of ants, but stable symmetrical traffic with $F_{ij} = 0.5$ is expected above a critical value of traffic flow, which is an increasing function of branch width. The symmetry-restoring transition from asymmetrical to symmetrical traffic flow corresponds to an inverse pitchfork bifurcation. **c, d**, Results of Monte Carlo simulations. At time $t = 0$, the pheromone concentration and the number of ants on each branch are set to zero. Ants arrive at choice point j at a rate $\phi_j(t) = \phi$. The probability of choosing the right or left branch at a choice point is governed by the choice function F_{ij} (see equation (3)). However, as soon as an ant has engaged on a branch, it may be pushed to the other branch with probability γ by an ant moving in the opposite direction coming from the second choice point. The pushed ant then continues its course on the alternative branch and lays a trail. For each value of γ , the simulations are averaged over 1,000 runs. The graphs show the relative frequency of simulations in which a certain proportion of traffic was supported by the right branch. **c**, Assuming a pushing probability equal to zero ($\gamma = 0$), most simulations ended with asymmetrical traffic. However, when we used the experimental value $\gamma = 0.6$, most simulations for narrow branches resulted in symmetrical traffic. **d**, The proportion of simulations with $\gamma = 0.6$ in which asymmetrical traffic emerged is a function of the total number of ants crossing the bridge, just as in our experiments (compare Fig. 3b).

stationary solution corresponds to asymmetrical traffic with $C_{ij} = \frac{q\phi}{v} \pm \sqrt{D^2}$ and $C_{ij'} = \frac{q\phi}{v} \mp \sqrt{D^2}$. If $\gamma = 0$, this situation is given for $q\phi/v > k$. If $q\phi/v \leq k$, that is, if the pheromone concentration is too low, the ants choose both branches at random, corresponding to a symmetrical distribution (Fig. 4a). Case (2): when pushing is taken into account with $\gamma > 0$, the organization of traffic changes considerably: the asymmetrical solution can no longer be established as soon as $D^2 < 0$ for large traffic volumes ϕ (Fig. 4b). In this case, symmetrical traffic is expected with $C_{ij} = q\phi/v$ and $\Phi_{ij} = \phi/2$ for both branches i and choice points j . Therefore, high traffic volumes can be maintained and none of the branches is preferred in spite of the competitive effect due to the accumulation of pheromone on both branches. Moreover, the model implies that the outbound flow Φ_{i1} and the nestbound flow Φ_{i2} are equal, indicating that one-way flows are not required to maintain a high traffic volume²³. These analytical results have been confirmed by Monte Carlo simulations (see Fig. 4c, d). Our simulations have also demonstrated that if pushed ants, instead of moving to the other branch, made a U-turn and returned in the direction they had been coming from, the overall flow of ants crossing the bridge was affected by the branch width and no shift to symmetrical traffic was observed.

The traffic organization in ants can be called optimal. The overall flow on branch i behind choice point j is given by $\Phi_{ij} = w\rho_{ij}V_{ij} \leq \phi$, where ρ_{ij} denotes the density of ants. Their average speed is theoretically estimated by $V_{ij} \approx V_m(1 - a\Phi_{ij}/w)$, where V_m denotes the average maximum speed and $a\Phi_{ij}/w$ is again the proportion of decelerated ants. For the symmetry-restoring transition with $D^2 = 0$, equation (7) requires $a\gamma\phi/w < 1/3$, which implies $V_{ij} > V_m[1 - 1/(3\gamma)] \approx 0.42V_m$. However, according to the empirical speed–density relation by Burd *et al.*²³, the maximum flow (the capacity) is only reached at the smaller speed $V_{ij} = V_m[1 - 1/(n+1)] \approx 0.39V_m$. Although the empirical value $n \approx 0.64$ was determined for another ant species, the values for *L. niger* should be comparable. This shows that the symmetry-restoring transition occurs before the maximum flow is reached. The strict inequality also implies capacity reserves and a limitation of the density-related speed reduction. A marginal reduction in speed, however, would not favour symmetrical traffic because of the benefits of using a single trail. First, a more concentrated trail provides a better orientation guidance and a stronger arousal stimulus²⁴. Second, a higher density of ants enhances information exchange and supports a better group defence²⁵.

We have demonstrated the surprising functionality of collisions among ants to keep up the desired flow level by generation of symmetrical traffic. Pushing behaviour may be considered an optimal behaviour to maintain a high rate of food return to the nest. It would not be required in most models of ideal free distribution (IDF)²⁶, as they neglect effects of inter-attraction. The balancing between cohesive and dispersive forces avoids a dysfunctional degree of aggregation and supports an optimal accessibility of space at minimal costs allowing an efficient construction, maintenance and use of infrastructures. This mechanism appears to be generic in nature, in particular in group-living organisms. For example, inhibitory interactions at overcrowded building sites in termites allow a smooth growth of the nest structure²⁷. In the development of urban agglomerations such interactions help to maintain the coexistence of distinct cities²⁸, and in vehicle traffic they determine the choice of longer, less congested routes. The mechanism also suggests algorithms for the routing of data traffic in networks. □

Received 11 December 2003; accepted 13 January 2004; doi:10.1038/nature02345.

1. Helbing, D. Traffic and related self-driven many-particle systems. *Rev. Mod. Phys.* **73**, 1067–1141 (2001).
2. Camazine, S., *et al.* *Self-organized Biological Systems* (Princeton Univ. Press, Princeton, 2001).
3. Bonabeau, E., Dorigo, M. & Theraulaz, G. Inspiration for optimization from social insect behaviour. *Nature* **406**, 39–42 (2000).
4. Bonabeau, E., Dorigo, M. & Theraulaz, G. *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems* (Oxford Univ. Press, New York, 1999).

5. Burd, M. & Aranwela, N. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. *Insectes Soc.* **50**, 3–8 (2003).
6. Couzin, I. D. & Franks, N. R. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 139–146 (2003).
7. Parrish, J. K. & Hamner, W. K. *Animal Groups in Three Dimensions* (Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 1997).
8. Krause, J. & Ruxton, D. *Living in Groups* (Oxford Univ. Press, Oxford, UK, 2002).
9. Galef, B. G. Jr & Buckley, L. L. Using foraging trails by Norway rats. *Anim. Behav.* **51**, 765–771 (1996).
10. Fitzgerald, T. D. *The Tent Caterpillars* (Cornell Univ. Press, Ithaca, NY, 1995).
11. Erlandson, J. & Kostylev, V. Trail following, speed and fractal dimension of movement in a marine prosobranch, *Littorina littorea*, during a mating and a non-mating season. *Mar. Biol.* **122**, 87–94 (1995).
12. Traniello, J. F. A. & Robson, S. K. in *Chemical Ecology of Insects* (eds Cardé, R. T. & Bell, W.) 241–286 (Chapman & Hall, New York, 1995).
13. Miura, T. & Matusmoto, T. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). *J. Insect Behav.* **11**, 179–189 (1998).
14. Helbing, D., Keltsch, J. & Molnár, P. Modelling the evolution of human trail systems. *Nature* **388**, 47–50 (1997).
15. Edelstein-Keshet, L. W., Ermentrout, J. & Bard, G. Trail following in ants: individual properties determine population behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **36**, 119–133 (1995).
16. Schweitzer, F. *Brownian Agents and Active Particles. Collective Dynamics in the Natural and Social Sciences* (Springer, Berlin, 2003).
17. Wilson, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass-foraging. *Anim. Behav.* **10**, 134–147 (1962).
18. Hölldobler, B. & Wilson, E. O. *The Ants* 265–279 (The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, 1990).
19. Beckers, R., Deneubourg, J. L. & Goss, S. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J. Theor. Biol.* **159**, 397–415 (1992).
20. Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften* **76**, 579–581 (1989).
21. Pasteels, J. M., Deneubourg, J. L. & Goss, S. in *From Individual to Collective Behaviour in Social Insects* (eds Pasteels, J. M. & Deneubourg, J. L.) *Experientia* suppl. Vol. 54, 155–175 (Birkhäuser, Basel, 1987).
22. Helbing, D. & Platkowski, T. Drift- or fluctuation-induced ordering and self-organization in driven many-particle systems. *Europhys. Lett.* **60**, 227–233 (2002).
23. Burd, M. *et al.* Traffic dynamics of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Am. Nat.* **159**, 283–293 (2002).
24. Calenbuhr, V. *et al.* A model for osmotropotactic orientation. II. *J. Theor. Biol.* **158**, 395–407 (1992).
25. Feener, D. H. & Moss, K. A. G. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **49**, 348–356 (1990).
26. Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* **19**, 16–36 (1970).
27. O'Toole, D. V., Robinson, P. A. & Myerscough, M. R. Self-organized criticality in termite architecture: a role for crowding in ensuring ordered nest expansion. *J. Theor. Biol.* **198**, 305–327 (1999).
28. Fujita, M., Krugman, P. & Venables, A. *The Spatial Economy—Cities, Regions, and International Trade* (MIT Press, Cambridge, MA, 1999).

