

UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES

Faculté des sciences

Laboratoire d'écologie sociale



**Influence de la qualité de la nourriture
sur le recrutement alimentaire de groupe
chez la fourmi *Tetramorium caespitum* :
étude expérimentale et modélisation**

COLLIGNON
BERTRAND

Mémoire réalisé sous la direction du
Dr Claire Detrain en vue de
l'obtention du grade de licencié en
sciences biologiques (orientation
biologie animale)

Année académique 2006 – 2007

« Socrate - ...Et les plus heureux, ceux dont les âmes vont dans le lieu le plus agréable, ne sont-ce pas ceux qui ont toujours exercé cette vertu sociale et civile, qu'on appelle tempérance et justice, à laquelle ils ont été formés par l'habitude seule et par l'exercice, sans le secours de la philosophie et de la réflexion ?

Cébès - Comment peuvent-ils être les plus heureux ?

Socrate - Parce qu'il est vraisemblable que leurs âmes entreront dans des corps d'animaux pacifiques et doux, comme les abeilles, les guêpes, les fourmis,... »

Extrait du *Phédon*, Platon

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes parents pour les encouragements qu'ils m'ont toujours prodigués tout au long de mes études. Sans eux et leur soutien, tout eût été plus dur. Ce mémoire est avant tout pour eux, en guise de remerciement.

Il est impensable de ne pas poursuivre ces remerciements par Claire Detrain. Claire, je vous remercie pour tous les conseils que vous m'avez donnés tout au long de ces quelques mois et qui m'ont permis de mener à bien ce projet. Merci d'avoir pris le temps nécessaire pour répondre à mes questions et commenter mon travail chaque fois que je vous le demandais. Il est évident que sans vous, rien n'aurait été possible. Aussi, j'espère que le travail de l'élève reflètera la qualité du maître.

Je remercie également Jean-Louis Deneubourg de m'avoir initié à la modélisation en me présentant son modèle *Lasius* en FORTRAN, ce qui m'a permis de développer le modèle de ce mémoire sous Matlab®. Je le remercie également de l'intérêt qu'il a manifesté pour mon mémoire en acceptant d'en être lecteur.

Je tiens également à remercier Jean-Claude Verheaghe de s'être déplacé jusque Treignes pour nous aider à collecter les colonies de ce mémoire. Je lui suis également reconnaissant d'avoir manifesté de l'intérêt pour mon travail en acceptant d'en être lecteur.

Je souhaite aussi remercier mon troisième lecteur, Jean-Christophe de Biseau, pour avoir accepté cette tâche.

J'adresse un grand merci particulier à mes compagnons de bureau, Djon et Etienne. Sans vous, les nombreuses heures passées au labo auraient été encore bien plus longues. Heureusement, grâce à votre bonne humeur et au partage de nos connaissances youtubaines respectives, nous avons pu facilement agrémenter nos journées. De plus, merci de m'avoir appris que, c'est du moins l'avis de certains, Stevie Wonder et Gary Glitter ont écrit à peu près l'entièreté des tubes musicaux de tous les temps, que ce qui s'appelle Artichoc n'est pas forcément immangeable ou encore que les auteurs avec une croix à côté de leur nom ne sont pas forcément décédés. Plus sérieusement, merci pour toutes les heures partagées ☺.

Je dis aussi un grand merci à Virginie, Pablo, Zack, Aurélie, Greg, Luc, Anne-Cath, Alex et Françoise pour leur bonne humeur quotidienne et pour avoir toujours fait régner une ambiance détendue et chaleureuse au labo.

Résumé

Chez les fourmis, la modulation du signal de recrutement est essentielle pour les fourrageuses. Cette modulation individuelle permet de réguler la réponse collective de la colonie. Aussi, nous avons étudié la modulation du recrutement alimentaire chez *Tetramorium caespitum*, une fourmi recrutant en groupe. Plusieurs études montraient que le comportement de pistage et le nombre de fourmis arrivant en groupe à la source étaient fonction de la qualité de la source offerte. Notre étude vise à compléter les connaissances actuelles sur la modulation du recrutement alimentaire chez cette fourmi.

Nous avons offert 4 nourritures différentes à nos colonies : du sucre 0,1M, du sucre 1M, un ver de farine entier et un ver de farine découpé. Nos résultats montrent qu'une forte concentration en sucre induit la formation d'un plus grand nombre de groupes, que ces groupes sont formés plus rapidement et qu'ils sont également plus grands en comparaison des résultats obtenus avec du sucre 0,1M. La probabilité de devenir leader est également plus élevée pour une fourmi recrutant vers du sucre 1M que vers une source de sucre 0,1M. Cette modulation du comportement individuel se traduit au niveau collectif par un investissement plus faible de la colonie dans l'exploitation d'une source pauvre en sucre.

Il en va de même pour l'accessibilité de la nourriture, étudiée par la présentation d'un ver entier ou découpé : plus la nourriture est accessible, plus les groupes se forment rapidement et sont grands. La probabilité pour une fourmi de devenir leader est ici aussi plus grande pour une fourmi recrutant vers un ver de farine découpé. Ces résultats s'expriment également dans un recrutement global plus élevé pour le ver de farine découpé.

Nous avons également pu montrer que les fourrageuses possédaient une mémoire à court terme de l'odeur et/ou du goût de la source qu'elles exploitent et qu'elles utilisent cette information.

Nous avons ensuite développé un modèle incluant nos résultats et ceux de la littérature afin d'étudier l'influence de la probabilité de devenir leader et de la taille des groupes recrutés sur les choix d'une colonie confrontée à deux sources de nourriture. Les résultats des simulations montrent qu'au plus le nombre de fourmis amenées en groupe sera important, au plus la colonie exploitera de façon symétrique deux sources identiques proposées simultanément. De plus, nous avons montré qu'une modulation des deux paramètres investigués favorisait la réorientation du choix collectif vers une source riche proposée à la suite d'une source pauvre par rapport aux mêmes situations sans modulation des paramètres.

Table des matières

1	Introduction générale	1
1.1	Typologie des recrutements alimentaires	1
1.2	Le recrutement de <i>Tetramorium caespitum</i>	4
1.3	Le groupe.....	5
1.4	La mémoire et la fidélité à la source	6
2	Objectifs du mémoire	8
3	Matériels et méthodes	9
3.1	Biologie de l'espèce	9
3.2	Récolte et élevage des colonies	10
3.3	Traitements statistiques	10
4	Etude expérimentale de l'influence de la nourriture sur le recrutement de type groupe/masse de <i>Tetramorium caespitum</i>	11
4.1	Influence sur les groupes et la dynamique de recrutement	11
4.2	Matériels et méthodes.....	12
4.3	Résultats	14
4.3.1	Influence sur les groupes	14
4.3.2	Influence de la nourriture sur le recrutement global	21
4.4	Influence sur la mémoire à court terme.....	30
4.5	Matériels et méthodes.....	30
4.6	Résultats	32
4.7	Discussion	33
5	Modélisation du recrutement de type groupe/masse	38
5.1	Introduction	38
5.2	Développement d'un modèle sous Matlab®	38
5.2.1	Introduction à Matlab®	38
5.2.2	Construction de notre modèle	39
5.2.3	Simulation avec piste seule et avec groupes seuls	45
5.2.4	Influence de la probabilité de devenir leader	45
5.2.5	Influence de la taille des groupes recrutés	45
5.3	Résultats	46
5.3.1	Simulations avec piste seule et 2 sources identiques offertes simultanément..	46
5.3.2	Simulations avec groupes seuls et deux sources identiques offertes simultanément.....	47
5.3.3	Influence de la probabilité de devenir leader dans une simulation à deux sources identiques proposées simultanément	49
5.3.4	Influence de la probabilité de devenir leader dans une simulation à deux sources différentes proposées en différé.....	51
5.3.5	Influence de la taille des groupes dans une simulation à deux sources identiques présentées simultanément.....	54
6	Conclusions générales	61
7	Bibliographie	64
8	Annexes	67
8.1	Temps de séjour sur l'aire	67
8.2	Code du modèle réalisé sous Matlab®	68

1 Introduction générale

La réussite écologique des fourmis n'est plus à démontrer. Si le nombre total d'espèces de fourmis décrites à ce jour varie selon les auteurs, tous s'accordent sur le fait que ce chiffre avoisine les 12 000 espèces. Ces dernières ont colonisé presque l'entièreté des continents émergés à l'exception de quelques terres isolées comme l'Islande, le Groenland ou l'Antarctique (Bolton et al., 2006). Toutes les espèces vivent en colonies eusociales (excepté quelques rares espèces vivant en parasites sociaux) (Passera et Aron, 2005). Ce haut niveau de socialité leur a permis de développer des stratégies complexes pour répondre aux exigences de leur milieu. Une des plus fascinantes est peut-être la récolte de nourriture. Chez les insectes sociaux, les individus d'un même nid partagent le plus souvent leurs informations quant aux ressources disponibles et collaborent à leur récolte afin d'approvisionner la colonie. L'exploitation collective des ressources découvertes peut prendre des formes très variées allant du recrutement de congénères par tandem jusqu'aux raids ravageurs des fourmis légionnaires qui ratissent toute la forêt tropicale. Les fourmis de nos régions ont développé pour récolter la nourriture des stratégies qui sont peut-être un peu moins impressionnantes que ces raids mais tout aussi intéressantes. Le principe en est toujours le même, à savoir qu'une fourmi exploratrice qui découvre une source de nourriture revient à la fourmilière pour alerter des ouvrières de cette présence et les amener jusqu'à cette source qu'elle a découverte. Au-delà de ce principe commun à tous les recrutements alimentaires, nous pouvons distinguer trois types principaux : le recrutement de masse, le recrutement en tandem et le recrutement de groupe.

