

**DYNAMIQUE DE FORMATION DES GRAPPES ET DES CHÂNES CHEZ LA
FOURMI D'ARGENTINE *LINEPITHEMA HUMILE*
(= *IRIDOMYRMEX HUMILIS*)**

Theraulaz G.⁽¹⁾, Lioni A.⁽¹⁾, Libert F.⁽¹⁾, Bonabeau E.⁽²⁾ et Deneubourg J.L.⁽³⁾

⁽¹⁾ CNRS - URA 1837, Laboratoire d'Ethologie et psychologie animale, Université Paul Sabatier,
118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France

⁽²⁾ FRANCE TÉLÉCOM, CNET Lannion B - RIO / TNT, route de Trégastel,
22301 Lannion Cédex, France

⁽³⁾ Unit of Theoretical Behavioral Ecology, Service de Chimie-Physique, CP 231, Université Libre de
Bruxelles, Boulevard du triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique

Résumé : Le phénomène d'agrégation et de formation de chaînes, n'avait jamais été observé jusqu'alors chez la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*). Cette étude montre que le processus conduisant à l'agrégation des individus résulte de l'encombrement et des fluctuations affectant les flux d'individus, et qu'il peut être renforcé par la présence de substances chimiques libérées lorsque l'on écrase le corps de quelques individus à l'extrémité du dispositif. Le processus global de chute des grappes comprend une forte composante déterministe en dépit d'une forte composante aléatoire dans le comportement individuel des fourmis. La fonction de telles structures demeure hypothétique.

Mots-clefs : Fourmi d'Argentine, agrégation, chaînes, grappes, auto-assemblage, auto-organisation

Abstract : The aggregative phenomenon leading to chains formation, had never been observed since now in the Argentine ant (*Linepithema humile*). This study shows that the process leading to the aggregation of ants, results from the congestion and fluctuations controlling the flow of individuals; moreover, this process can be increased by the presence of chemical substances released by individuals being squashed. The dripping cluster process as a whole displays a strong deterministic component in spite of a strong random component in the individual behaviour of ants. The function of these structures remains hypothetical.

Key-words : Argentine ant, aggregation, chains, cluster, self-assembling, self-organisation

INTRODUCTION

La formation de ponts vivants chez certaines espèces de fourmis constitue sans doute l'une des structures collectives les plus frappantes que l'on puisse rencontrer dans le règne animal. De telles structures ont été décrites chez les fourmis légionnaires *Eciton* (Schneirla, 1971 ; Wilson, 1975), la fourmi fileuse africaine *Ecophylla longinoda* (Ledoux, 1950 ; Hölldobler & Wilson, 1977), mais aussi chez l'abeille *Apis mellifica* (Darchen, 1959, 1962) : les ouvrières forment des ponts et des chaînes en s'accrochant les unes aux autres, lorsqu'elles explorent un nouvel espace ou lorsqu'elles construisent leur nid. Chez les fourmis légionnaires, ces structures sont liées au développement et à la forme parfaitement adaptée des griffes tarsales des ouvrières, et elles apparaissent essentiellement lors de la formation du bivouac. Les œcophylles sont également capables, à l'instar des fourmis légionnaires, de former des chaînes destinées à leur permettre l'accès à un point situé quelques dizaines de cm en contrebas. L'étude de la formation de ces structures de base que l'on observe chez la fourmi d'Argentine peut apporter des informations essentielles sur la dynamique de formation des ponts et des chaînes chez les fourmis dans leur milieu naturel. Il s'agit de déterminer les conditions dans lesquelles de telles structures auto-assemblées se produisent à partir d'un processus plus élémentaire d'agrégation. Dans cette étude, nous nous sommes plus particulièrement attachés à répondre aux questions suivantes: comment les fourmis forment-elles ces agrégats compacts et ces

chaînes, quelle est la structure de ces chaînes, et quel type de dynamique, la chute des grappes à l'extrémité du dispositif suit-elle? La première phase de cette étude reste centrée sur le niveau individuel et l'identification des mécanismes proximaux conduisant à la formation de ces structures.