Acknowledgements We thank G. Theraulaz and all the members of his team 'Ethology and modelization of collective behaviours' for discussions and comments on the manuscript. We also thank A. Schadschneider for discussions.

Competing interests statement The authors declare that they have no competing financial interests.

Correspondence and requests for materials should be addressed to A.D. (dussutou@cict.fr).

Perceiving distance accurately by a directional process of integrating ground information

Bing Wu¹, Teng Leng Ooi² & Zijiang J. He¹

¹Department of Psychological and Brain Sciences, University of Louisville, Louisville, Kentucky 40292, USA

²Department of Basic Sciences, Pennsylvania College of Optometry, 8360 Old York Road, Elkins Park, Pennsylvania 19027, USA

By itself, the absolute distance of an object cannot be accurately judged beyond 2–3 m (refs 1–3). Yet, when it is viewed with reference to a flat terrain, humans accurately judge the absolute distance of the object up to 20 m, an ability that is important for various actions^{4–8}. Here we provide evidence that this is accomplished by integrating local patches of ground information into a global surface reference frame. We first show that restricting an

XIV.2 AMPLIFICATION OF INDIVIDUAL PREFERENCES IN A SOCIAL CONTEXT.

ACCEPTE POUR PUBLICATION DANS PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON: BIOLOGICAL SCIENCE

Audrey Dussutour^{1,2}, Jean-Louis Deneubourg² & Vincent Fourcassie¹

¹Centre de Recherches sur la Cognition Animale
UMR CNRS 5169, Université Paul Sabatier
118 route de Narbonne
F-31062 Toulouse cedex 4, France

²Centre d'Etudes des Phénomènes Non-linéaires et des Systèmes Complexes
Université Libre de Bruxelles, CP231
Boulevard du Triomphe
B-1050 Bruxelles, Belgium

XIV.2.1 Abstract

Amplification processes are an essential component of the collective phenomena observed in social and gregarious species. The emergence of collective behaviours is possible because an individual behaviour or tendency is amplified by the action of many other individuals. In this paper we tested the hypothesis that a weak individual thigmotactic tendency in ants can be amplified by communication through chemical trails, leading to a response to the spatial heterogeneities at the collective level. In our experiments ants had to cross a diamond-shaped bridge, offering the choice between two branches of equal length, to go from their nest to a food source. Two types of bridges were used: control bridges, without wall, and experimental bridges, equipped with a wall along the inner edge of one of their branches. On the control bridges ants collectively chose either branch of the bridge in most experiments, whereas on the experimental bridges the branch with the wall was selected almost systematically. A mathematical model is proposed to measure the amplification effect of the chemical trail on the thigmotactic tendency observed at the individual level. The model is used to assess the importance of this amplification in determining the path choice of the ants in various conditions.

Key-words: ants; Formicidae; preference; amplification; recruitment; wall-following

XIV.2.2 INTRODUCTION

Amplification processes through positive feed-back mechanisms are widespread in group-living organisms from unicellulars to human (see reviews in Deneubourg & Goss 1989; Theraulaz & Spitz 1997; Bonabeau *et al.* 1997; Detrain *et al.* 1999; Parrish, & Edelstein-Keshet 1999; Camazine *et al.* 2001; Krause & Ruxton 2002; Hemelrijk 2002; Couzin & Krause 2003). Amplification is an essential component of many self-organized collective phenomena observed in particular in social and gregarious arthropods, e.g. aggregation of individuals (Deneubourg *et al.* 1990; Saffre *et al.* 1999; Depickère *et al.* 2004; Jeanson *et al.*, *in press*; Amé *et al.* *in press*), collective defence (Franks & Partdrige 1994; Millor *et al.* 1999), synchronization of activities (Buck 1988; Cole & Trampus 1999), trail and recruitment to a food source (Pasteels *et al.* 1987; Seeley *et al.* 1991; Fitzgerald 1995) or to a new nest (Camazine *et al.* 1999; Visscher & Camazine 1999; Pratt *et al.* 2002) or the building of complex nest structures (Theraulaz *et al.* 1999). In all these phenomena collective behaviours emerge because an individual behaviour or tendency is amplified by the action of many other individuals. For example, in mass recruiting ants, the trail-laying behaviour of a forager returning to the nest loaded with food is amplified by the response of the other ants to the trail it has just laid. Due to the amplification processes, slight differences in the tendency of individual animals to display a given behaviour can lead to very different results at the collective level (Camazine *et al.* 2001). This may have important evolutionary consequences when these differences are expressed between species, because the phenotype of a species is composed as much of the behaviours of its individuals as of the collective behaviours they display or the collective artefacts they build (think of the nests of social insects for example) (Dawkins, 1999). This paper presents a case study of amplification phenomena in ants. We take the wall-following tendency as a behavioural target and investigate how differences in this tendency can translate into differences in the dynamics of recruitment and in the choice of a path to a food source.

Many species of animals present a strong tendency to follow the linear physical heterogeneities of the environment, such as walls or edges (Fraenkel & Gunn 1961; Schöne 1980). This behaviour is frequently observed in animals such as rodents or insects that move in human-built environment. Wall-following can be based on mechanical, tactile stimuli (thigmotaxis: Creed

& Miller 1990; Okada & Toh 2000; Jeanson *et al.* 2003a), but also on visual stimuli (Pratt *et al.* 2001; Collett *et al.* 2001; Graham & Collett 2002; Heusser & Wehner 2002). The attraction for walls in animals is sometimes so strong that it can lead an individual to make long detours instead of traveling the straight line to reach a given point in space (figure 1). This suggests that this behaviour has a strong adaptive value. There are several possible reasons for animals to prefer to move along walls. First, walls can be used as structural guidelines to orient and navigate in the environment (ants: Topoff & Lawson 1979; Hölldobler & Taylor 1983; Klotz & Reid 1992, 1993; Klotz *et al.* 1985, 2000; Pratt *et al.* 2001; Collett *et al.* 2001; Graham & Collett 2002; Heusser & Wehner 2002; termites: Jander & Daumer, 1974; Pitts-Singer & Forschler 2000). Second, animals are more likely to encounter anfractuosités that they can use as shelters when moving along walls than when moving on a plain surface. Walls can therefore provide protection against adverse abiotic conditions or potential predators. And third, animals often form clusters along walls because they actively search to maximize the amount of body area in contact with a solid surface (Schank & Alberts 1997; Lorenzo & Lazzari 1999).

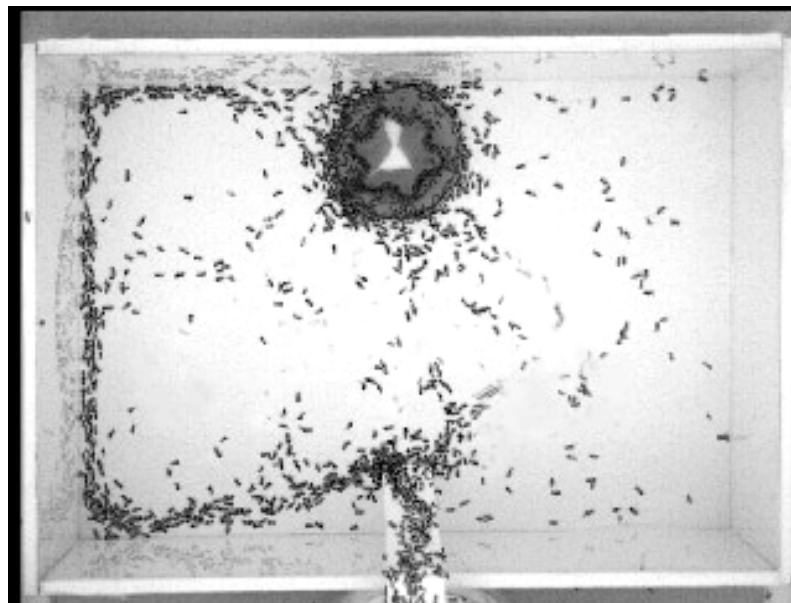


Figure 1: Illustration of the wall-following tendency in ants. A colony of the ant *Lasius niger* is given access through a bridge (bottom part of the photograph) from their nest to a food source (upper part of the photograph) placed in a 29.7 x 21.0 cm box. The photograph shows the superimposition of thirty snapshots (one snapshot every minute). Note that most ants do not use the direct path from their nest to the food source but prefer to follow the left edge of the box.

In this paper we investigate to what extent the wall-following tendency of individual workers

can influence the strategies used by a colony of ants to exploit food sources. We carried out a series of laboratory experiments with a simple experimental set-up consisting in a diamond-shaped bridge offering the choice to the ants between two branches of equal length placed between their nest and a food source. To investigate the influence of a spatial heterogeneity, we compared the recruitment dynamics and the choice of a path by the ants when tested with a bridge with or without a small wall installed along one of its branches. Based on different behaviours measured at the individual level (velocity, branch choice in absence of pheromone), we then propose a model to assess the intrinsic degree of attraction of the wall for individual ants and to quantify the amplification of the thigmotactic tendency by the chemical trail in various conditions.

