

## MODÈLE DE DIVISION DU TRAVAIL BASÉ SUR DES SEUILS DE RÉPONSE CHEZ UNE FOURMI PONÉRINE

SCHATZ B.<sup>1</sup>, BONABEAU E.<sup>2</sup>, THÉRAULAZ G.<sup>1</sup>  
& DENEUBOURG J.-L.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)

<sup>2</sup>Santa Fe Institute, 1399 Hyde Park Road, Santa Fe, NM 87501, USA

<sup>3</sup>Unit of Theoretical Behavioural Ecology, Service de Chimie-Physique, CP 231, Université Libre de Bruxelles, Boulevard du triomphe, 1050 Brussels, Belgium

**Résumé:** Un simple modèle à seuil de réponse est présenté ici pour expliquer le polyéthisme observé chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum*, où les prédatrices peuvent être divisées en deux catégories : les tueuses et les transporteuses. Les premières sont spécialisées dans la mise à mort des proies et les secondes dans le transport des proies mortes jusqu'au nid. Ce modèle permet de reproduire les aspects dynamiques obtenus expérimentalement suite au le changement du nombre de proies.

**Mots-clés:** Polyéthisme, prédation, modèle à seuil de réponse, succession de taches.

**Abstract: Model of division of labor based on response threshold in a ponerine ant.**

A simple response threshold model is introduced to explain the pattern of polyethism observed in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*, where hunters could be subdivided into two categories: stingers and transporters. The first group of hunters is specialized in killing live prey, and the other group in transporting dead bodies to the nest. This model can reproduce the dynamic patterns experimentally obtained by changing the number of prey initially presented to the colony.

**Key words:** Polyethism, ant predation, response threshold model, task succession.

### INTRODUCTION

Chez la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, il existe une division du travail chez les prédatrices lorsque celles-ci sont placées face à des proies petites et nombreuses (Schatz et coll., 1996). Deux catégories d'individus peuvent être distinguées : les tueuses qui se maintiennent sur le site de prédation et se chargent de la mise à mort des proies qu'elles capturent, et les transporteuses, qui prennent ces proies mortes pour les ramener une à une jusqu'au nid. Suspectée chez certaines espèces termitophages, une telle division du travail a été réellement démontrée uniquement chez une autre ponérine, *Pachycondyla caffraria* (Agbogba et Howse, 1992).

Nous nous proposons ici de reproduire certains aspects de la dynamique de prédation par un modèle basé sur l'existence de seuil de réponse (Bonabeau et coll., 1996). Nous distinguons ici deux comportements possibles - la mise à mort et le transport d'une proie - qui sont respectivement associés à un stimulus propre - le nombre de proies vivantes et celui de proies mortes. L'idée du modèle est simple : lorsque les proies sont offertes à la colonie, le comportement de mise à mort est activé. Les tueuses entrent en action, ce qui augmente le nombre de proies mortes, et stimule alors l'action des transporteuses. La comparaison entre les résultats expérimentaux et leur simulation nous permettra de discuter de la pertinence de notre modèle.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Présentation de l'espèce

*Ectatomma ruidum* une espèce terricole dominante, qui est commune en plantation de café ou de cacao où elle capture une grande variété d'arthropodes (Lachaud, 1990). Le dispositif expérimental utilisé est très simple; il se compose d'une aire de fourragement connectée d'un côté au nid et de l'autre à un site de prédation. Ce dernier correspond à une boîte de Pétri, dont la hauteur n'est que de 1cm ce qui permet de faciliter la prédation des fourmis. Les proies sont des drosophiles vivantes (*Drosophila melanogaster*). Nous avons utilisé ici deux colonies d'*Ectatomma ruidum* auxquelles nous avons proposé deux quantités différentes de proies (50 et 200 proies ont été offertes à une colonie de 60 ouvrières, 80 et 250 proies à une autre colonie de 130 ouvrières).