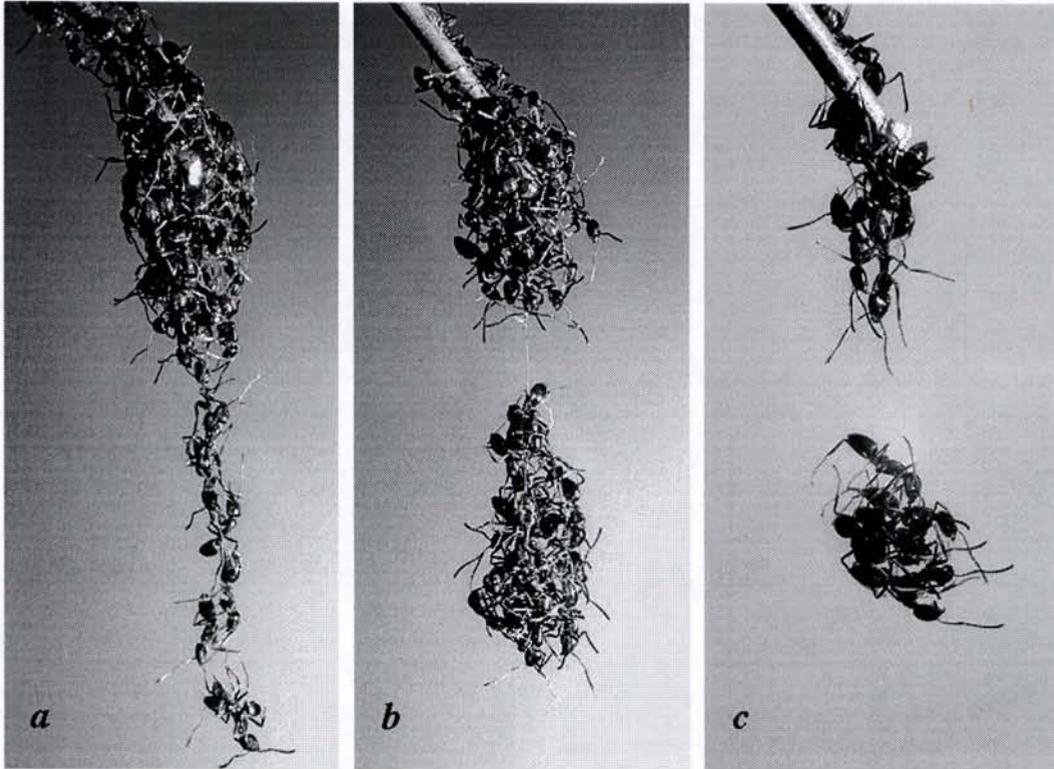


Figure 1. Formation d'une chaîne, élongation et chute d'une grappe chez *Linepithema humile* : les fourmis effectuent d'incessantes allées et venues dans la chaîne qui s'étire. a. Les contacts entre les individus varient suivant le niveau de la grappe, et sont continuellement réajustés par la circulation des fourmis. b. Phase ultime de la formation de la grappe; à ce stade, la "goutte" n'est plus retenue que par une patte ou deux d'un seul individu. c. Chute.

Figure 1. Formation of an ants' chain, elongation and fall of a cluster in *Linepithema humile* ants: individuals execute multiple coming and going inside the chain. a. Contacts between individuals vary along the level of the cluster and they are continually readjusted by the ants' traffic. b. Final phase of the process of cluster formation. Here the "drop" is about to fall and is no more held except by one or two individual's legs to the rest of the cluster. c. The cluster is falling down.

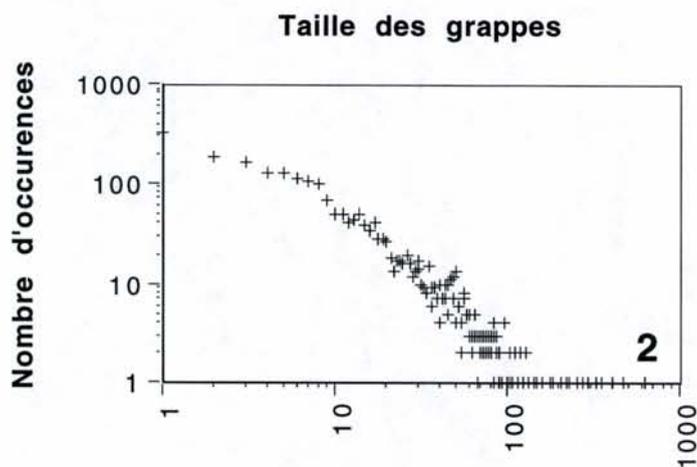
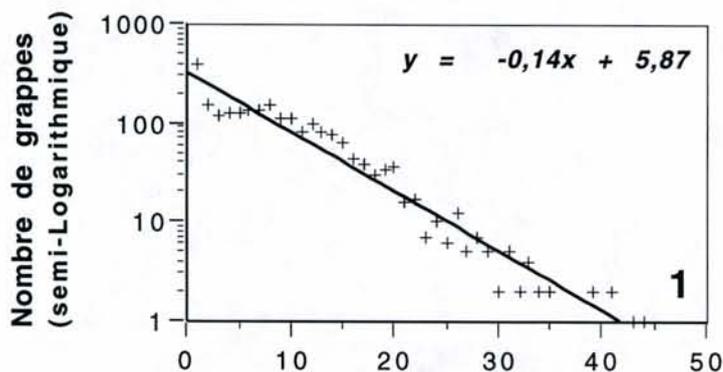
MATERIEL ET METHODES

Le matériel biologique utilisé est la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Mayr). Elle est de petite taille (moins de 3 mm pour les ouvrières monomorphes) et appartient à la sous-famille des Dolichoderinae. Le mécanisme d'accrochage des individus de *L. humile* au sein de la grappe repose uniquement sur la structure des tarsi pourvus de pulvilli relativement développés. Ces derniers sont accompagnés de griffes qui, si elles sont loin d'équivaloir celles des *Eciton*, sont néanmoins assez recourbées pour permettre un accrochage à ce niveau. Afin de déterminer les conditions de formation d'une grappe puis d'une chaîne, on dispose au contact du nid un dispositif constitué d'un fil de fer en arc de cercle. Les fourmis l'explorent très

rapidement, et lorsque l'une d'entre elles arrive au bout du fil, elle s'en retourne en direction du nid. Très rapidement, un encombrement se produit à l'extrémité et une agrégation de fourmis se forme. Lorsque la grappe ainsi constituée atteint une taille critique, elle forme une chaîne de laquelle se détachent des amas de fourmis. Le recueil de données a porté sur le nombre d'ouvrières présentes dans chaque grappe, ainsi que la fréquence temporelle des chutes.