XIV.2.3 MATERIAL AND METHODS

XIV.2.3.1 Species studied and rearing conditions

We used the black garden ant *Lasius niger*, a common Palaearctic species which feeds mainly on aphid honeydew. This species uses mass-recruitment through scent trails: once a forager has found an abundant source of liquid food it lays a scent trail on its way back to the nest, this trail is then used by its nestmates to localize the food (Beckers *et al* 1992b).

Fifteen queenless colonies collected in Toulouse, France, were used. Each of these colonies contained 1,000 workers and was housed in a plastic box of 100 mm diameter, the bottom of which was covered with a layer of plaster moistened by a cotton plug soaking in a water reservoir located beneath the nest. The nest box was connected to another circular plastic box (Ø: 130 mm) which was used as a foraging area and whose walls were coated with Fluon® to prevent ants from escaping. The nests were regularly moistened and the colonies were kept at room temperature (25°C) with a 12L: 12D photoperiod. Ants were supplied with water and a mixed diet of vitamin-enriched food (Bhatkhar & Withcombs 1970), as well as maggots (*Calliphora erythrocephala*) three times a week.

XIV.2.3.2 Experimental set-up and protocol

In each experiment, a colony of *L. niger* starved for 5 days was given access to a food source through a diamond-shaped bridge offering the choice to the ants at each branch fork between two branches of equal length (figure 2). The food consisted in 5 mL of a 1M sucrose solution contained in a small cavity carved in a block of paraffin wax. To prevent crowding effects, the cavity had a star-shaped form with dented edges, so that a very large number of ants had access simultaneously to the food. The whole experimental set-up was isolated from any sources of disturbance by surrounding it with white paper walls.

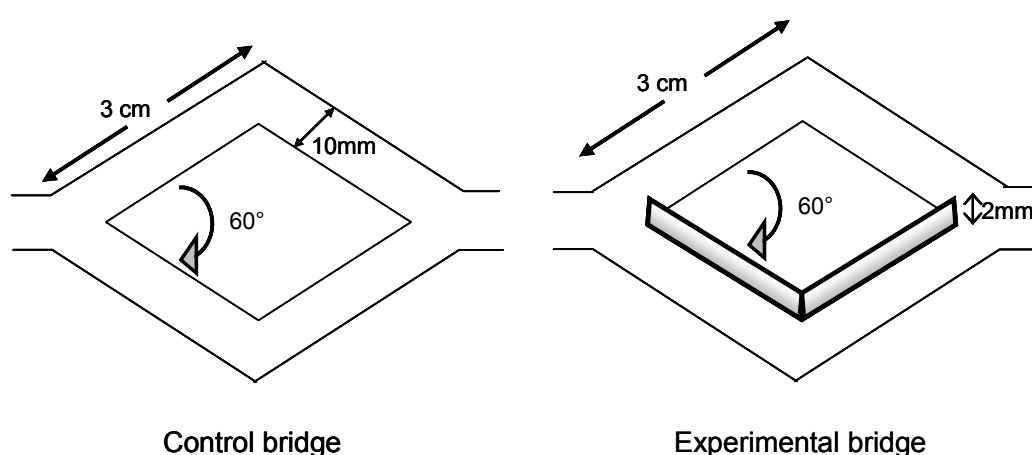


Figure 2: Bridges used in the experiments.

Experiments were performed with two kinds of bridges: a bridge with two identical branches (control bridge), and a bridge with a wall running along the whole length of one of its branches. The wall consisted in a strip of white paper ($80\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) of 2mm height (corresponding roughly to the height of a *L. niger* worker) taped along the internal edge of the branch. Fifteen experiments were achieved with the control bridge and nineteen with the experimental bridge.

XIV.2.3.3 Data collection and analysis

In all experiments the traffic on the bridge was filmed from above during 60 minutes. The data were collected both at the collective and at the individual level.

XIV.2.3.3.1 Collective level

At the collective level, the traffic on the bridge was measured by interval of one minute every three minutes during one hour. Counting began as soon as the first ant discovered the bridge and climbed on it. We measured on both branches, at one centimetre from each choice point, the flow of ants leaving the nest and that leaving the food source (figure 2). A two-way ANOVA with repeated measures on time was used to test for the effect of experimental set-up and time interval on the flow of workers. An experiment could have two kinds of outcome: either the traffic of ants was distributed symmetrically on the bridge, or most of the ants selected one branch and the traffic was asymmetric. The binomial test was used for each experiment performed to test whether a significant choice for a branch was made by the ants.

XIV.2.3.3.2 The model

The model we used describes the evolution of the concentration of trail pheromone and, as a consequence, the traffic of ants over each trail. It has already been successfully applied to different types of binary (Goss *et al.* 1989; Beckers *et al.* 1992a, 1993; Dussutour *et al.* 2004) choice experiments.

The model assumes that the flow of ants has reached an equilibrium, i.e. that the flow is equal in both directions. This occurs in a matter of minutes in the experiments. In this model ants are faced with three types of decisions: i) staying or leaving the nest, ii) choosing one of the branches of the bridge, iii) laying a trail or not. The first decision is based on the probability p (s^{-1}) to leave the nest or the food source per unit time. It is set to the value of the flux measured in the experiments. The second decision is the choice of a branch; an ant arriving at a branch fork on the bridge chooses branch 1 or 2 with probabilities P_{1j} and P_{2j} , depending on the trail pheromone concentration C_1 and C_2 at the choice point j ($j=1, 2$):

$$P_{1j} = \frac{(k_1 + C_{1j})^n}{(k_1 + C_{1j})^n + (k_2 + C_{2j})^n} = 1 - P_{2j} \quad (1)$$

or, without pheromone on the branches:

$$P_{1j} = \frac{k_1^n}{k_1^n + k_2^n} = 1 - P_{2j} \quad (2)$$

Equation (1) is a simple choice function, which quantifies the way an ant makes its decision at a choice point, depending on the values of C_{ij} , the concentration of the pheromone on each branch (Goss *et al.* 1989; Beckers *et al.* 1992a).

The parameter n determines the degree of nonlinearity of the choice: a high value of n means that if the amount of pheromone is slightly higher on one branch, the next ant that arrives at the branch fork will have a very high probability of choosing it. k_i corresponds to the intrinsic degree of attraction of the unmarked branch i .

Based on a previous study with a similar set-up (two identical branches without wall), in which a relationship was established between the proportion of ants choosing a branch and the frequency of their trail deposition, Beckers *et al.* (1992a) fitted equation (1) for *Lasius niger* with $n=2$ and $k_1=k_2=6$. If a branch is characterized by a high degree of attraction, its k will thus be greater than 6.

Note that equation (1) can be generalized for s possible paths:

$$P_{ij} = \frac{(k_i + C_{ij})^n}{\sum_{l=1}^s (k_l + C_{lj})^n} \quad i = 1, \dots, s \quad j = 1, 2 \quad (3)$$

We performed Monte Carlo simulations based on the following rules. At time $t = 0$, the pheromone concentration over each trail is fixed to zero. When ants are offered a sucrose solution (as in our experiments), the model considers that each ant walking on the bridge deposits a quantity q of pheromone immediately after entering the branch, and another quantity q , t seconds later (corresponding to the average time to cross a branch), just before reaching the second choice point at the end of the branch. Moreover, at each second, a quantity νC_{ij} ($i=1, 2$;

$j=1, 2$) evaporates. The evaporation constant υ is equal to the inverse of the mean-life time of the trail pheromone, i.e. $1/2400 \text{ sec}^{-1}$ (Beckers *et al.* 1992a, Detrain *et al.* 2001).

The probabilities represented by equation (1) are updated at each simulation step (each second) according to the actual pheromone concentrations and the process is repeated for an hour, corresponding to the duration of the experiment. For every simulation, we calculated the fraction of traffic using the branch with the wall. The simulations were run for 1,000 realizations and the results observed in the simulations were then qualitatively compared to those observed in the experiments.

XIV.2.3.3.3 Individual level

Two behaviours were measured at the individual level: the duration of travel on a branch and the intrinsic attractivity of the wall.

XIV.2.3.3.3.1 Travel duration

Goss *et al.* (1989) have shown through a mathematical model that a small difference in the time taken to cross a branch is enough to generate the selection of the shorter of two branches of unequal length. Although the bridges we used in our experiments had two branches of equal length, ants may travel more rapidly on the branch equipped with a wall than on the other branch because they could use the wall as an orientation guideline. If this were the case, the branch equipped with a wall would be systematically selected.