1.1 Typologie des recrutements alimentaires

Le recrutement de masse est sans doute le plus fréquent. Une fourmi exploratrice qui découvre une source de nourriture décide de rentrer au nid en déposant sur le substrat une piste chimique. Une fois cette fourmi rentrée au nid, la piste laissée lors de son retour va suffire à inciter la sortie d'autres fourmis jusqu'à la source de nourriture. Un grand nombre de

fourmis peuvent ainsi être mobilisées rapidement. Une fourmi caractérisée par ce type de recrutement est par exemple *Lasius niger* (Beckers et al, 1992 a).

Le recrutement en tandem a été décrit pour la première fois chez les fourmis *Cardiocondyla venestula* et *Cardiocondyla emeryi* (Wilson (1959) dans Passera, L., et Aron, S., 2005). Dans ce cas, une fourmi exploratrice ayant trouvé une source de nourriture invite une (et une seule) fourmi à la suivre. Les modalités de l'invitation peuvent n'impliquer que des signaux tactiles comme par exemple chez la fourmi *Camponotus socius* (Hölldobler et al., 1974), se faire entièrement par voie chimique, comme chez *Leptothorax acervorum* (Möglich et al., 1974 in Passera, L., et Aron, S., 2005), ou se faire par voie chimique et tactile. Une fois l'invitation terminée, la recruteuse prend le rôle de leader et repart en direction de la source de nourriture suivie par la fourmi recrutée. La recruteuse reste en contact physique avec la recruteuse via des contacts entre les antennes de la recruteuse et l'abdomen de la recruteuse. En plus de ce contact physique, la recruteuse peut émettre une phéromone attractive (Traniello et Hölldobler, 1984).

Le dernier type, le recrutement de groupe, peut sembler un intermédiaire entre le recrutement en tandem et le recrutement de masse. Ainsi, la fourmi exploratrice ayant découvert de la nourriture laisse une piste chimique lors de son retour et, une fois arrivée au nid, invite d'autres fourmis à la suivre par des flagellations antennaires. Les fourmis mobilisées vont former un groupe qui sera guidé à la source par un leader, à savoir la fourmi exploratrice qui les a recrutées. Notons que d'autres fourmis pourront également être mobilisées et guidées jusqu'à la source par la piste.

La classification des recrutements en trois grands types distincts est plus une vision de l'esprit qu'une réalité tranchée. Comme souvent en biologie, il existe un continuum entre le recrutement en tandem et le recrutement de masse en passant par le recrutement de groupe. Comme nous allons le voir, dans ce continuum, l'importance des leaders, de leur mémoire, des groupes qu'ils forment et de la piste chimique peut prendre une part plus ou moins significative dans le recrutement.

Dans le cas du recrutement en tandem, le rôle de la leader est capital. C'est grâce à elle qu'une autre fourmi peut être recrutée, laquelle pourra ultérieurement devenir à son tour une leader qui recruterá une autre congénère, et ainsi de suite. Sans cette leader, le recrutement ne peut s'opérer. Il est donc impératif que celle-ci possède une très bonne mémoire de l'endroit où se situe la source découverte. Cette mémoire peut être visuelle ou prendre la forme d'une piste chimique déposée lors du retour de la source. Le recrutement en tandem étant souvent pratiqué par des espèces formant de petites colonies, il est important de ne pas perdre de recrutée en route. Aussi, la leader veille-t-elle particulièrement à la cohésion du tandem. Si la recrutée perd le contact avec elle, la leader s'immobilise jusqu'à ce que la recrutée reprenne contact, et le tandem peut alors se remettre à avancer.

A l'opposé de ce recrutement très individualisé se trouve le recrutement de masse. Dans ce cas, c'est la piste chimique qui va prendre une importance prépondérante. Le rôle de la fourmi qui revient de la source découverte va se limiter à déposer une piste chimique qui va stimuler les fourmis à sortir et les guider jusqu'à cette source. La recruteuse va tout de même jouer un rôle supplémentaire en stimulant aussi d'autres fourmis à sortir par exemple au moyen de stimulations antennaires et de trophallaxies. Une fois la piste suffisamment renforcée, les fourmis vont suivre ce tunnel chimique jusqu'à la source sans l'intervention d'une quelconque leader. La seule communication entre différentes fourmis se fera par l'intermédiaire de la piste chimique qu'elles pourront éventuellement renforcer lors de leur retour au nid. Chez *Lasius niger*, Beckers et al, 1990 ont montré que le suivi d'une piste renforcée est total. En effet, si après avoir laissé une colonie de *Lasius niger* s'investir dans le recrutement vers une source de nourriture pauvre, on lui propose en différé une source riche, la colonie est incapable de réorienter son choix collectif vers la source la plus riche. La piste s'avère donc un « piège » pour les ouvrières.

Entre ces deux extrêmes se trouve le recrutement de groupe. Le groupe possède donc un statut hybride entre le tandem, que l'on pourrait considérer comme un recrutement de groupe mais dans lequel chaque leader ne recrute qu'une seule ouvrière, et le recrutement de masse dans lequel la piste seule suffira à guider les recrutées. Nous allons dans ce travail nous intéresser au recrutement de *Tetramorium caespitum* qui est un recrutement de type groupe/masse.

1.2 Le recrutement de *Tetramorium caespitum*

Le recrutement de *Tetramorium caespitum* mêle à la fois des groupes et une piste chimique. Les exploratrices qui ont découvert une source de nourriture reviennent au nid en traçant une piste chimique et commencent alors à inviter d'autres ouvrières à les suivre par des flagellations antennaires (Verhaeghe, 1978). Les fourmis ainsi recrutées vont former un petit peloton qui repartira en direction de la source, guidé par la recruteuse devenant leader. Au cours du recrutement, les fourrageuses qui reviennent de la source vont renforcer la piste chimique. Une fois suffisamment renforcée, la piste va permettre de guider les ouvrières sans l'intervention de leader. Le recrutement évolue donc au fil du temps d'un recrutement de groupe vers un recrutement de masse une fois la piste suffisamment renforcée.

Verhaeghe (1978) a étudié le comportement de pistage des fourrageuses. Les ouvrières s'étant nourries à une source tracent une piste chimique seulement lorsqu'elles reviennent au nid mais non pas lorsqu'elles repartent à la source. Ce pistage est influencé par la qualité de la nourriture, le pistage étant plus important pour une source de sucre 1M que pour une source de sucre 0,01M. *Tetramorium caespitum* module donc son pistage en fonction du type de nourriture (Verhaeghe, 1978).

Le rôle de la leader chez *Tetramorium caespitum* a aussi été étudié. Elle assure la cohésion du peloton et le guide jusqu'à la source par l'émission de phéromones. Son rôle est très important dans le début du recrutement. Des fourmis recrutées en groupe ont en effet une probabilité 6 fois plus élevée d'arriver à la source que des fourmis suivant une piste individuelle. Cependant, la leader ne s'inquiète pas du sort des recrutées : une recrutee peut être écartée d'un groupe sans pour autant entraîner la dispersion du reste du groupe ou l'arrêt de la leader. Rappelons encore que lorsqu'elles sont confrontées au choix de suivre une piste ou de suivre une leader, les recrutees vont choisir préférentiellement la leader (Verhaeghe, 1978). Ce dernier résultat a également été observé chez *Tetramorium bicarinatum*, chez qui les recrutees suivent aussi la leader plutôt qu'une piste (Biseau et al, 1994).

Comme nous venons de le voir, le recrutement de groupe fait appel à une fourmi leader qui connaît la localisation d'une source et mène des fourmis recrutées jusqu'à celle-ci.

Le leadership est donc ici lié à la connaissance d'une information que les autres individus n'ont pas. Toute fourmi exploratrice peut donc potentiellement devenir une leader.

La part prise par les leaders dans le recrutement alimentaire de groupe chez *Tetramorium caespitum* évolue au cours du temps. Comme nous l'avons cité précédemment, les leaders sont très importants au début du recrutement du fait de leur meilleure efficacité quant au nombre de fourmis amenées à la source par rapport à la piste seule. Cependant, une fois le recrutement lancé, les pistes individuelles laissées par chaque fourmi vont s'accumuler pour aboutir à une piste définitive. Une fois celle-ci tracée et suffisamment renforcée, le recrutement de groupe va basculer vers un recrutement de type masse. L'importance des leaders dans cette phase du recrutement sera moindre qu'au début de l'exploitation de la source. Les leaders et les groupes vont être dilués dans le flux continu de fourmis allant et revenant de la source.

Malgré cette diminution dans leur contribution au recrutement, les leaders restent des individus clés pour l'exploitation de sources. En effet, si l'on propose deux sources en différencier à une colonie, *Tetramorium caespitum* est capable de rediriger son choix collectif vers une source proposée ultérieurement si celle-ci est de meilleure qualité. Cette réorientation du choix collectif semble possible grâce au mode de recrutement de *Tetramorium caespitum*, certains individus pesant suffisamment sur le choix collectif que pour le rediriger (Beckers et al, 1990), contrairement à *Lasius niger* (cf supra). En effet, les leaders étant capables de mobiliser un groupe de fourmis, ils peuvent peser plus dans le choix collectif que des individus ne traçant qu'une piste. De plus, puisque les recrutées suivent préférentiellement la leader plutôt que la piste, les leaders sont capables d'amener des recrutées vers une nouvelle source bien qu'une piste soit déjà effective vers une autre source.

1.3 Le groupe

Si la possibilité de recruter en groupe a ses avantages (mobilisation plus rapide que pour le tandem, réorientation possible du choix collectif), ce mode de mobilisation n'a été que peu étudié. Ainsi, on ne connaît rien de la modulation du comportement de leader en fonction de la qualité de la nourriture. Or, la modulation du nombre de fourmis recrutées et guidées par la leader peut jouer un rôle essentiel dans la dynamique de récolte, la sélection de la ressource la plus avantageuse et éventuellement la capacité de la colonie à réorienter son choix collectif.