RESULTATS

Distribution de la taille des grappes et organisation temporelle des chutes



Intervalle de temps séparant deux chutes successives (Représentation Log/Log)

Figure 2. (1) Distribution de la taille des grappes. (2) Distribution des intervalles de temps séparant deux chutes successives.

Figure 2. (1) Distribution of sizes of ants' clusters. (2) Distribution of time-periods between two successive falls.

La distribution des tailles de grappe est de type exponentielle (cf. fig. 2.1). La pente de la droite de régression ajustée sur la distribution exponentielle ayant pour valeur $p = 0,14$, la taille moyenne des grappes a donc pour valeur : $1/p = 7,14$. La distribution suit une loi puissance : le nombre de grappes recueillies est d'autant plus important que l'intervalle séparant leur chute est réduit (cf. fig. 2.2). La probabilité que deux chutes soient séparées par un intervalle de temps long est par conséquent beaucoup plus faible que celle d'avoir un intervalle réduit et celle-ci décroît de manière exponentielle en fonction de la durée de l'intervalle de temps.

Analyse des flux et de la dynamique de chute

On observe que le nombre de chutes augmente linéairement avec le flux résultant (nombre d'allers-nombre de retours) moyen. Le phénomène global d'agrégation des fourmis à l'extrémité de la tige en partie contrôlé chimiquement, est fondamentalement un phénomène collectif, impliquant par conséquent un grand nombre de degrés de liberté: le résultat que nous avons obtenu montre que ces degrés de liberté (correspondant aux comportements des individus) sont pour une grande part interdépendants, et conduisent à un processus dynamique n'impliquant qu'un petit nombre de variables effectives. Afin d'évaluer la présence d'un attracteur potentiel déterministe et de faible dimension contrôlant la dynamique d'une série temporelle expérimentale donnée, nous avons utilisé l'algorithme de Grassberger-Procaccia. Nous avons trouvé que les séries temporelles de chute des grappes conduisaient à une petite valeur de la dimension de l'attracteur, (entre 2.7 et 2.6), avec un très bon intervalle de confiance (entre 86% et 91%), indiquant très fortement que la dynamique est déterministe et prend place sur un attracteur chaotique de faible dimension.

CONCLUSION

Une grappe ne peut se former que si un nombre critique d'individus est atteint à l'extrémité de la tige constituant le dispositif expérimental. Ce nombre d'individus résulte d'un processus d'agrégation, qui détermine également le moment auquel une grappe se détache et tombe. Nous avons montré que le processus conduisant à l'agrégation des individus résultait de l'encombrement et des fluctuations affectant les flux d'individus. La densité locale d'individus peut elle-même favoriser l'agrégation selon un processus de type feed-back positif. Le processus de chute des grappes comprend en outre une forte composante déterministe. Au cours du temps, un état stationnaire est atteint, avant lequel aucune grappe ne peut se former, et après lequel le processus d'agrégation et de chute demeure sur un attracteur chaotique déterministe de faible dimension. Nous avons vu alors que le flux résultant d'individus à l'extrémité du dispositif contrôlait en partie l'apparition des chutes de grappes.

La fonction de telles structures chez *Linepithema humile*, demeure hypothétique; elle joue probablement un rôle dans le déplacement de la colonie mais constitue sans doute un stade primitif de l'aptitude à constituer des chaînes rencontrée chez de nombreux hyménoptères.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Pr. Luc PASSERA pour l'aide technique qu'il nous a apportée, ainsi que pour nous avoir mentionné l'existence de ce phénomène.

REFERENCES

- Darchen, R. 1959. Un des rôles des chaînes d'abeilles: la torsion des rayons pour les rendre parallèles entre eux. *Ann. Abeille*, 3: 193-209.
- Darchen, R. 1962. Observation directe du développement d'un rayon de cire. Le rôle des chaînes d'abeilles. *Ins. Soc.*, 9: 103-120.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1977. Weaver ants. *Scientific American*, 237: 146-154.
- Ledoux, A. 1950. Etude du comportement et de la biologie de la fourmi fileuse (*Ecophylla longinoda* Latr.). *Ann. Sc. Nat.*, 11, 12: 313-461.
- Schneirla, T. C. 1971. *Army ants. A study in social organization*. W. H. Freeman & Co., San Francisco, 349pp.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 697 pp.