In order to test this hypothesis we measured the average time taken for a sample of ants to travel the whole length of a branch without interactions (so that its course was not impeded by other ants) at three different periods of times during the experiments: at 0 min (before a chemical trail was laid), at 15 min (when the recruitment reaches a peak) and at 60 min (end of the experiment). Because there were not enough ants travelling on the branch without wall on the experimental bridge, we compared the travel duration of the ants walking on the branch with the wall on the experimental bridge to that of the ants walking on the branches without wall of the control bridge. For the control bridge, we chose an experiment characterized by the selection of one branch, and for

the experimental bridge we chose an experiment characterized by the selection of the branch with the wall. For both bridges we considered only the ants walking on the branch that was eventually selected and we computed a three-way ANOVA to test for the effect of the bridge (control vs. experimental), direction of travel (nestbound vs. outbound) and the time since the beginning of the experiments (0, 15 or 60 min) on the travel duration.

XIV.2.3.3.2 Intrinsic degree of attraction of the branch with the wall

To test the attractivity of the wall for the ants, we followed all ants leaving the nest during the first three minutes of the experiments, in absence of chemical trail, and we noted which branch they selected first. During this period of time we can reliably assume that there was no chemical trail that could influence the choice of the ants because i) in *L. niger* trail laying behaviour is observed only in individuals that have been in contact with the food (Beckers *et al.* 1992b) and ii) Mailleux *et al.* (2003) have shown that ants spend more or less three minutes at the food source before returning to their nest. Therefore, it can be assumed that no ants had yet return to the nest within the time window we chose for our observations.

To investigate whether the attractivity of the branch with wall could correspond to a thigmotactic tendency, we analysed the behaviour of the first fifty outbound and nestbound ants towards the wall and the other edge of the bridge at three periods of times during the experiments: 0 min, 15 min, and 60 min. First, we counted the number of ants contacting the wall at the branch fork before selecting a branch. And second, we measured the frequency of contacts with either edge of a branch along its whole length. A contact was considered to occur each time any parts of the ant's body came in contact with the edge. These behaviours were measured from the videotapes of the two experiments that were used in the analysis of the travel duration. We used a four-way ANOVA to test for the effect of the bridge (control vs. experimental), the direction of travel (nestbound vs. outbound), the presence of a wall (edge with vs. without a wall) and the time of the experiments (0, 15, 60 min). Since the number of contacts with either edge of the branch was measured on each ant followed, the edge factor was treated as a repeated measure.

All statistical tests were conducted with SPSS for Windows (v. 10, SPSS Inc. Chicago, U.S.A). All means in the text are given $\pm$ s.e. The probabilities given in the text are always two-tailed.

XIV.2.4 RESULTS

XIV.2.4.1 Collective level

The recruitment dynamics and the traffic volumes were comparable on the control and experimental bridge (figure 3, two-way ANOVA with repeated measures on time interval: experimental set-up effect: $F_{1,32} = 0.003$, $p = 0.955$, interaction time x experimental set-up: $F_{19,32} = 0.003$, $p = 0.841$) and were typical of a trail-recruitment process (Pasteels *et al.* 1987). The flux reaches a peak ten minutes after the beginning of the experiments (time effect: $F_{19,32} = 9.946$ $p < 0.001$). The similarity in the recruitment dynamics suggests that the trail-laying frequency did not depend on the experimental set-up.

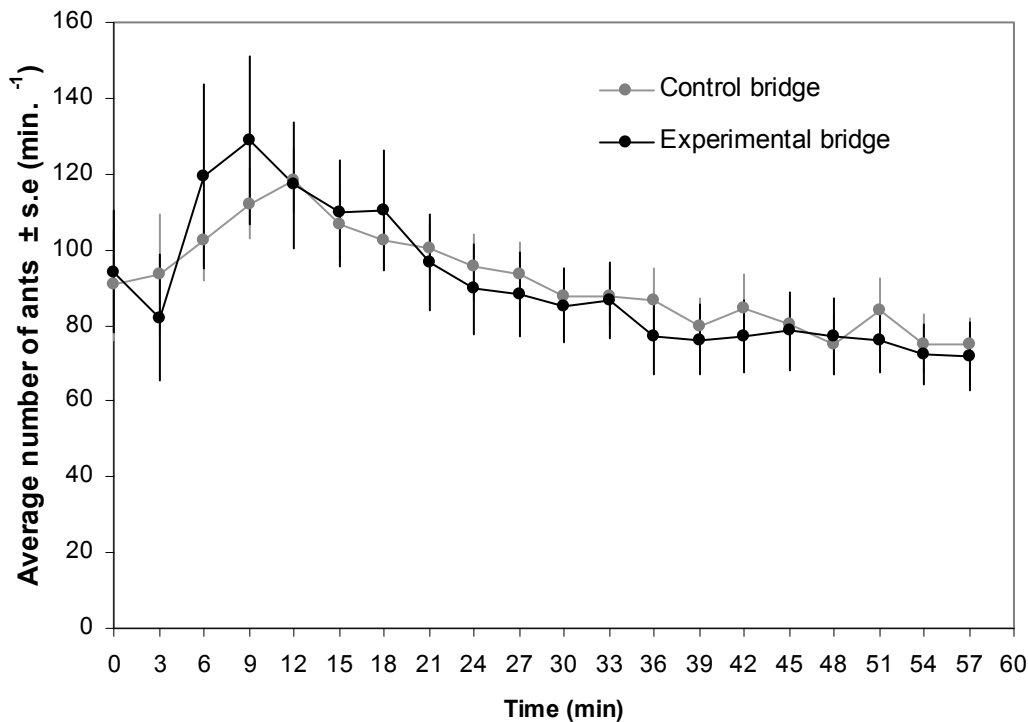


Figure 3: Average number of ants per minute crossing the two branches of the bridge in both directions every three minutes, on the control and experimental bridge. $n = 15$ experiments for the control bridge and $n = 19$ experiments for the experimental bridge.

On the control bridge, we found that, after one hour, most ants travelled on only one branch in 14 out of 15 experiments (figure 4a). The left branch was selected as often as the right one, indicating that no environmental bias interfered with the ants' choice. When a wall was

present, most experiments led to an asymmetrical traffic on the bridge (figure 4b). In 16 out of 19 experiments the ants showed a clear preference for the branch with the wall (binomial test: $p < 0.05$ in all cases) and the number of experiments in which ants significantly chose the branch with the wall was significantly different from random (χ^2 goodness-of-fit: $\chi^2 = 8.895$, d.f.=1, $p = 0.003$).

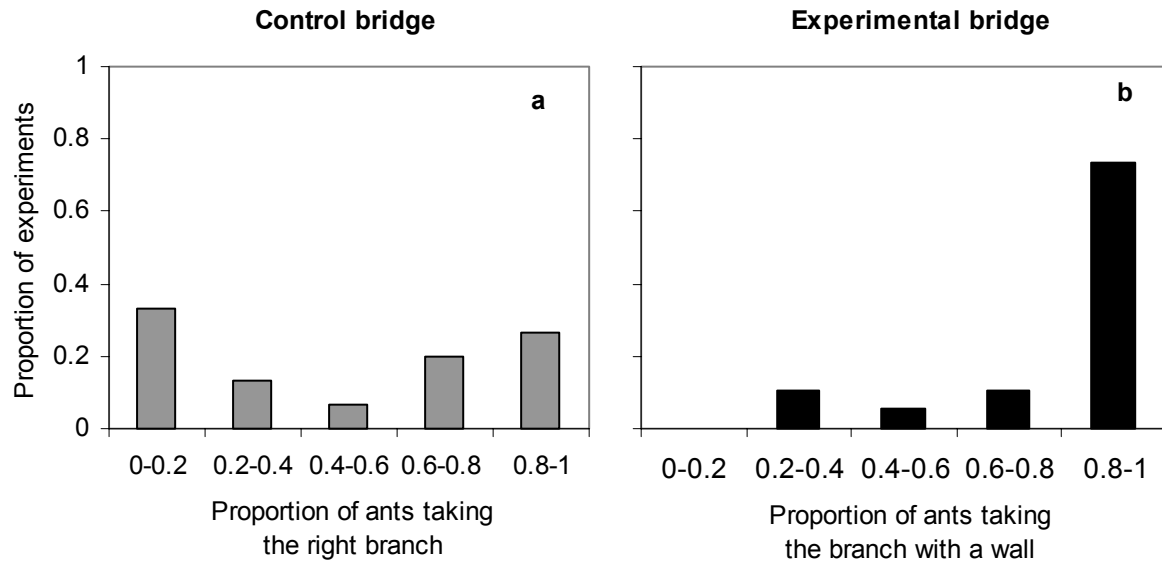


Figure 4 : Experimental frequency distribution of the proportion of ants taking (a) the right branch of the control bridge ($n = 15$) and (b) the branch of the experimental bridge equipped with a wall, one hour after the beginning of the experiment. ($n = 19$).