Cette modulation pourrait se faire par le nombre de leaders ou par la taille des groupes recrutés :

- d'une part, une modulation du nombre de fourmis leader se baserait sur la motivation des fourmis à recruter un groupe en fonction de multiples critères tels que la qualité de la source, l'incapacité à transporter seule la nourriture (comme pour le déclenchement de pistage chez *Pheidole pallidula* (Detrain et Deneubourg, 1997) ou encore la capacité à ingérer un volume critique (comme pour le comportement de pistage chez *Lasius niger* (Mailleux et al, 2006)) ;
- d'autre part, une modulation de la taille des groupes, impliquerait un contrôle de la part de la leader sur le nombre de fourmis qu'elle recrute. Ce contrôle pourrait s'effectuer sur le nombre de fourmis qu'elle invite par signaux tactiles (flagellations antennaires) ou par une modulation de son attractivité chimique. En plus d'une modulation du comportement d'invitation (tactile ou chimique), il est possible que la leader module la taille des groupes en recrutant dans des zones à plus ou moins forte densité au sein du nid.

Il est possible que la réponse soit en fait un mélange des deux hypothèses citées ci-dessus et que le nombre de leaders ainsi que la taille des groupes recrutés soient affectés par la qualité de la source de nourriture. C'est dans la lignée de ces questions que se situe ce mémoire.

1.4 La mémoire et la fidélité à la source

La mémoire des leaders a aussi été étudiée. Comme nous l'avons cité ci-dessus, Biseau et al. , 1994 ont montré que la leader utilisait principalement des clés visuelles pour s'orienter lors de son retour à la source. Cette conclusion s'accorde avec les observations de Beckers et al., 1990 qui démontraient la possibilité de rediriger le choix collectif de la colonie chez *Tetramorium caespitum*. En effet, si la leader s'orientait en fonction de la piste déposée, elle serait incapable de conduire un peloton d'ouvrières vers une source nouvellement découverte car cette leader serait « piégée » comme les autres ouvrières par la piste chimique. Il va donc de soi qu'elle doit disposer d'une mémoire efficace.

Puisque cette mémoire doit être efficace, il est fort possible que les individus n'utilisent pas seulement des clés visuelles pour s'orienter mais également des clés olfactives, comme c'est le cas pour de nombreux hyménoptères, comme par exemple chez les bourdons (Dornhaus et Chittka, 2004). Quelques études ont déjà vu le jour sur l'importance que peuvent avoir les odeurs chez les fourmis dans la navigation des fourrageuses (Wolf et Wehner, 2005) ou dans leur capacité d'apprentissage et de discrimination olfactive des fourmis (Dupuy et al., 2006). Cependant, dans la plupart de ces études, les temps d'apprentissage sont longs et ne peuvent être comparés avec des temps d'exploitation de sources ponctuelles. Aussi, nous tenterons de mettre en évidence un apprentissage rapide et à court terme des fourmis quant à l'odeur de la source qu'elles exploitent.

En résumé, chez *Tetramorium caespitum*, l'existence d'un pistage chimique et l'importance du leader dans le guidage des fourmis ont été clairement démontrés. Notre étude s'inscrit sur ces bases et vise à compléter nos connaissances sur la formation des groupes en eux-mêmes et la modulation que les leader peuvent effectuer selon la source exploitée. Nous verrons si cette modulation peut avoir une influence sur le recrutement global. A la suite de cette première expérience, nous tenterons de mettre en évidence un apprentissage et une mémorisation à court terme des fourmis de l'odeur de la source qu'elles exploitent.

Dans un second temps, nous utiliserons nos conclusions expérimentales dans l'élaboration d'un modèle informatique. Nos simulations sont inspirées des travaux de précédents qui visaient à étudier la réponse collective de colonies de *Myrmica sabuleti* (Biseau et al., 1991) et de colonies de *Lasius niger* et *Tetramorium cespitum* (Beckers et al, 1990). Aussi, nous étudierons grâce à ce modèle l'influence que peut avoir la probabilité pour une fourmi de devenir leader et la taille des groupes formés sur le choix collectif d'une colonie confrontée à deux sources de nourriture.

2 Objectifs du mémoire

Nous allons dans ce mémoire nous intéresser au recrutement de type groupe/masse effectué par *Tetramorium caespitum*. Notre objectif est de quantifier l'influence de la qualité de la source de nourriture offerte sur le recrutement. Nous allons offrir aux fourmis différentes qualités de sources de nourriture de manière à en mesurer l'influence sur les caractéristiques du recrutement à savoir le nombre de groupes formés, la taille des différents groupes et leur dynamique d'apparition au fil du temps. Dans la mesure où une modulation du recrutement de groupe peut influencer la dynamique globale de recrutement, nous comparerons les flux de fourmis en fonction du type de nourriture offerte et nous quantifierons au cours du temps la contribution relative des groupes à la mobilisation générale des ouvrières.

Nous testerons ensuite la mémoire olfactive à court terme des fourmis. Pour cela, nous leur proposerons une première source de nourriture aromatisée. Après un petit temps d'apprentissage, nous leur donnerons le choix entre deux nouvelles sources, la première ayant la même odeur que celle proposée en premier lieu et la seconde ayant une odeur différente. Nous verrons dès lors comment se répartissent les fourmis entre ces deux sources.

Enfin, nous développerons un modèle informatique prenant en compte les modalités du recrutement de groupe. Ce modèle simulera une situation de choix binaire dans laquelle les individus peuvent s'orienter vers deux sources fictives. Nous étudierons différents paramètres pour mesurer leur influence sur la sélection d'une ressource par la colonie. Plus précisément, nous examinerons :

- l'influence que peut avoir la probabilité qu'a une fourmi de devenir leader d'un groupe ;
- l'influence que peut avoir la taille des groupes recrutés.

Ces deux paramètres seront étudiés dans le cas de deux sources identiques offertes simultanément et dans le cas de deux sources différentes proposées en différé.

3 Matériels et méthodes

3.1 Biologie de l'espèce

Tetramorium caespitum est une fourmi de petite taille commune de nos régions. Elle vit entre 0 et 2400 mètres d'altitude, en Europe, Asie, Afrique et Amérique du Nord. Elle préfère les terrains sablonneux, rocheux, pauvres en végétation et ensoleillés. Ses nids sont généralement peu profonds et étendus. La colonie peut compter jusqu'à 30 000 individus mais se compose en moyenne de 11 000 individus (Brian et al., 1967 in Hölldobler et Wilson, 1990). Son régime alimentaire comprend des proies vivantes peu mobiles, des débris d'animaux, du nectar qu'elle se procure dans les fleurs se trouvant au sol, des graines de graminées ou encore du miellat de pucerons élevés par la colonie (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Roisin, 1982). Elle forme des sociétés très combatives et agressives (Hölldobler et Wilson, 1990) et est territoriale (Roisin, 1982).

Les ouvrières mesurent entre 2 et 4 mm alors que les reines et les mâles mesurent entre 6 et 8 mm. Leur identification n'est pas aisée car le genre *Tetramorium* recèle nombre d'espèces cryptiques (Shlick-Steiner et al. 2006). *Tetramorium caespitum* est en effet très proche de *Tetramorium impurum*. Les principaux moyens de différentiation morphologique et éthologique sont les génitalia des mâles, la couleur des ouvrières, les périodes et modalité d'essaimage, la première essaimant de juin à août alors que *Tetramorium impurum* essaime de juillet à septembre (Roisin, 1982), ou encore par la capacité de la glande de Dufour (Hölldobler et Wilson, 1990).

Nos colonies ayant été récoltées au début du mois de septembre 2006, nous avons de bonnes raisons d'affirmer qu'il s'agit de *Tetramorium caespitum* car aucun sexué n'y a été trouvé. De plus, la couleur foncée et uniforme des ouvrières de nos colonies est un caractère supplémentaire à l'appui qu'il s'agit de *Tetramorium caespitum*, les ouvrières de *Tetramorium impurum* possédant quant à elles un corps plus roux que leur tête foncée (Biseau et Couvreur, 1994).

3.2 Récolte et élevage des colonies

Quatre colonies ont été récoltées les 19 et 21 septembre 2006. Les colonies BT01 et BT02 ont été récoltées sur le ballast de la gare de Treignes et les colonies BT03, BT04 et BT06 ont été récoltées à la carrière de Vaucelles. La colonie BT01 comptait 750 individus lors des expériences, la colonie BT02, 1000 individus, les colonies BT03 et BT04, 1200 individus et la colonie BT06 comptait 4000 individus. Aucune des colonies ne possédait de reine et/ou de couvain. Nous avons choisi de scinder la colonie BT06 en deux colonies sœurs de 2000 individus que nous avons nommés BT06 A et BT06 B. Nous disposons donc de 2 grandes colonies (BT06 A et B) et de 4 colonies de petite taille (BT01, BT02, BT03 et BT04).

Les colonies ont été élevées au sein du laboratoire à une température de 23°C +/- 2°C avec une photopériode de 12 heures. Elles étaient placées dans des bacs en plastique de 34 cm x 26 cm x 5 cm (L x l x h) dont les parois latérales ont été enduites de Fluon® en prévention d'une évasion des fourmis. Les fourmis avaient à leur disposition un tube à essai de 16 cm de long et 1,5 cm de diamètre obscurci par du papier rouge et contenant deux cm d'eau en contact avec un bouchon d'ouate. Ce tube à essai sert de lieu de nidification pour les fourmis. En plus de ce site de nidification, les fourmis avaient accès à un tube à essai rempli au trois quarts d'eau et bouché par un bouchon d'ouate leur permettant de s'abreuver et à un tube contenant une solution de cassonade également bouché par un morceau d'ouate. En plus de cette solution sucrée, les fourmis recevaient deux fois par semaine un ver de farine coupé en deux comme source de protéines.

3.3 Traitements statistiques

L'ensemble des tests statistiques utilisés dans ce mémoire sont appliqués selon Zar, Fourth Edition. Pour tous les tests réalisés dans ce mémoire, nous avons choisi comme seuil de signification la valeur communément admise par la communauté scientifique, à savoir 0,05.