### Description des paramètres du modèle

Nous considérons que les prédatrices peuvent réaliser deux tâches : la mise à mort d'une proie et son transport jusqu'au nid. Le modèle de réponse (Bonabeau et coll., 1996) propose que la probabilité qu'un individu réponde à la présence perçue de  $n_1$  proies vivantes en devenant une tueuse est proportionnelle à  $n_1^2 / (n_1^2 + \theta_1^2)$ , où  $\theta_1$  correspond au seuil de réponse associé à la tâche de mise à mort. En d'autres mots, quand  $n_1 \gg \theta_1$ , l'individu est susceptible de répondre, et donc ici de devenir une tueuse. Parallèlement, la probabilité qu'un individu réponde à la présence perçue de  $n_2$  proies mortes dans le site de prédation en devenant une transporteuse est proportionnelle à  $n_2^2 / (n_2^2 + \theta_2^2)$ , où  $\theta_2$  correspond au seuil de réponse associé à la tâche de transport.

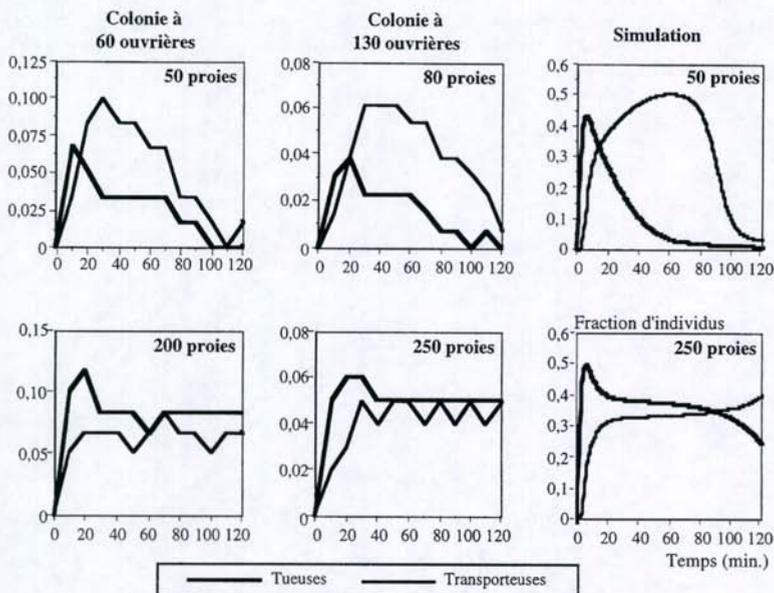
## RÉSULTATS

Nous présentons côte à côte les résultats expérimentaux obtenus pour les deux colonies et ceux obtenus par simulation. Deux paramètres ont été étudiés : la fraction d'individus impliqués dans chacune des deux catégories de prédatrices (Fig. 1) et la dynamique des proies vivantes et mortes (Fig. 2).

Dans les trois conditions où sont offertes de faibles quantités de proies (Fig. 1, en haut), la fraction des tueuses augmente dans un premier temps pour ensuite diminuer rapidement alors que celle des transporteuses augmente avec un certain délai temporel par rapport aux tueuses, puis elle diminue lentement. Parallèlement, le nombre de proies vivantes décroît rapidement alors que celui des proies mortes (disponibles pour le transport) augmente tout d'abord pour diminuer ensuite, et ceci sans jamais devenir trop important (Fig. 2, en haut).

Par contre, dans les trois conditions où sont offertes d'importantes quantités de proies (Fig. 1, en bas), la fraction des tueuses augmente rapidement pour atteindre un plateau stable, plateau également atteint par les transporteuses avec un certain délai temporel. Parallèlement, le nombre de proies vivantes décroît progressivement avec le temps alors que celui des proies mortes suit l'évolution inverse (Fig. 2, en bas); l'augmentation progressive du nombre de proies mortes s'expliquant par le fait que les transporteuses ramènent les proies au nid beaucoup moins vite que les tueuses ne les mettent à mort.

Dans ces deux conditions, l'évolution des deux paramètres est donc parfaitement reproduite par le modèle à seuil de réponse. Il est également intéressant ici de remarquer la dynamique d'évolution de ces paramètres ne semble pas dépendre de la taille de la colonie, mais varie plutôt en fonction du nombre de proies offertes.