XIV.2.4.2 Individual level

XIV.2.4.2.1 Travel duration

There were no significant differences in the time required to cross a branch between the control and experimental bridge, and between the outbound and nestbound direction (figure 5 and Table 1: three-way ANOVA on log-transformed data: $p = 0.062$ and $p = 0.723$ for experimental set-up and direction effect respectively). Therefore, the selection of the branch with the wall was not a consequence of a difference in travel time. In addition, the travel time measured at the beginning of the experiment was higher than that measured after 15 minutes, at the peak of recruitment, or at the end of the experiment (figure 5 and Table 1: time effect: $p = 0.001$). This decrease could be due to the absence of chemical trail guiding the ants at the beginning of the experiment.

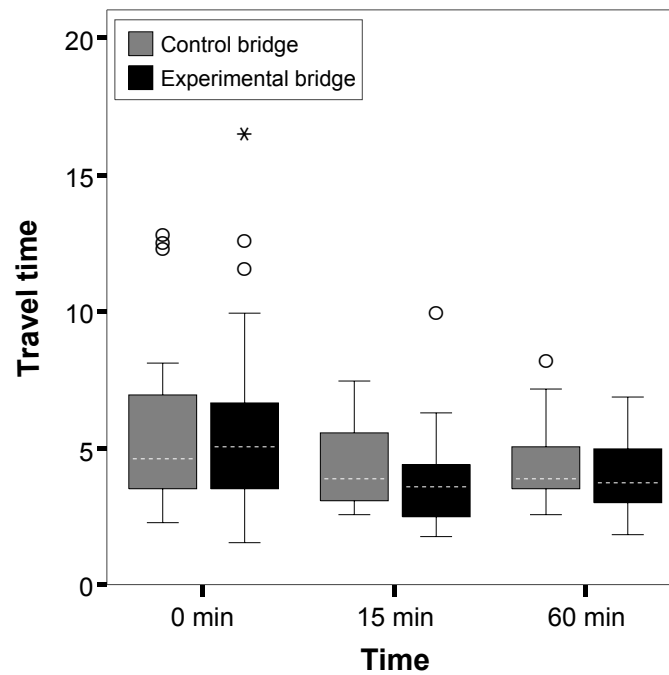


Figure 5. Distribution of the times required to cross a branch as a function of the type of experimental set-up and the time since the beginning of the experiments. The dotted lines within the boxes represents the median, the lower and upper boundaries of the boxes represent respectively the 25th and 75th percentiles, while the whiskers extend to smallest and largest values within 1.5 box lengths. The open circles and the asterisks represent the outliers. Range of the sample size: 22-45 ants.

Source of variation	Mean squares	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Time	0.222	2	7.62	0.001
Experimental set-up	0.103	1	3.53	0.062
Direction	0.003	1	0.13	0.723
Experimental set-up x Direction	0.014	1	0.49	0.486
Experimental set-up x Time	0.024	2	0.84	0.436
Direction x Time	0.070	2	2.40	0.094
Experimental set-up x Direction x Time	0.035	2	1.21	0.299

(The data were log-transformed to comply with the assumption of normality.)

Table 1: Results of a three-way ANOVA to test for the effect of the experimental set-up (control bridge vs. experimental bridge), the direction of travel (inbound vs. outbound), and the time of the experiments at which the measures were done (0, 15, 60 min) on the duration of travel

XIV.2.4.2.2 Intrinsic degree of attraction of the branch with the wall

In absence of wall, ants chose both branches equally during the first three minutes of the experiments (the Binomial test was non-significant in all experiments). When a wall was present on the other hand, ants chose a branch in 15 out of 19 experiments, and in 14 out of those 15 experiments, the branch chosen was the one equipped with a wall. A significant preference for the branch equipped with a wall was thus already expressed by the ants during the first three minutes of the experiments, in absence of a recruitment trail.

To determine the intrinsic degree of attraction of the branch with the wall, we computed the value of k for which our model yielded approximately the same proportion of ants choosing the branch with the wall as that observed during the first three minutes of the experiments, i.e. 0.66 ± 0.03 . Applying equation (2) with k_I representing the intrinsic degree of attraction of the branch with the wall, we obtain:

$$P_1 = 0.66 = \frac{k_1^2}{k_1^2 + 6^2} \quad (4)$$

which yields a value $k_I \approx 8.5$.

To test the hypothesis that a small individual preference for the branch with the wall is sufficient to explain the collective choice we observed in our experiments, we performed Monte-Carlo simulations with the values measured in our experiments assigned to the parameters of our model.

Assuming the two branches are equally attractive, i.e. $k_I=k_2=6$, the situation corresponding to the control bridge, most simulations ended with the selection of one branch, either the left or the right (figure 6a). However, when we assigned the value $k_I=8.5$ to the branch with the wall, most of the simulations ended with the selection of the branch with the wall (figure 6b). The results of the simulations are comparable to that of the experiments (compare figure 4 to figure 6), confirming that a difference in the intrinsic degree of attraction of the branch is sufficient to determine the choice of the branch with the wall observed in our experiments.

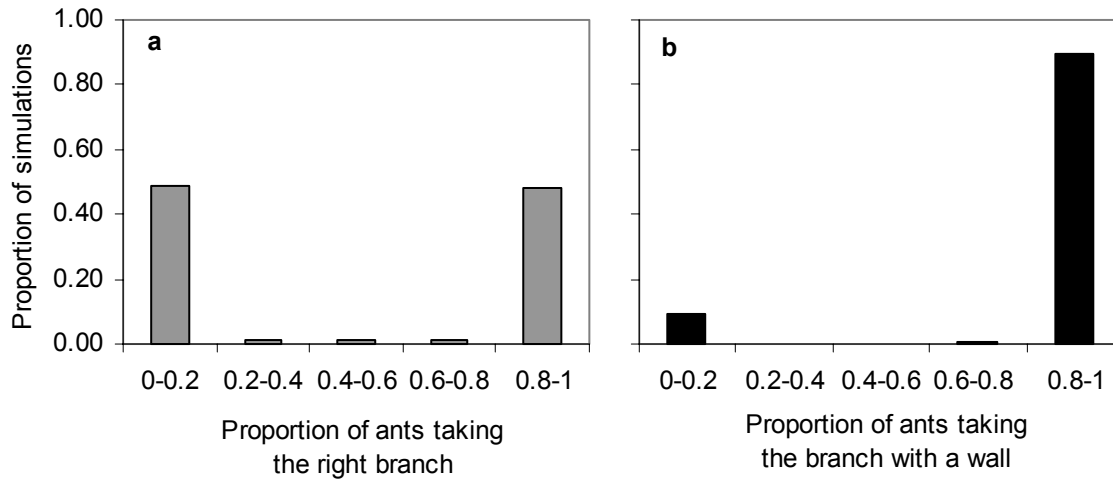


Figure 6. Results of the Monte Carlo simulations for different intrinsic degrees of attraction of the branches. (a) $k_1=k_2=6$ (b) $k_1=8.5$ and $k_2=6$, where k_1 is the intrinsic degree of attraction of the branch equipped with a wall. The simulations are averaged over 1,000 runs.

Exploration of the model with increasing values of k_1 shows that the value of k_1 we observed is in the range of values for which the amplification of the thigmotactic tendency by the chemical trail is maximum (figure 7a). If the intrinsic degree of attraction were too strong, most ants would choose the branch with the wall right from the beginning of the experiment, and the chemical trail would play only a small role in the collective choice. If it were too weak on the other hand, the amplification of the individual preference by the recruitment process would be small and the collective choice would be almost entirely determined by the chemical trail.

The model also shows that the effect of the amplification of the intrinsic preference by the chemical trail is more pronounced when the number of possible paths increases: the higher the number of possible paths, the stronger the effect of the amplification by the chemical trail (figure 7bc). Moreover, for a given number of possible paths one can always find a value of k_1 for which the effect of the amplification is maximum and this value increases with the number of possible paths. For example, for ten paths, when $k=11$ the amplification by the chemical trail is responsible of a 60% increase in the choice of the branch with the wall (figure 7c).