4 Etude expérimentale de l'influence de la nourriture sur le recrutement de type groupe/masse de *Tetramorium caespitum*

4.1 Influence sur les groupes et la dynamique de recrutement

Comme nous l'avons signalé précédemment, la récolte de nourriture est une priorité pour les colonies de fourmis. Un des problèmes que peuvent rencontrer les colonies est de coordonner cette récolte et d'effectuer un choix optimal entre plusieurs sources de nourriture différentes. Ainsi, face à deux sources, la colonie pourra répartir ses ouvrières de façon équitable ou sélectionner une des deux sources et l'exploiter au maximum au détriment de l'autre. Il est particulièrement avantageux pour une colonie de pouvoir sélectionner une source de nourriture si ces deux sources sont différentes. Aussi, nous allons nous intéresser à un mode de sélection, à savoir la modulation du signal de recrutement. Hangartner (1969) énonçait que plus une source est intéressante, plus elle sera associée à un dépôt de piste élevé. Rappelons que Verhaeghe (1978) a effectivement montré que le dépôt était bien modulé en fonction de la concentration en sucre de la nourriture chez *Tetramorium caespitum*.

Nous allons lors de cette expérience étudier l'influence de la nourriture non pas sur le dépôt de piste mais sur la formation des groupes. Nous nous intéresserons au nombre de groupes formés, à leur taille, leur temps de formation et la part que représente le recrutement par groupe dans le recrutement total. Quatre types de nourriture différents seront offerts, à savoir :

- du sucre 0,1 molaire,
- du sucre 1 molaire,
- un ver de farine entier,
- un ver de farine découpé en morceaux.

La comparaison des solutions sucrées nous permettra de quantifier une éventuelle différence dans la formation des groupes en fonction de la concentration en sucre, toutes les autres conditions étant semblables. La présentation sous deux formes de sources de protéines,

à savoir le ver de farine soit entier soit découpé, nous permettra quant à elle de quantifier l'influence de l'accessibilité à une nourriture identique. Lorsque le ver est découpé en morceaux, la probabilité de rencontrer la nourriture est plus forte (cette probabilité est fonction du périmètre accessible de la nourriture) que pour le ver entier. De plus, lorsque la cuticule du ver est découpée, l'hémolymphe est directement accessible aux ouvrières.

4.2 Matériels et méthodes

Nous avons utilisé pour ce chapitre du mémoire les colonies BT03, BT04, BT06 A et BT06 B. Durant toute la durée des expériences (environ 2 mois), les fourmis sont placées dans des bacs aménagés à cet effet. Cet aménagement consiste en 2 plaquettes de plastique couvertes de Fluon® placées verticalement dans deux coins contigus du bac ; elles forment un entonnoir au creux duquel se trouve un pont menant à une plate-forme sur laquelle nous déposerons la nourriture. Nous avons construit ce dispositif en entonnoir afin de maximiser la probabilité qu'une fourmi arrive à la source. En effet, lors d'expériences préliminaires, nous avons observé qu'un nombre non négligeable de groupes formés au cours du recrutement s'égaraient et n'arrivaient pas à la source. De plus, *Tetramorium caespitum* semble ne pas être une bonne grimpeuse (Roisin, 1982 ; Katayama et Suzuki, 2003). Nous avons donc favorisé la montée sur le pont et diminué les risques d'égarement afin d'augmenter le nombre de groupes observés pendant l'expérience pour tous les types de nourriture.

Les colonies sont affamées 4 jours avant le début de chaque expérience. Durant ces quatre jours, les fourmis n'ont à leur disposition qu'un tube à essai contenant de l'eau. Le cinquième jour, nous disposons une source de nourriture au centre de la plate-forme située à l'extrémité du pont. Les sources proposées seront :

- 0,6 ml de sucre 0,1 molaire,
- 0,6 ml de sucre 1 molaire,
- un ver de farine tué entier,
- un ver de farine tué et coupé en 5 morceaux de taille identique (27 ml³).

Le sucre est placé dans une source métallique de 30 mm de diamètre et d'une hauteur de 3 mm, creusée d'une croix de 2 mm de profondeur dont chacune des deux branches mesure 24 mm de long. Le ver de farine tué et entier est déposé au centre de la plate-forme alors que les morceaux du ver de farine découpé sont disposés de façon à former un carré avec un morceau en son centre. Chaque nourriture est offerte 3 fois à chaque colonie pour obtenir un total de 48 expériences (4 colonies x 4 nourritures x 3 répétitions). Chaque recrutement a été filmé pendant 1h30.

Les vidéos sont visionnées et chaque groupe observé est noté, ainsi que sa taille et son temps d'arrivée sur la plate-forme. Nous comptabilisons également chaque fourmi qui rentre ou sort de la plate-forme située à l'extrémité du pont ainsi que son temps d'entrée ou de sortie. Ces mesures nous permettront de comparer le recrutement selon le nombre de groupes formés, la taille des groupes formés, la probabilité qu'a une fourmi de devenir leader et enfin selon la dynamique de recrutement (comparaison des flux entrant, sortant et total). Nous avons choisi un critère un peu plus restrictif que celui choisi par Biseau et al., 1994. Nous avons défini qu'une recrute ne faisait plus partie d'un groupe à partir du moment où la distance qui la séparait de la dernière recrute du peloton dépassait 3 cm.

4.3 Résultats

4.3.1 Influence sur les groupes

4.3.1.1 Influence de la nourriture et de la colonie sur le nombre de groupes formés

Nous avons dénombré les groupes formés durant l'heure et demie d'expérimentation pour chaque colonie et chaque type de nourriture avec trois répétitions par couple colonie-nourriture (table 1). Les valeurs marquées d'un astérisque indiquent l'apparition avant la fin de l'expérience d'un recrutement de masse trop dense que pour pouvoir encore discerner de façon fiable les groupes dans le flux des fourmis.

Taille de colonie	Nom	Sucrose 0,1M	Sucrose 1M	Ver entier	Ver découpé
Petites colonies	BT03	0	4	0	0
	BT03	0	14	4	10
	BT03	5	12*	4	13
	BT04	0	0	0	2
	BT04	0	4	1	2
	BT04	0	0	2	6
Grandes colonies	BT06 A	8	10*	3*	2
	BT06 A	7*	14*	16	9
	BT06 A	8*	13	14	20
	BT06 B	4	11*	8	13*
	BT06 B	10*	12*	10	8*
	BT06 B	9*	13*	12	17*

Table 1. Nombre de groupes formés pour chaque colonie et chaque type de nourriture pour les trois répétitions. Les cases marquées d'un astérisque indiquent les expériences où un recrutement de masse est apparu.

Comme nous pouvons le voir, les expériences durant lesquelles un recrutement de masse trop dense est apparu concernent principalement les grandes colonies. Le nombre de groupes formés lorsque l'on offre du sucre 0,1M semble également plus petit que lorsque l'on offre du sucre 1M, notamment dans le cas des petites colonies. Ce même constat peut être fait pour les petites colonies dans le cas du ver de farine entier qui semble induire la formation de moins de groupes que le ver de farine découpé. Les résultats apparaissent moins tranchés pour les grandes colonies même si les mêmes tendances semblent se dégager. Aussi, l'emploi des tests statistiques va-t-il nous révéler si les différences observées sont significatives.

Nous avons comparé le nombre de groupes formés pour chaque type de nourriture entre les petites et les grandes colonies. La table 2 représente le nombre moyen de groupes formés pour chaque couple « taille de colonie – type de nourriture ». Ces valeurs sont accompagnées de la valeur de p obtenue pour la comparaison du nombre de groupes formés entre les deux tailles de colonie (Mann-Whitney) et pour la comparaison entre les différents types de nourriture (Kruskal-Wallis).

	Sucrose 0,1M	Sucrose 1M	Ver entier	Ver découpé	p (Kruskal-Wallis)
Petites colonies	$0,83 \pm 2,04$ (n = 6)	$5,66 \pm 5,98$ (n = 6)	$1,83 \pm 1,83$ (n = 6)	$5,5 \pm 5,12$ (n = 6)	0,071
Grandes colonies	$7,66 \pm 2,06$ (n = 6)	$12,16 \pm 1,47$ (n = 6)	$10,5 \pm 4,63$ (n = 6)	$11,5 \pm 5,96$ (n = 6)	0,17
p (Mann Whitney)	0,0065	0,12	0,0087	0,14	

Table 2. Nombre moyen de groupes formés par taille de colonie et type de nourriture et valeur de p obtenue pour les différentes comparaisons. Le nombre entre parenthèses indique le nombre de répétitions.

Pour la comparaison des résultats obtenus pour les deux concentrations de sucre, nous pouvons voir que la tendance observée, à savoir que le nombre de groupes formés est plus élevé pour le sucre 1M, n'est pas significative. Cela dit, au vu des résultats, nous sommes en droit de penser qu'une augmentation du nombre de répétitions mettrait en évidence une différence significative et ce, pour les deux tailles de colonies.

Il en va de même pour les résultats obtenus pour le ver de farine entier et découpé chez les petites colonies. Le nombre de groupes formés semble plus élevé lorsque l'on offre un ver découpé bien que cette tendance ne soit pas significativement différente d'un point de vue statistique. Il n'y a par contre aucune différence entre le nombre de groupes formés lorsque l'on offre un ver entier ou un ver découpé à une grande colonie.

La taille de la colonie joue également un rôle important dans le nombre de groupes formés. Nous pouvons voir en effet que quelle que soit la nourriture offerte, le nombre de groupes formés est toujours plus élevé pour les grandes colonies. Cette tendance est d'ailleurs très significative lorsque l'on compare les résultats obtenus pour le sucre 0,1M et ceux obtenus pour le ver de farine entier.

Nous devons également rappeler que la plupart des expériences dont l'observation des groupes a été interrompue par l'apparition d'un recrutement de masse trop dense concernaient les grandes colonies, particulièrement dans le cas du sucre 1M. Aussi, nous avons sans doute sous-estimé le nombre de groupes formés par les grandes colonies. Nous avons donc

choisi de comparer un autre paramètre du recrutement de groupe : le temps de formation des groupes.