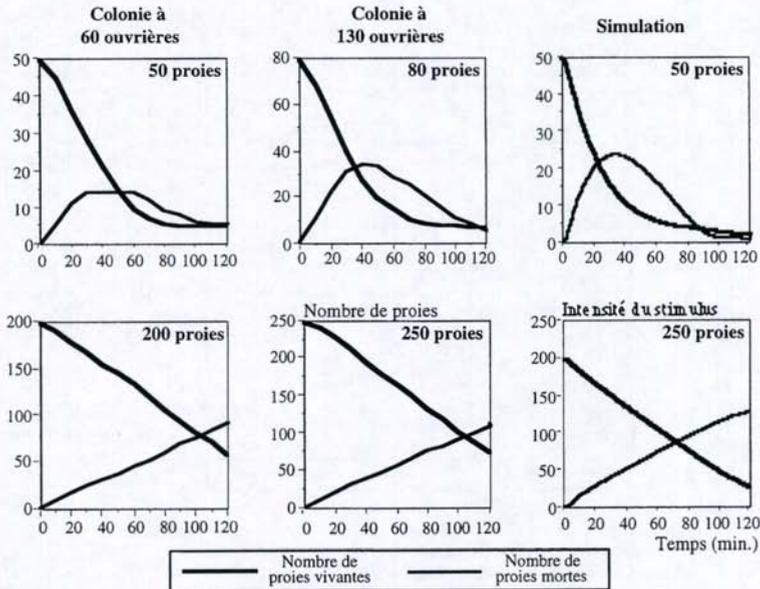
**Figure 1.** Fractions de tueuses et de transporteuses pour la colonie à 60 ouvrières, pour celle à 130 ouvrières et au cours de la simulation en fonction des quantités faibles (en haut) ou fortes (en bas) de proies présentées. Fractions of stingers and transporters for the colony with 60 workers, for the colony with 130 workers and during the simulation according low (above) or the high (under) quantities of offered prey.

## DISCUSSION

Nous avons donc montré ici avec un simple modèle de division du travail, basé sur des seuils fixes de réponse, comment une colonie peut réaliser successivement différentes tâches. Ce modèle est non seulement capable de reproduire le polyéthisme observé entre les prédatrices au niveau expérimental, mais également d'expliquer l'évolution des nombres des deux types de proies lorsque le nombre initial de proies offertes varie. L'avantage de ce modèle réside dans sa capacité à reproduire les dynamiques observées au cours de cette activité prédatrice avec une bonne précision et ceci en se basant sur un minimum d'hypothèses. Ce modèle simple pourrait être étendu à l'étude de la fidélité spatiale ou à la spécialisation des ouvrières de différentes catégories, de telle façon que la tâche associée au stimuli soit rencontrée sous différentes probabilités en fonction de la tâche et du type d'ouvrières.

Pour en revenir à la réalité biologique, ce modèle nous permet donc de montrer que l'existence de seuil de réponse au niveau individuel permet d'expliquer la division du travail au sein des prédatrices d'*Ectatomma ruidum* lorsqu'elles se trouvent face à des proies petites et nombreuses. Il est alors possible de s'interroger sur les variations de ces seuils (motivation, fatigue, apprentissage ... etc.) ou sur l'intervention de plusieurs seuils correspondant respectivement à plusieurs stimuli différents (nature de la proie, risques associés à la proie ... etc.). On peut également s'interroger sur la nature de la perception d'une proie (distance de perception, estimation de la densité en proies, catégorisation ...

etc). L'intérêt d'un modèle résidant dans les nouvelles questions qu'il permet de poser, l'étude de cette activité prédatrice promet donc de nombreux éclaircissements dans la compréhension du comportement individuel d'une ouvrière d'*E. ruidum*, et plus généralement d'un insecte.



**Figure 2.** Dynamique des nombres de proies vivantes et mortes au cours des séquences prédatrices réalisées par la colonie à 60 ouvrières, par celle à 130 ouvrières et obtenues au cours de la simulation en fonction des quantités faibles (en haut) ou fortes (en bas) de proies présentées.

Dynamic of number of live prey and dead bodies during predatory sequences performed by the colony with 60 workers, by the colony with 130 workers and obtained during the simulation according low (above) or the high (under) quantities of offered prey.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à un financement du programme TMR de la Commission Européenne.

#### RÉFÉRENCES

- Agbogba, C. and P.E. Howse, 1992. Division of labour between foraging workers of the ponerine ant *Pachycondyla cafraria* (Smith) (Hymenoptera; Formicidae). *Insectes Soc.* 39. 455-458.
- Bonabeau, E., G. Theraulaz, and J.-L. Deneubourg, 1996. Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect societies. *Proc. Roy. Soc. London B* 263. 1565-1569.
- Lachaud, J.-P. 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 78. 241-256.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, and G. Beugnon, 1996. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.* 43. 111-118.