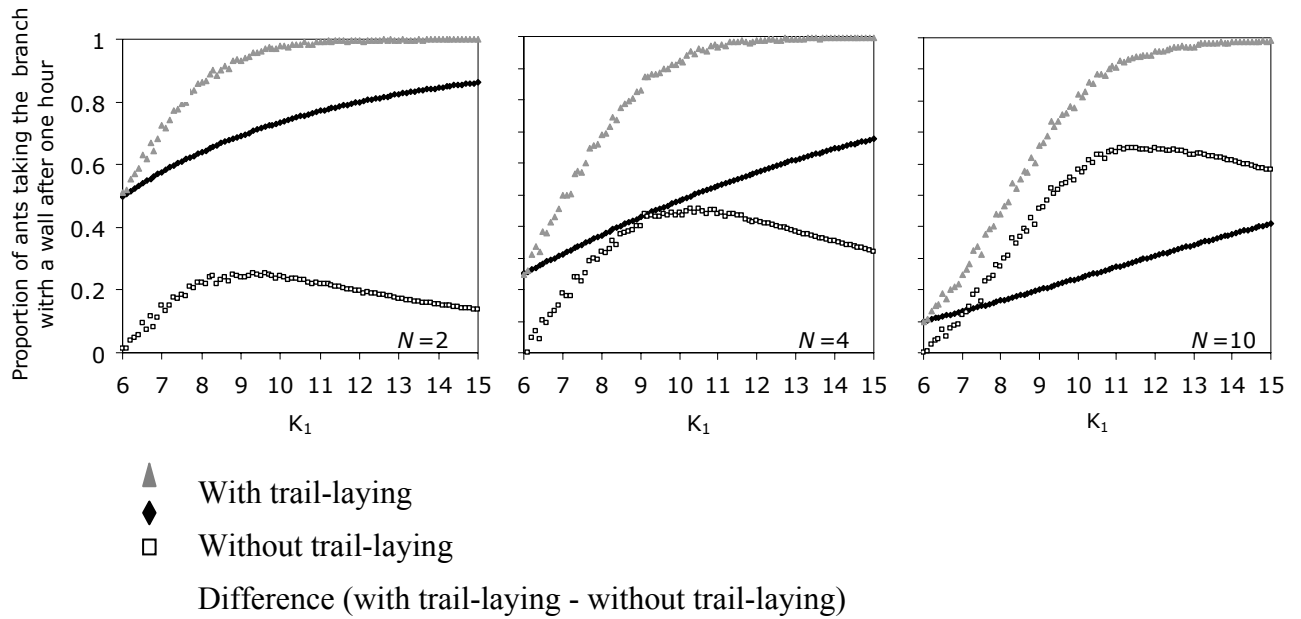


Figure 7. Proportion of ants selecting the branch equipped with a wall after one hour as a function of the intrinsic degree of attraction k_l of the branch equipped with a wall, in presence or absence of trail laying behaviour. The difference between the proportions predicted by the model in the two conditions is also represented. N corresponds to the number of possible paths (a) $N=2$, (b) $N=4$ and (c) $N=10$. Each data point corresponds to the mean of 1,000 simulations. The vertical dotted line shows the value of k_l observed in our experiments for the branch with the wall.

Three kinds of evidences show that the attraction for the branch with the wall is based on a strong thigmotactic behaviour. First, a lot of ants contacted the wall at the branch fork before selecting a branch. The overall proportion of ants contacting the wall before entering a branch was equal to 0.44 and was not significantly different for the three times of the experiment ($\chi^2=0.80$, d.f.=2, $p=0.669$ and $\chi^2=4.66$, d.f.=2, $p=0.097$, for outbound and nestbound ants, respectively) and for the two directions of travel ($\chi^2=3.26$, d.f.=1, $p=0.071$, values pooled for the three times of the experiment). Ninety-nine percent of the ants (253 out of 256) that contacted the wall at the branch fork eventually selected the branch with the wall. Second, ants contacted significantly less the edges of the branch on the control bridge than on the experimental bridge (figure 8 and Table 2: experimental set-up effect: $p<0.001$). Moreover, whatever the experimental set-up, the two edges of the branch were not equally contacted (Table 2: edge effect, $p<0.001$). These effects were mainly due to the fact that, on the experimental bridge, ants contacted significantly more the edge equipped with a wall than the edge without wall (figure 8a and Table 2: interaction experimental set-up x edge effect:

$p < 0.001$). On the control bridge, both edges were equally contacted. Figure 8 also shows that ants had significantly more contact with the edges at the beginning than at the end of the experiment (Table 2: time effect: $p = 0.001$), suggesting that the importance of the wall as a guideline slowly decreases with time as the chemical trail is reinforced.

Source of variation	Mean squares	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Between ants				
Experimental set-up	580.58	1	152.92	0.001
Direction	2.54	1	0.67	0.413
Time	25.62	2	6.75	0.001
Experimental set-up x Direction	5.43	1	1.43	0.232
Experimental set-up x Time	4.52	2	1.19	0.304
Direction x Time	4.01	2	1.06	0.348
Experimental set-up x Direction x Time	6.51	2	1.72	0.181
Within ants				
Edge	525.77	1	78.73	0.001
Edge x Exp. set-up	698.36	1	104.58	0.001
Edge x Direction	17.36	1	2.60	0.098
Edge x Time	20.47	2	3.07	0.048
Edge x Time x Direction	5.39	2	0.81	0.446
Edge x Exp. set-up x Time	11.63	2	1.74	0.176
Edge x Exp. set-up x Direction	13.75	1	2.05	0.152
Edge x Exp. set-up x Direction x Time	12.10	2	1.81	0.164

(Since the number of contacts with either edge of the branch was counted on each ant that was followed, this factor was treated as a repeated measure.)

Table 2: Results of a four-way ANOVA to test for the effect of the experimental set-up (control vs. experimental bridge), the direction of travel (inbound vs. outbound), the edge of the branch (inner vs. outer) and the time of the experiments at which the measures were done (0, 15, 60 min) on the number of times individual ants contacted either edge of the branch.

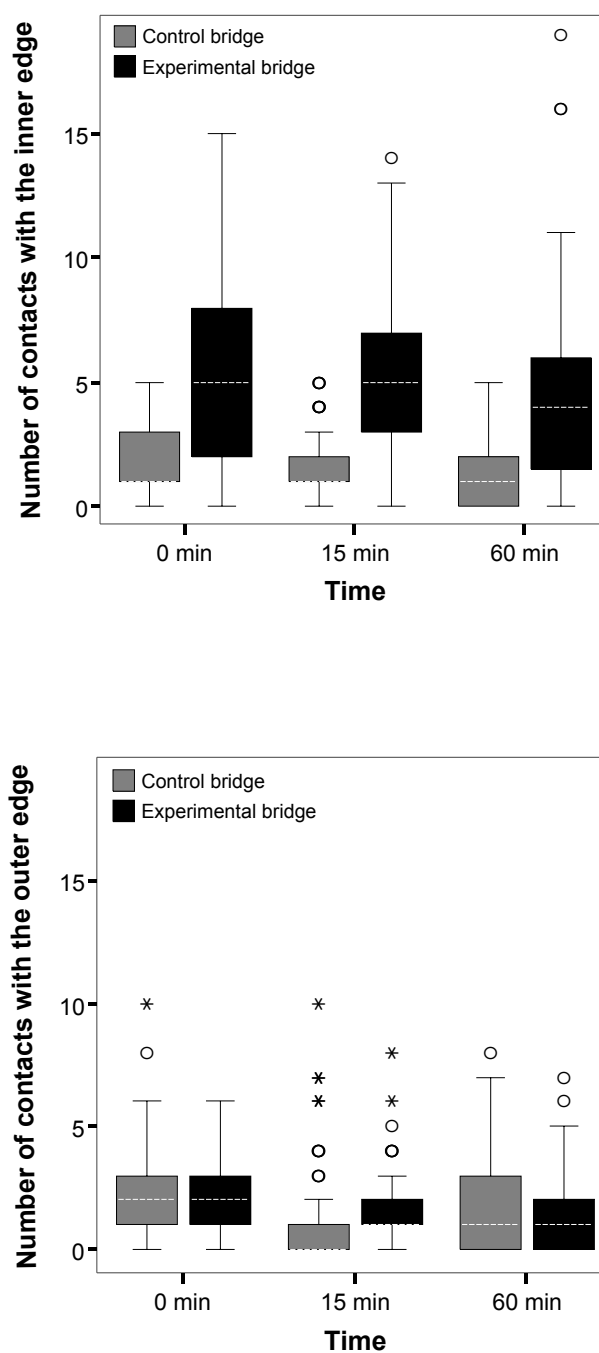


Figure 8. Distribution of the number of contacts with (a) the inner and (b) the outer edge of the selected branch as a function of the experimental set-up and the time since the beginning of the experiments. Range of the sample size: 63-95 ants. See Fig. 5 for a description of the box-and-whiskers plots.

XIV.2.5 DISCUSSION

Our experiments clearly show that a small environmental heterogeneity can strongly influence path choice in *Lasius niger* and, consequently, the geometry of recruitment trails: when given the choice between a branch with a wall and a branch without wall, ants selected the branch with a wall in 16 out of 19 experiments. On the other hand, in accordance with previous studies (Goss *et al.* 1989; Beckers *et al.* 1992a; Dussutour *et al.* 2004), in absence of heterogeneity, either branch was equally selected.

Two types of hypothesis can be proposed to account for the almost systematic choice of the ants for the branch equipped with the wall. The first type of hypothesis is based on a modification of the trail signal or on a modification of the amplification process in the presence of a wall, whereas the second type of hypothesis is based on an intrinsic preference of individual ants for the wall.