4.3.1.2 Influence de la nourriture sur le temps de formation des groupes

Nous avons vu que pour les expériences ayant un fort recrutement (celles menant à l'apparition d'un recrutement de masse durant l'heure et demie d'observation), le nombre de groupes n'a pu être observé et donc comptabilisé que durant un laps de temps parfois court : en effet, il faut parfois moins de 20 minutes avant que le recrutement de masse ne devienne trop dense. Si le nombre de groupes formés par expérience n'est pas significativement différent pour les différentes nourritures, nous allons voir si ces groupes sont répartis de la même façon dans le temps pour les différentes nourritures. Nous allons pour cela comparer les temps de formation des groupes pour les grandes et petites colonies en fonction du type de nourriture. La table 3 reprend le temps moyen de formation des groupes (en secondes) et les valeurs de p obtenues pour la comparaison des temps moyens de formation en fonction de la nourriture (Kruskal-Wallis) et en fonction de la taille de la colonie (Mann-Whitney).

	Sucrose 0,1M	Sucrose 1M	Ver entier	Ver découpé	p (Kruskal-Wallis)
Petites colonies	3188 s ± 1756 (n = 5)	2491 s ± 1116 (n = 34)	3530 s ± 977 (n = 11)	2553 s ± 1309 (n = 33)	0,05
Grandes colonies	2410 s ± 1232 (n = 46)	1065 s ± 956 (n = 73)	2509 s ± 1354 (n = 63)	1846 s ± 1018 (n = 69)	< 0,0001
p (Mann Whitney)	0,31	< 0,0001	0,019	0,0064	

Table 3. Temps moyens de formation des groupes par taille de colonie et type de nourriture et valeurs de p obtenues pour les différentes comparaisons.

Comme nous pouvons le constater, pour tous les types de nourriture, les grandes colonies ont un temps de formation plus rapide que les petites colonies. Cette différence est très significative pour le sucre à forte concentration ainsi que pour les deux sources protéiniques. Les grandes colonies ont donc tendance à former des groupes plus tôt dans le recrutement.

Pour l'influence de la nourriture, nous voyons que la différence entre les temps de formation pour les petites colonies est au seuil de signification. Nous pouvons remarquer que le temps moyen de formation des groupes est plus rapide lorsque la concentration en sucre augmente et que les groupes sont également plus vite formés lorsque la nourriture est plus

accessible. Cette dernière tendance est également observée chez les grandes colonies et dans ce cas, cette tendance est significative. Aussi, nous avons effectué le post-test de Dunn pour voir où se situait cette différence. La table 4 donne les valeurs de p obtenues pour ce post-test pour toutes les comparaisons entre type de nourriture pour les grandes colonies.

	p (Dunn)
Sucrose 0,1M vs Sucrose 1M	< 0,001
Sucrose 0,1M vs Ver entier	> 0,05
Sucrose 0,1M vs Ver découpé	> 0,05
Sucrose 1M vs Ver entier	< 0,001
Sucrose 1M vs Ver découpé	< 0,001
Ver entier vs Ver découpé	> 0,05

Table 4. Valeurs de p du post-test de Dunn obtenues à la suite du test de Kruskal-Wallis pour la comparaison des temps de formation des groupes pour les différents types de nourriture offerte pour les grandes colonies.

Comme nous le voyons, le sucre 1M induit des temps de formation nettement plus rapides que toutes les autres nourritures. Par contre, la différence entre les résultats obtenus pour le ver de farine entier et ceux du ver découpé n'est, quant à elle, pas significative.

Suite à ces deux premières comparaisons, il y a fort à penser que le nombre total de groupes formés pour des expériences dont l'observation est interrompue est sous-estimé et que le temps de formation des groupes est un meilleur indicateur de l'importance du recrutement de groupes par type de nourriture que le nombre absolu de groupes observés.

4.3.1.3 Influence de la nourriture et de la colonie sur la taille des groupes

Nous allons ici comparer la distribution de la taille des groupes formés par les différentes colonies pour les différents types de nourriture. La table 5 reprend la taille moyenne des groupes formés par colonie et par type de nourriture ainsi que les valeurs de p obtenues pour chaque comparaison.

	Sucrose 0,1M	Sucrose 1M	Ver entier	Ver découpé	p (Kruskal-Wallis)
Petites colonies	$2,8 \pm 1,30$ (n = 5)	$6,67 \pm 6,64$ (n = 34)	$6,09 \pm 4,90$ (n = 11)	$6,45 \pm 4,32$ (n = 33)	0,05
Grandes colonies	$4,80 \pm 2,32$ (n = 46)	$8,06 \pm 5,47$ (n = 73)	$5,88 \pm 3,65$ (n = 63)	$8,86 \pm 6,73$ (n = 69)	< 0,0001
p (Mann Whitney)	0,0043	0,037	0,76	0,053	

Table 5. Taille moyenne des groupes formés pour chaque type de nourriture et chaque taille de colonie et valeurs de p obtenues pour les différentes comparaisons.

Nous pouvons voir que pour les sources sucrées, la taille des groupes formés est influencée par la taille de la colonie. En revanche, pour les sources protéiniques, nous n'avons pas mis en évidence une telle différence. Quant à la comparaison de la taille des groupes formés par une même taille de colonie mais pour des sources de nourriture différentes, nous voyons que cette taille moyenne est significativement influencée par le type de nourriture offerte pour les grandes colonies mais non pour les petites. La table 6 reprend les résultats du post-test de Dunn qui nous révèlera où se situe cette différence dans le cas des grandes colonies.

	p (Dunn)
Sucrose 0,1M vs Sucrose 1M	< 0,01
Sucrose 0,1M vs Ver entier	> 0,05
Sucrose 0,1M vs Ver découpé	< 0,001
Sucrose 1M vs Ver entier	> 0,05
Sucrose 1M vs Ver découpé	> 0,05
Ver entier vs Ver découpé	< 0,05

Table 6. Valeur de p obtenues pour le post-test de Dunn appliqué à la suite du test de Kruskal-Wallis portant sur la taille moyenne des groupes en fonction de la nourriture offerte pour les grandes colonies.

Comme nous pouvons le voir, dans le cas des grandes colonies, les groupes formés sont en moyenne plus petits pour une faible concentration en sucre que pour une forte concentration. Nous voyons également que l'accès à la nourriture est important car les groupes formés pour le ver découpé sont significativement plus grands que pour le ver entier. La taille des groupes dépend donc à la fois de la taille de la colonie, pour les sources sucrées, et également du type de nourriture offerte dans le cas des grandes colonies.

La figure 1 reprend les distributions de la taille des groupes pour chaque type de nourriture et pour chaque taille de colonie. Pour les petites colonies, le nombre de groupes est parfois trop faible que pour vraiment percevoir l'allure de la distribution. Cependant, il ressort tout de même que pour chaque type de nourriture, la distribution semble asymétrique et orientée vers des petites valeurs de taille de groupes. Il en va de même pour les grandes colonies. Cependant, au sein des grandes colonies, nous pouvons voir que pour le sucre 0,1M, la distribution s'arrête à une taille de groupe égale à 11 alors que pour les trois autres types de nourriture, la distribution s'étale jusqu'à de plus grandes valeurs. C'est assurément de là que provient la différence significative entre le sucre 0,1M et les autres nourritures.

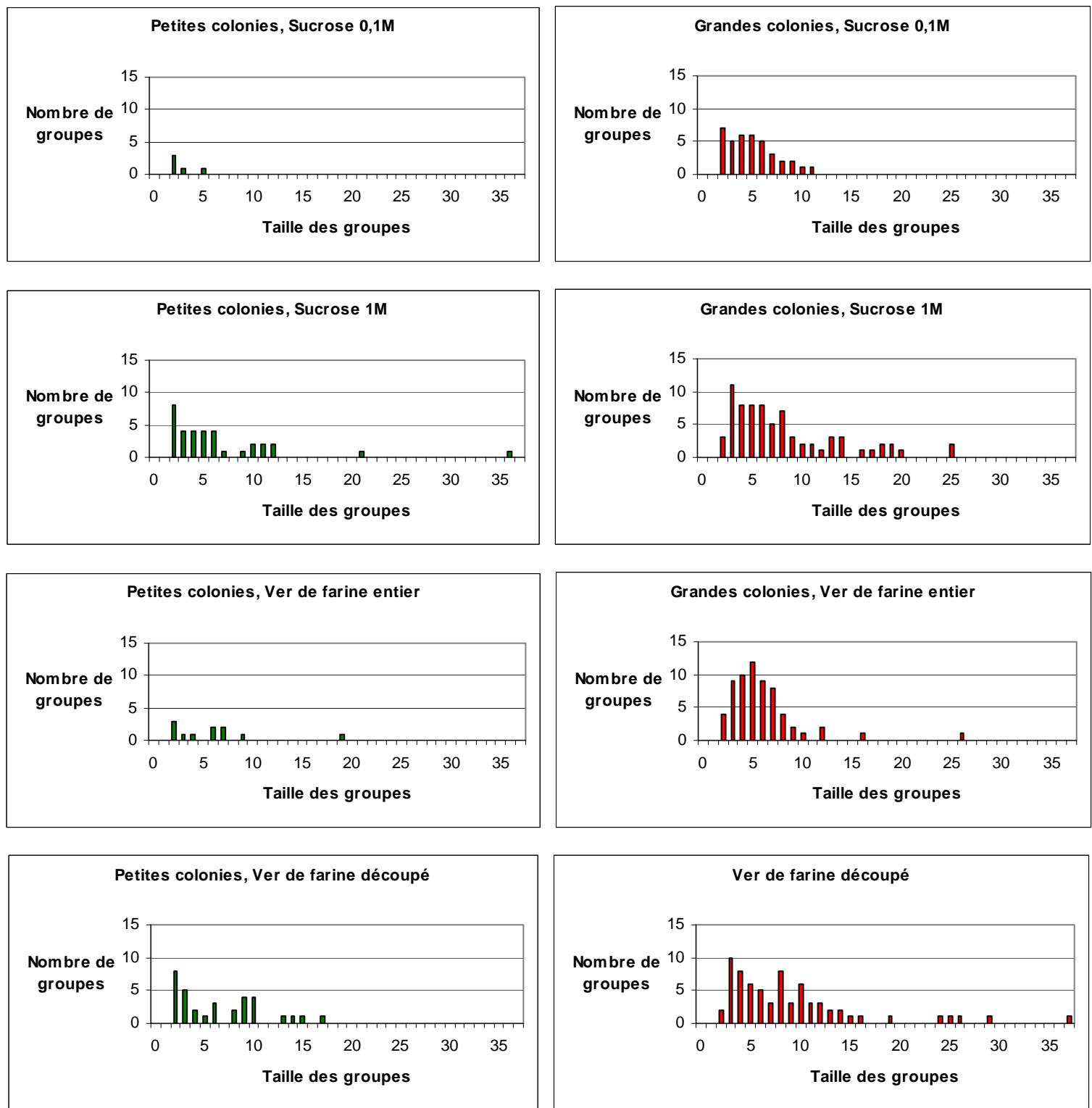


Figure 1. Distribution de la taille des groupes formés par les petites et grandes colonies sur l'ensemble des 3 répétitions pour chaque type de nourriture (sucrose 0,1 molaire, sucre 1 molaire, ver de farine entier, ver de farine découpé).

4.3.1.4 Influence de la nourriture sur la probabilité de devenir leader

Nous avons relevé au fil des 48 expériences le nombre de groupes formés ainsi que le nombre de fourmis quittant l'aire sur laquelle la nourriture est offerte. La probabilité pour une fourmi de devenir leader une fois qu'elle quitte l'aire est donnée par le rapport entre le nombre de fourmis ayant quitté l'aire avant l'arrivée du n^e groupe et le nombre total de groupes arrivés (= n). Nous avons calculé la probabilité pour une fourmi de devenir leader pour chaque type de nourriture et de colonie. Etant soucieux de calculer cette probabilité sur un nombre suffisamment grand de groupes et de répétitions, nous n'avons pas pris en compte les petites colonies pour cette mesure. Ensuite, avec ce même souci, nous avons exclu les expériences sur les grandes colonies pour lesquelles nous n'obtenions pas au moins 5 groupes.

Pour les répétitions restant sélectionnées, nous avons constaté que la valeur minimale du nombre de groupes observés était de 7. Nous avons donc décidé de calculer la probabilité pour une fourmi de devenir leader sur base des données recueillies lors de l'arrivée du 7^e groupe, soit :

$$\text{probabilité de devenir leader} = \frac{7}{\text{nombre de fourmis ayant quitté l'aire avant l'arrivée du 7^e groupe}}$$

La table 7 reprend la probabilité de devenir leader pour chaque répétition de chaque nourriture offerte et la valeur moyenne qui y est associée.

RéPLICATION	SUCROSE 0,1M	SUCROSE 1M	VER ENTIER	VER DÉCOUPÉ
1	0,023	0,11	0,054	0,076
2	0,035	0,17	0,075	0,28
3	0,032	0,028	0,017	0,079
4	0,031	0,092	0,024	0,21
5	0,031	0,10	0,047	0,08
6		0,15		
Moyenne	0,030 ± 0,0044	0,11 ± 0,049	0,043 ± 0,023	0,15 ± 0,095

Table 7. Probabilité pour une fourmi de devenir leader pour chaque type de nourriture et chaque réplication et valeur moyenne qui y est associée.

Le test de Kruskal-Wallis nous indique qu'il existe une différence significative entre les probabilités pour une fourmi de devenir leader selon la nourriture offerte ($p = 0,0088$). En

effet, nous pouvons voir que la probabilité pour une fourmi de devenir leader pour le sucre 1M est plus de 3 fois supérieure à celle d'une fourmi recrutant vers du sucre 0,1M. Cette différence élevée n'est pourtant pas significative ($p > 0,05$, Dunn). Cependant, il est plus que probable que si nous augmentions nos répétitions, cette différence s'avèrerait significative.

La probabilité de devenir leader est également 3 fois plus élevée pour le ver de farine découpé que pour le ver offert entier. L'accessibilité à la nourriture a donc une influence sur la probabilité de devenir leader. Toutefois, comme dans le cas du sucre, cette différence n'est pas significative ($p > 0,05$, Dunn). Ici aussi il nous semble raisonnable de supposer qu'un nombre plus grand de répétitions montrerait une différence significative.

En fait, la différence que nous signalait le test de Kruskal-Wallis se situe entre les résultats du sucre 0,1M et ceux du ver de farine découpé ($p < 0,05$, Dunn). Il existe donc bien une modulation du comportement de leader ou en tout cas une différence significative du nombre de leaders qui réussissent à amener leur groupe jusqu'à la source en fonction de la qualité de la nourriture offerte.

4.3.2 Influence de la nourriture sur le recrutement global

Tout au long des 48 expériences, nous avons dénombré les fourmis entrant et sortant de l'aire sur laquelle est offerte la nourriture. Cette mesure nous permet de connaître à tout moment le nombre de fourmis présentes sur l'aire. Ces mesures sont illustrées par les figures 2 et 3. Les graphiques reprennent pour les petites et grandes colonies et pour chaque type de nourriture le nombre moyen de fourmis entrées et sorties de l'aire ainsi que le nombre total de fourmis présentes sur l'aire au cours du temps.

Nous pouvons tout d'abord voir que pour tous les types de nourritures et les deux tailles de colonies, l'évolution au cours du temps du nombre de fourmis présentes sur l'aire est de type logistique. Ce résultat est en accord avec Verhaeghe et Deneubourg, 1983, qui montraient que chez *Tetramorium impurum*, pour deux tailles de colonies différentes et pour une solution de sucre 1M, la croissance du nombre de fourmis sur l'aire suit une équation logistique.

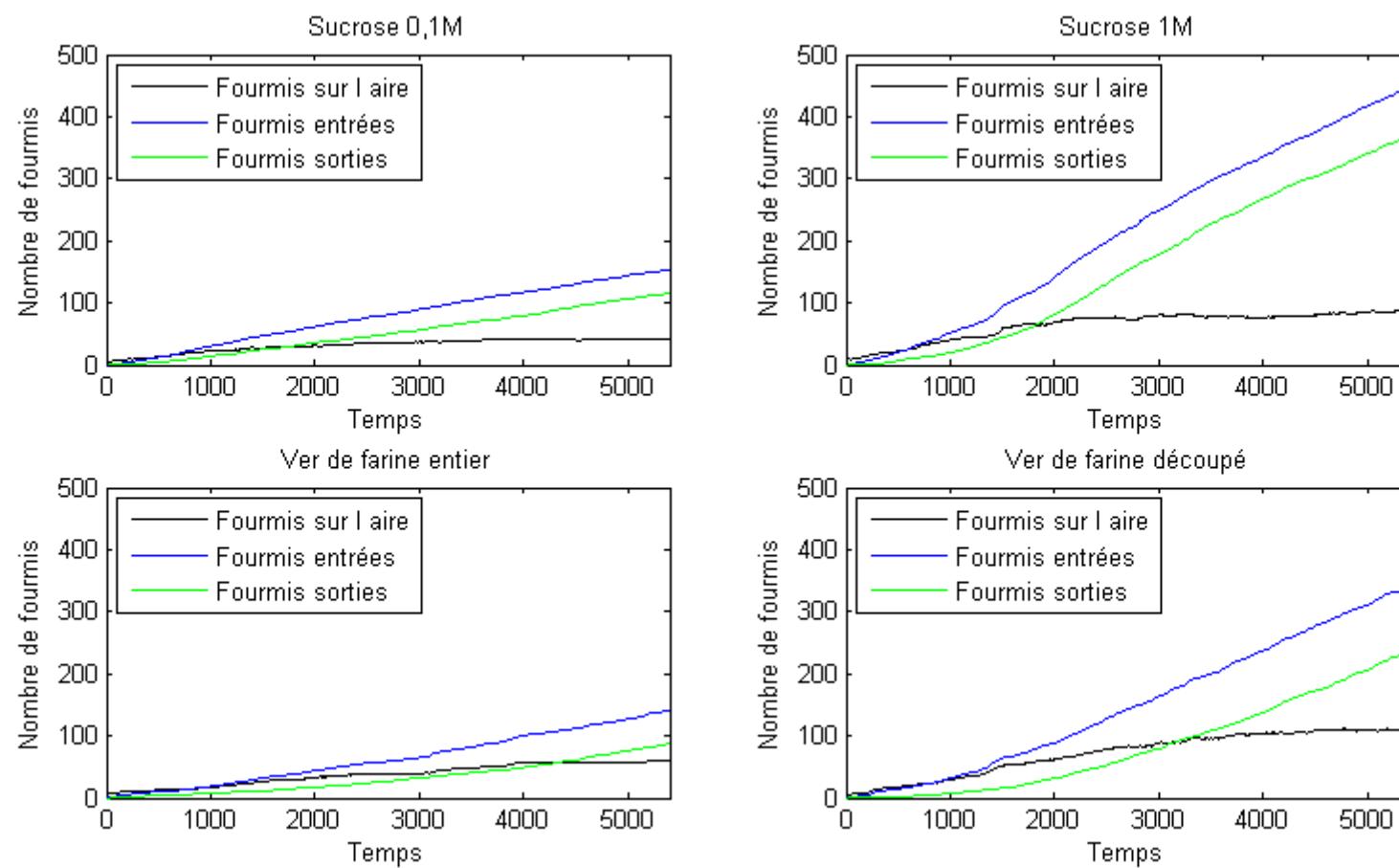


Figure 2. Evolution au cours du temps du nombre total cumulé de fourmis arrivées à l'aire et sorties de l'aire et nombre de fourmis présentes sur l'aire pour les petites colonies. Pour les quatre types de nourriture, le nombre de fourmis est le nombre moyen calculé d'après les 6 répétitions par type de nourriture.