The first hypothesis relies on a modulation of the trail-laying behaviour of the ants: for some reasons, ants could have a higher propensity to deposit trail pheromone when walking near a wall than when walking on a plain area. This could be checked by quantifying the trail-laying behaviour of the ants (see method in e.g., Portha *et al.*, 2002). However, two experimental results show that this hypothesis is not sufficient to explain the ant choice. First, the preference for the branch with the wall in our experiments appeared during the first three minutes of the experiment, in absence of chemical trail. Second, the dynamics of recruitment was the same on a branch with a wall as on a branch without wall. If ants were to trail-lay more frequently near the wall, then one would expect the peak of recruitment to be higher and to occur sooner when the branch with the wall was selected, which was not the case in our experiments (figure 3).

One could also hypothesize that the efficiency of the trail signal could be increased in the presence of the wall. The atmospheric conditions near the wall could be slightly different than on a plain area, inducing some modifications in the properties of the trail signal. For example, if the trail near the wall were to evaporate less rapidly because of a slightly cooler temperature, it

would be amplified faster than the trail on the branch without wall. The properties of the trail could thus be modified by the properties of the environment and this in turn could affect the dynamics of information transfer and the choice of a path. This effect would be comparable to that observed when chemical trails are laid on different types of substrate: ants behave in the same way when walking on different substrate but the properties of the substrate affect the properties of the trail signal (evaporation and adsorption rate), which in return modifies the recruitment dynamics (Wilson 1962, Detrain *et al* 2001; Jeanson *et al.* 2003b). Unfortunately, we have no way to know to what extent the atmospheric conditions near the wall are modified. However, the same reasoning we used to disprove the modification of the trail-laying behaviour still holds in this case: this hypothesis is not sufficient to explain neither the preference for the branch with the wall in absence of chemical trail, nor the fact that the dynamics of recruitment is identical on a branch equipped or not with a wall.

The choice of the branch with the wall at the colony level in our experiments could result from a slight reduction in the travel time (Goss *et al.* 1989). Ants, as other insects, can use the linear heterogeneities of the environment as guidelines to orient on their foraging area (Klotz *et al.*, 2000), and this could result in a decreased travel time on the branch with the wall. Our analyses show however that the travel time of individual ants was not significantly affected by the presence of a wall (Table 1). Moreover, whether ants walk on a branch with or without a wall, the travel time decreases gradually over time. This may be explained either by an increase in ant velocity due to the arousal properties of the trail pheromone or, most likely, to its use as an additional guideline.

Finally, the only alternative left to explain the selection of the branch with the wall could be related to the intrinsic attractivity of the wall for individual ants. Our results strongly suggest that this was indeed the case. First, in absence of trails during the first three minutes of the experiments, ants chose the branch with the wall in 14 out of the 15 experiments in which a significant preference for a branch was expressed at the colony level. Second, all ants that contacted the wall at the branch fork proceeded on the branch with the wall, showing that the wall was indeed very attractive. And third, while walking on the branch with the wall ants contacted significantly more the edge with the wall than the edge without wall, showing that they displayed an active and not just a passive thigmotaxis (Creed & Miller 1990).

The hypothesis that an intrinsic preference for the branch with the wall could be at the origin of the collective choice of the ants is further supported by our model of branch choice. This model is the same as that used in previous studies in ants with similar experimental set-ups (Goss *et al.* 1989; Beckers *et al.* 1992a, 1993; Detrain *et al.* 2001; Dussutour *et al.* 2004), except that a difference in the intrinsic preference of the two branches, represented by the parameter k in equation (1), was introduced. The results of our simulations show that a 40% difference in the value of k_I between the two branches was enough to generate the choice we observed in our experiments. At the beginning of the experiment, in absence of chemical trail, the choice of most ants is determined by their thigmotactic tendency: about 65% of the workers selected the branch with the wall. As the recruitment proceeds, the intrinsic preference for the branch with the wall is amplified by the chemical trail and after one hour, 85% of the traffic is concentrated on this branch. The amplification by the chemical trail is thus responsible of a 20% increase in the choice of the branch with the wall.

In our experiments we show that the effect of an individual preference (a thigmotactic tendency) can be considerably amplified by the interactions between individuals through olfactory cues (the trail pheromone), leading to the collective choice of a path along a wall by the ants. A similar process may be at work in aggregation phenomena in a lot of insects. For example, when workers of various species of ants are placed in an arena illuminated by a dim red light they tend to rapidly cluster along its edge (Depickère, 2003; Depickère *et al.*, 2004). The location of the cluster is determined by the thigmotactic tendency of individual workers, while its stability is ensured by the fact that the probability for a worker to leave a cluster is inversely related to its size. The cohesive forces of the cluster thus act as a mechanism amplifying the individual preference of the workers for the wall. The same kind of explanation can be provided to account for the formation of clusters in the German cockroach *Blattella germanica* (Jeanson *et al.*, *in press*). Similar mechanisms could also probably explain the aggregation in natural cavities or crevices observed in various species of animals, e.g. in the Heteroptera *Dysdercus cingulatus* (Farine et Lobreau 1984), the sandy beach isopod (Odendaal *et al.* 1999) or the spiny lobsters (Childress & Herrnkind 2001). Note that any kind of spatial heterogeneity can be the basis of an individual preference. For example, in the German cockroach *Blattella germanica* the preference of individuals for high humidity values may determine the location of the aggregates in patches of high humidity (Dambach & Goehlen

1999). Similarly, slight differences in habitat preference between sexes in ungulates can be amplified by social attraction and may be a possible explanation of the sexual segregation observed in many species (Bon *et al.*, *in press*).

Our study has also some methodological consequences as it allows to identify a common pitfall in experiments measuring preferences in animals displaying behaviours liable to amplification (recruitment, aggregation, imitation, allelomimetism...). In a lot of experiments (see e.g. microhabitat preference in microgastropods: Olabarria *et al.*, 2002; roost temperature preference in bats: Kerth *et al.*, 2001; choice of a shelter as a function of temperature and humidity in *Triatoma*: Lorenzo *et al.*, 1999,) individuals are tested in group and the effect of amplifying mechanisms through the exchange of chemical, visual or acoustic signals between individuals is often ignored. As a consequence, the preferences measured are probably overestimated. Conversely, the role of individual preference is probably neglected in a lot of experiments investigating the collective choice at the group level in a lot of animal species.

In conclusion, this is the first model of amplification of an individual preference for an environmental factor through group interaction. As such, it provides a baseline model for further research on individual preference in gregarious animals. Our results suggest that searching for simple individual preference may be a promising strategy and an important step for a full understanding of the origin of complex group behaviours. Our study also suggests that common preferences between individuals may have played an important role in the evolution of social life by increasing the likelihood for individuals to interact and thereby promoting cooperation.

Acknowledgements: We thank R. Bon, J. Gautrais, R. Jeanson and C. Jost for their comments on the manuscript. A.D. was supported by a doctoral grant and a mobility fellowship (“bourse de co-tutelle Belgique-France”) from the French Ministry of Scientific Research. J.L.D. is a research associate from the Belgian National Funds for Scientific Research.

XIV.2.6 REFERENCES

- Amé, J.M., Rivault, C. & Deneubourg, J-L. (*in press*) Cockroach aggregation based on strain odour recognition. *Animal Behaviour*.
- Beckers, R., Deneubourg, J-L. & Goss, S. 1992a Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J. theor. Biol.* **159**, 397-515.
- Beckers, R., Deneubourg, J-L. & Goss S 1992b Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Insectes Soc.* **39**, 59-72.
- Beckers, R., Deneubourg, J-L. & Goss, S. 1993 Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *J. Insect Behav.* **6**, 751-759.
- Bhatkar, A. & Whitcomb, W.H. 1970 Artificial diet for rearing various species of ants. *Fla. Entomol.* **53**, 229-232.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J-L., Aron, S. & Camazine, S. 1997 Self-organization in social insects. *Trends Ecol. Evol.* **12**, 188-193.
- Bon, R., Deneubourg, J-L., Gerard, J-F. & Michelena, P. (*in press*) Sexual segregation in ungulates: from individual mechanisms to collective patterns. In: *Sexual Segregation in Vertebrates* (eds K. Ruckstuhl & P. Neuhaus). Cambridge: Cambridge University Press.
- Buck, J. 1988 Synchronous Rhythmic Flashing of Fireflies. II. *Quart. Rev. Biol.* **63**, 265-286.
- Camazine, S., Visscher, P.K., Finley, J. & Vetter, R.S. 1999 House-hunting by honey bee swarms: collective decisions and individual behaviours. *Insectes Soc.* **46**, 348-360.
- Camazine, S., Deneubourg, J-L., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. 2001 *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- Childress, M.J. & Herrnkind, W.F.U. 2001 The guide effect influence on the gregariousness of juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim. Behav.* **62**, 465-472.
- Cole, B.J. & Trampus, F.I. 1999 Activity cycles in ant colonies: worker interactions and decentralized control. In: *Information Processing in Social Insects*. (ed. by C. Detrain, J-L. Deneubourg, & J.M. Pasteels). Basel: Birkhäuser.
- Collett, T.S., Collett, M. & Wehner, R. 2001 The guidance of desert ants by extended landmarks. *J. Exp. Biol.* **204**, 1635-1639.
- Couzin, I.D. & Krause, J. 2003 Self-organization and collective behavior in vertebrates *Advances in the Study of Behaviour* **32**, 1-75.
- Creed, R.P. & Miller, J.R. 1990 Interpreting animal wall-following behavior. *Experientia* **46**, 758-761.
- Dambach, M. & Goehlen, B. 1999 Aggregation density and longevity correlate with humidity in first-instar nymphs of the cockroach (*Blattella germanica* L., Dictyoptera). *J. Insect Physiol.* **45**, 3-429.
- Dawkins, R. 1999 *The extended phenotype*. Oxford: Oxford University press.