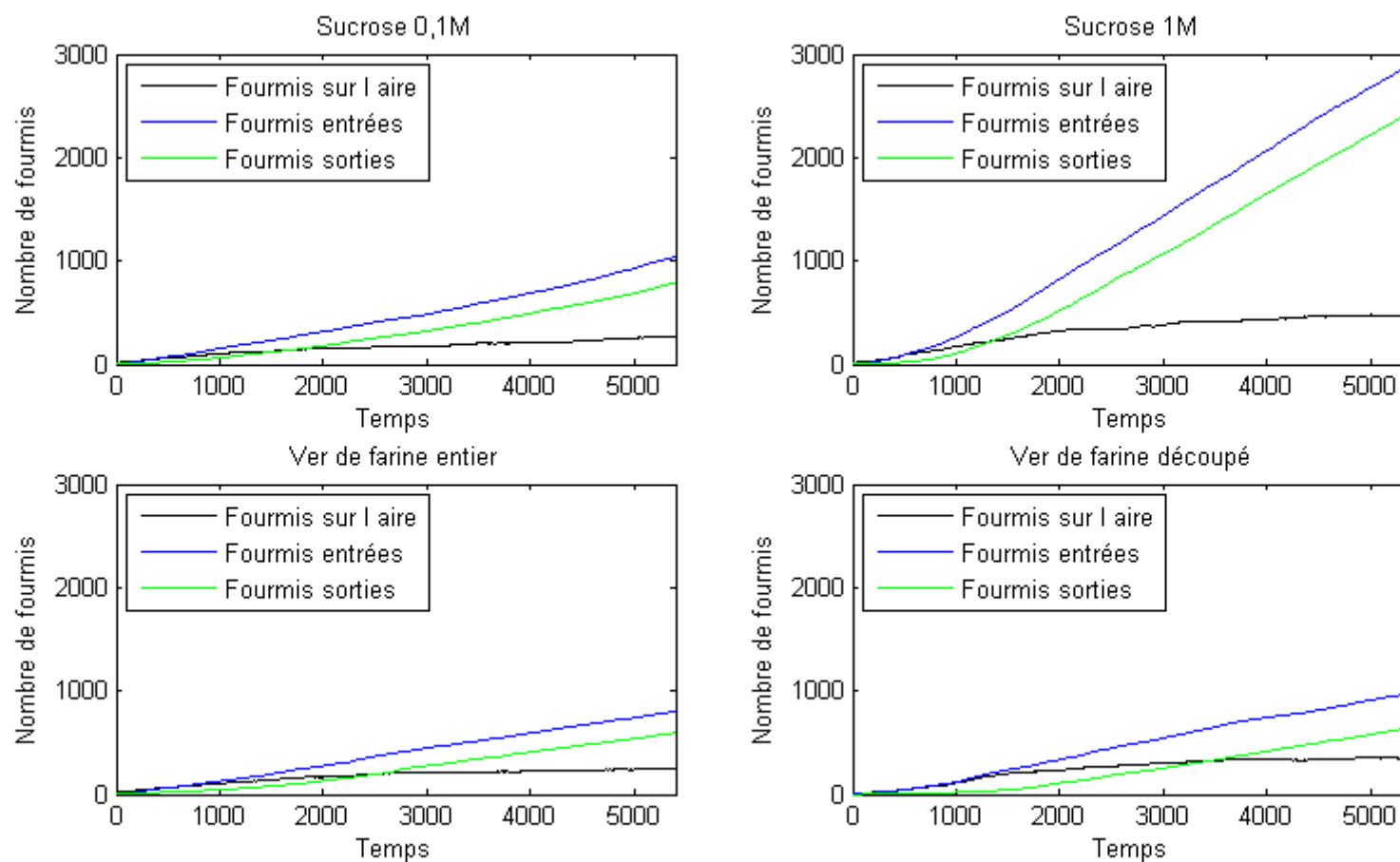


Figure 3. Evolution au cours du temps du nombre total cumulé de fourmis arrivées à l'aire et sorties de l'aire et nombre de fourmis présentes sur l'aire pour les grandes colonies. Pour les quatre types de nourriture, le nombre de fourmis est le nombre moyen calculé d'après les 6 répétitions par type de nourriture.

L'analyse des résultats obtenus pour les petites colonies montre que le recrutement vers le sucre 0,1M est plus faible que vers le sucre 1M. Cela se traduit au final par un nombre de fourmis sur l'aire 2 fois plus faible et un nombre de fourmis entrées et sorties 3 fois plus faible pour le sucre 0,1M. Nous pouvons tirer exactement la même conclusion en ce qui concerne les résultats obtenus par le ver de farine présenté entier ou découpé. Le nombre de fourmis entrées et sorties est 3 fois plus important et le nombre de fourmis sur l'aire est 2 fois plus grand pour le ver de farine découpé.

Pour les grandes colonies, la comparaison entre les résultats du sucre 0,1M et ceux du sucre 1M sont semblables à celle observée pour les petites colonies. Les résultats pour les sources protéiniques sont par contre différents. Si le nombre de fourmis sur l'aire en fin d'expérience est effectivement plus élevé pour le ver de farine découpé, le nombre d'entrées et de sorties est quant à lui fort similaire. Remarquons également que si le sucre 1M atteint ici le même nombre de fourmis sur l'aire que le ver de farine entier, le nombre de fourmis entrées et sorties du sucre à forte concentration est 3 fois plus important.

Nous voyons donc que dans plusieurs cas, le nombre de fourmis sur l'aire peut être identique pour deux nourritures différentes sans pour autant que le nombre d'entrées et de sorties soit le même. Aussi, nous avons calculé le temps moyen passé par une fourmi sur l'aire pour chaque type de nourriture, espérant ainsi trouver l'explication de ce nombre de fourmis présentes sur l'aire identique mais de flux d'entrée et de sortie totalement différents.

Pour cette mesure, nous avons mis en relation le nombre de fourmis quittant l'aire au temps t et le nombre de fourmis sur l'aire au temps $t-1$. Nous avons choisi de prendre une mesure chaque minute. Ainsi, toutes les 60 secondes, nous notons le nombre de fourmis sur l'aire et le nombre de fourmis ayant quitté l'aire durant les 60 secondes précédentes. Nous avons cumulé les résultats obtenus pour les 6 réplications des petites colonies pour chaque nourriture et nous avons fait de même pour les grandes colonies. Les figures illustrant la distribution du nombre de fourmis ayant quitté l'aire durant la minute m en fonction du nombre de fourmis sur l'aire à la minute $m-1$ respectivement pour les petites et grandes colonies pour chaque type de nourriture sont fournies en annexe (annexe 1). Les graphiques sont accompagnés d'une droite de régression linéaire, de l'équation de cette droite et du coefficient de détermination. L'équation de la droite de régression est de type $y = m \cdot x$. Le coefficient de proportionnalité m donne la probabilité pour une fourmi de quitter l'aire. L'inverse de cette valeur nous donne le temps moyen de séjour d'une fourmi sur l'aire.

La table 8 reprend le coefficient de corrélation r , le coefficient de détermination r^2 , la valeur de m et son inverse pour les petites colonies. La table 9 reprend les mêmes variables mais cette fois pour les grandes colonies.

Petites colonies	r	r^2	Pente de la droite	Temps de séjour sur l'aire
Sucrose 0,1M	0,27	0,0774	0,038	26 min
Sucrose 1M	0,78	0,61	0,064	15 min
Ver de farine entier	0,66	0,44	0,025	39 min
Ver de farine découpé	0,84	0,70	0,036	27 min

Table 8. Coefficient de corrélation (r) et de détermination (r^2), de la droite de régression, pente de cette droite et temps moyen passé sur l'aire par les fourmis pour les petites colonies.

Grandes colonies	r	r^2	Pente de la droite	Temps de séjour sur l'aire
Sucrose 0,1M	0,87	0,76	0,052	19 min
Sucrose 1M	0,92	0,84	0,082	12 min
Ver de farine entier	0,69	0,48	0,037	27 min
Ver de farine découpé	0,89	0,79	0,030	33 min

Table 9. Coefficient de corrélation (r) et de détermination (r^2), de la droite de régression, pente de cette droite et temps moyen passé sur l'aire par les fourmis pour les grandes colonies.

Le calcul du temps moyen de séjour sur l'aire confirme notre intuition pour expliquer les différences de flux observées. Pour les grandes colonies, le temps de séjour sur l'aire pour une fourmi recrutée vers du sucre 1M est près de 3 fois plus court que le temps de séjour d'une fourmi recrutée vers un ver de farine découpé. Cela explique le fait que pour le sucre 1M et le ver de farine découpé, nous obtenons chez les grandes colonies un nombre de fourmis sur l'aire semblable mais des flux d'entrée et de sortie très différents.

De plus, nous pouvons voir que, quelle que soit la taille de la colonie, le sucre 1M induit des temps de séjour un peu moins de deux fois plus courts que le sucre 0,1M. Par contre pour les sources protéiniques, les résultats obtenus pour les petites colonies, à savoir un temps de séjour plus court pour le ver de farine découpé, sont inversés chez les grandes colonies.

Ces résultats nous montrent qu'il existe bien une modulation de la réponse collective à la nourriture offerte. Pour continuer notre investigation de l'importance du groupe dans le recrutement, nous allons comparer la part prise par les groupes dans le flux entrant. Nous allons étudier si cette proportion est influencée par la taille de la colonie ou le type de nourriture proposée. Cette proportion est calculée au fil du temps d'expérimentation. Nous aurons donc une vue de l'évolution de la part que prend le groupe dans le flux entrant total au cours du temps. Ces proportions dynamiques sont illustrées par les figures 4 et 5.