- Deneubourg, J.-L. & Goss, S. 1989 Collective patterns and decision-making. *Ethol. Ecol. Evol.* **11**, 295-311.
- Deneubourg, J.-L., Gregoire, J.C. & Le Fort, E. 1990 Kinetics of the larval gregarious behaviour in the dark beetle, *Dendroctonus micans*. *J. Insect Behav.* **3**, 169-182.
- Depickère, S. 2003 Etude des dynamiques et des mécanismes de l'agrégation dans les sociétés de fourmis, en particulier chez *Lasius niger*. Thèse de doctorat de l'Université Paris XIII.
- Depickère, S., Fresneau, D. & Deneubourg, J.-L. 2004 Dynamics of aggregation in *Lasius niger* influence of polyethism. *Insectes Soc.* **51**, 1-90
- Detrain, C., Deneubourg, J.-L. & Pasteels, J.M. 1999 *Information Processing in Social Insects.*, Basel: Birkhäuser.
- Detrain, C., Natan, C. & Deneubourg, J.-L. 2001 The influence of the physical environment on the self-organised patterns of ants. *Naturwissenschaften* **88**, 1-174.
- Dorigo, M. & Stützle, T. 2004 *Ant colony optimization*. Cambridge, MA: MIT Press
- Dussutour, A. Fourcassié, V., Helbing, D. & Deneubourg, J.-L. 2004 Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. *Nature* **428**, 70-73.
- Farine, J.-P. & Lobreau, J.-P. 1984 Le grégarisme chez *Dysdercus cingulatus* Fabr. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) : nouvelle méthode d'interprétation statistique. *Insectes Soc.* **31**, 277-290.
- Fitzgerald, T.D. 1995 *The Tent Caterpillars*. Ithaca: Cornell University Press.
- Fraenkel, G. & Gunn, D.L. 1961 *The Orientation of Animals*. New York: Dover Publications.
- Franks, N. R. & Partridge, L.W. 1994 Lanchester's theory of combat, self-organization, and the evolution of army ants and cellular societies. In: *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology* (ed. L A Real), pp 390-408. Chicago: University of Chicago Press.
- Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J.-L. & Pasteels, J.M. 1989 Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften* **76**, 579-581.
- Graham, P. & Collett, T.S. 2002 View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *J. Exp. Biol.* **205**, 2499-2509.
- Hemelrijk, C. K. 2002 Understanding social behaviour with the help of complexity science. *Ethology* **108**, 655-671.
- Heusser, D. & Wehner, R. 2002 The visual centring response in desert ant, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.* **205**, 585-590.
- Hölldobler, B. & Taylor, R.W. 1983 A behavioural study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insect. Soc.* **30**, 384-401.
- Jander, R. & Daumer, K. 1974 Guide-line and gravity orientation of blind termites foraging in the open (Termitidae: Macrotermes, Hospitalitermes). *Insect. Soc.* **21**, 45-69.
- Jeanson, R., Blanco, S., Fournier, R., Deneubourg, J.-L., Fourcassié, V. & Theraulaz, G. 2003a A model of animal movements in a bounded space. *J. Theor. Biol.* **225**, 443-451.

Jeanson, R., Ratnieks, F.L.W. & Deneubourg, J-L. 2003b Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*. *Physiol. Entomol.* **28**, 192-198.

Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J-L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C. & Theraulaz, G. (*in press*) Self-organized aggregation in cockroaches *Anim. Behav.*

Kerth, G, Weissmann, K. & König, B. 2001 Day roost selection in female Bechstein' bats (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia* **126**, 1-9.

Klotz, J.H., Cole, S.L. & Kuhns, H.R. 1985 Crest-line orientation in *Camponotus pennsylvanicus* (Degeer). *Insect. Soc.* **32**, 305-313.

Klotz, J.H., Reid, B. & Hamilton, J. 2000 Locomotory efficiency in ants using structural guidelines (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **35**, 79-88.

Klotz, J.H. & Reid, B.L. 1992 The use of spatial cues for structural guideline orientation in *Tapinoma sessile* and *Camponotus pennsylvanicus* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* **5**, 71-82.

Klotz, J.H. & Reid, B.L. 1993 Nocturnal orientation in the black carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer) (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* **40**, 95-106.

Krause, J. & Ruxton, G.D. 2002 *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.

Lorenzo, M.G. & Lazzari, C.R.U. 1999 Temperature and relative humidity affect the selection of shelters by *Triatoma infestans*, vector of Chagas disease. *Acta Tropica* **72**, 241-249

Mailleux, A.C., Deneubourg, J-L. & Detrain, C. 2003 Regulation of ants' foraging to resource productivity. *Proc. R. Soc.* **270**, 1609-1616.

Millor, J., Pham-Delegue, M., Deneubourg, J-L. & Camazine, S. 1999 Self-organized defensive behavior in honeybees. *P.N.A.S.* **96**, 12611-12615.

Odendaal, F.J., Eekhout, S., Brown, A.C. & Branch, G.M. 1999 Aggregations of the sandy-beach isopod, *Tylos granulatus*: adaptation or incidental effect? *S. Afr. J. zool.* **34**, 180-189.

Okada, J & Toh, Y. 2000 The role of antennal hair plates in object-guided tactile orientation of the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. comp. Physiol. A* **186**, 849-857.

Olabarria, C., Underwood, A.J. & Chapman, M.G. 2002 Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat: an example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia* **132**, 159-166.

Parrish, J. K. & Edelstein-Keshet, L. 1999 Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, **284**, 99-101.

Pasteels, J.M., Deneubourg, J-L. & Goss, S. 1987 Self-organization mechanisms in ant societies (I): Trail Recruitment to newly discovered food sources. In: *From individual to collective behaviour in social insects* (eds. J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg). *Experientia Supplementum* Vol. **54**, pp. 155-175, Basel: Birkhäuser.

Pitts-Singer, T.L. & Forschler, B.T. 2000 Influence of guidelines and passageways on tunneling behavior of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. virginicus* (Banks) (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Insect Behav.* **13**, 273-290.

- Portha, S., Deneubourg, J-L. & Detrain, C. 2002 Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behav. Ecol.* **13**, 776–781
- Pratt, S.C., Brooks, S.E. & Franks, N.R. 2001 The use of edges in visual navigation by the ant *Leptothorax albipennis*. *Ethology* **107**, 1125-1136.
- Pratt, S.C., Mallon, E.B., Sumpter, D.J. & Franks, N.R. 2002 Quorum sensing, recruitment and collective decision-making during emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **52**, 117-127.
- Saffre, F., Furey, R., Krafft, B. & Deneubourg, J.L. 1999 Collective decision- making in social spiders: dragline-mediated amplification process acts as a recruitment mechanism. *J. theor. Biol.* **198**, 507-517.
- Schanks, J.C., Alberts, J.R. 1997 Self-organized huddles of rat pups modeled by simple rules of individual behavior. *J. theor. Biol.* **189**, 11-25.
- Schöne, H. 1980 *Spatial Orientation – The Spatial Control of Behavior in Animals and Man*. Princeton Series in Neurobiology and Behavior. Princeton, New Jersey: Princeton University press.
- Seeley, T.D., Camazine, S. & Sneyd, J. 1991 Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **28**, 277-290.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E. & Deneubourg, J-L. 1999 The mechanisms and rules of coordinated building in social insects. In: *Information Processing in Social Insects*. (ed. C. Detrain, J-L. Deneubourg, J.M. Pasteels). Basel: Birkhäuser.
- Theraulaz, G. & Spitz, F. 1997 *Auto-organisation et comportement*. Paris: Hermes.
- Topoff, H. & Lawson, K. 1979 Orientation of the army ant *Neivamyrmex nigrescens*: integration of chemical and tactile information. *Anim. Behav.* **27**, 429-433.
- Visscher, P.K. & Camazine, S. 1999 Collective decisions and cognition in bees. *Nature* **397**, 400.
- Wilson, E.O. 1962 Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 2. An information analysis of the odour trail. *Anim. Behav.* **10**, 148-158.