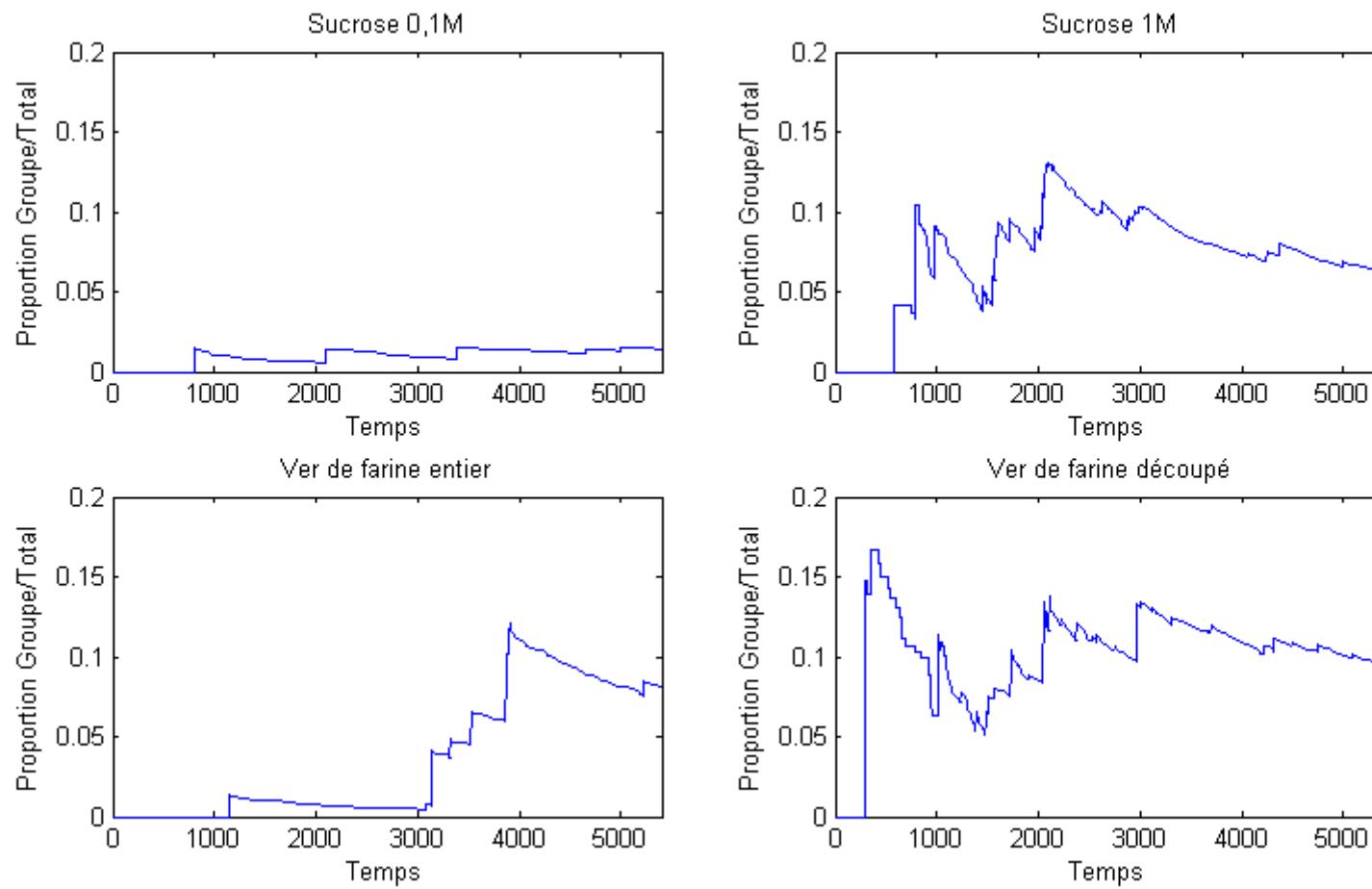


Figure 4. Evolution au fil du temps de la proportion que prend le flux en groupe cumulé dans le flux entrant total cumulé pour les petites colonies et les quatre types de nourriture offerte. La courbe représente la moyenne des proportions obtenues pour les 6 réplications de chaque couple petites colonies-type de nourriture.

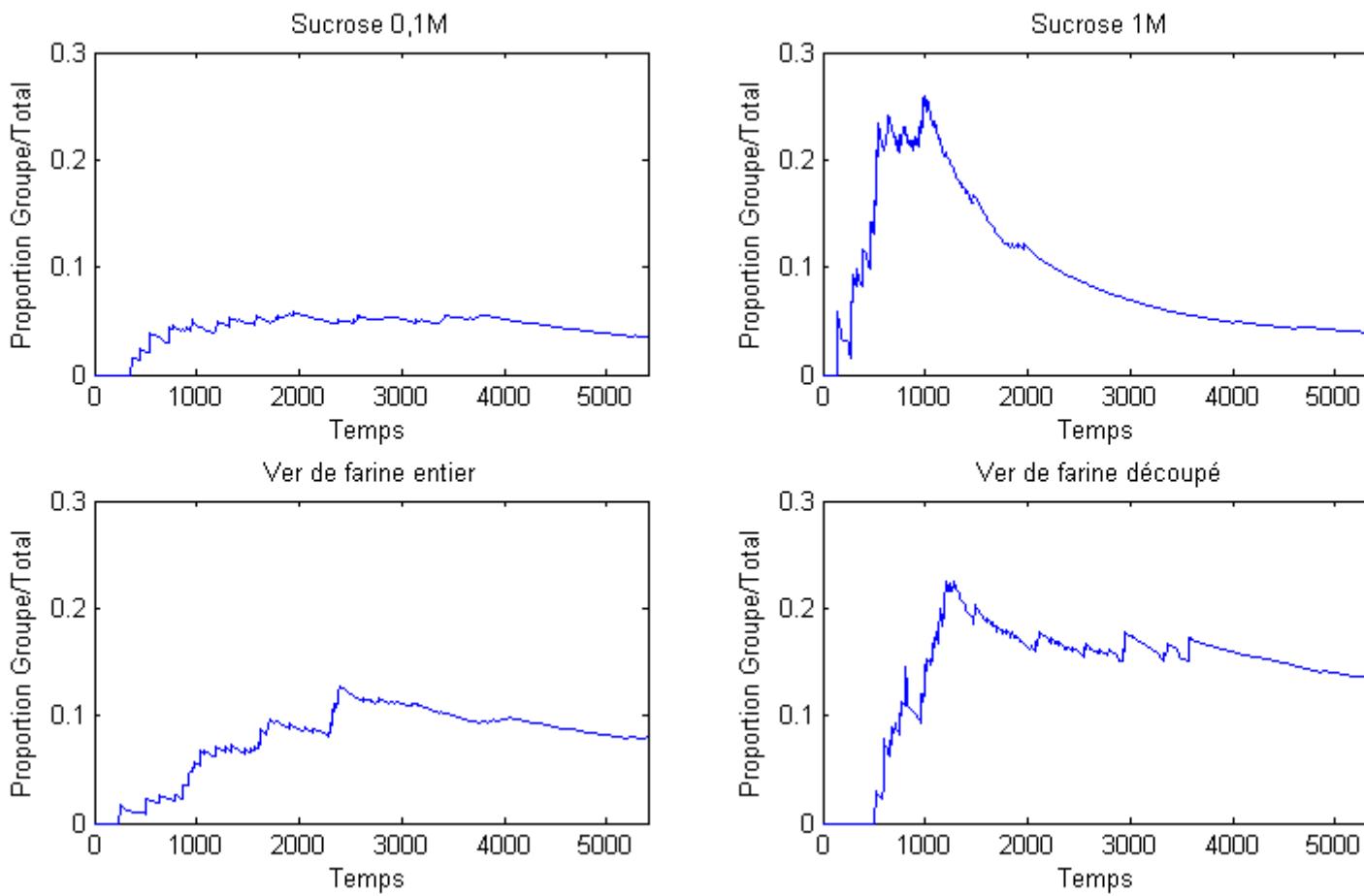


Figure 5. Evolution au fil du temps de la proportion que prend le flux en groupe cumulé dans le flux entrant total cumulé pour les grandes colonies et les quatre types de nourriture offerte. La courbe représente la moyenne des proportions obtenues pour les 6 réplications de chaque couple grandes colonies-type de nourriture.

Comme nous pouvons le voir, le type de nourriture offerte influence cette proportion. Pour les petites colonies, le sucre 1 molaire donne des proportions largement supérieures à celles obtenues avec le sucre 0,1 molaire. Ces résultats sont en accord avec Beckers et al., 1990 qui observaient également un plus grand nombre de fourmis amenées en groupe lorsque la source proposée était de meilleure qualité. La proportion dynamique obtenue pour le ver de farine entier est fort variable au cours du temps. Durant la première moitié de l'expérience, la proportion se situe aux alentours de 0,01 mais elle grimpe très rapidement à la valeur 0,1 durant la seconde moitié de l'expérience. Par contre, le ver de farine découpé atteint la même valeur de 0,1 mais beaucoup plus rapidement que le ver de farine entier.

Les résultats obtenus pour les grandes colonies sont qualitativement assez semblables à ceux obtenus pour les petites. Le sucre 1 molaire atteint rapidement 0,2, valeur supérieure à celle obtenue pour le sucre 0,1 molaire. La diminution que l'on peut ensuite observer est due au fait qu'après un laps de temps souvent court (pour le sucre 1 molaire aux alentours de 20 minutes) les groupes ne sont plus observables car le recrutement de masse devient trop dense. Le nombre cumulé observé de fourmis arrivées en groupe atteint donc rapidement un plateau maximal alors que la courbe du nombre total cumulé de fourmis arrivées continue d'augmenter. Il est donc normal que la courbe de la proportion diminue. Pour le ver de farine découpé, nous observons une courbe très similaire à celle du sucre 1M à savoir une rapide augmentation jusqu'à 0,2 suivie d'une très légère décroissance et d'une stabilisation autour de 0,18. La diminution observée à partir d'une heure d'expérience (un peu avant 4000 secondes) est due à la même raison que celle observée pour le sucre à forte concentration. Le sucre 0,1 molaire quant à lui induit une proportion plus faible du nombre de fourmis recrutées en groupe. Elle croît rapidement pour se stabiliser un peu au dessus de 0,05. Le ver de farine entier donne des résultats se situant entre ceux du sucre 0,1 molaire et des deux autres nourritures. Sa courbe va croître plus lentement que pour les autres types de nourriture pour se stabiliser autour de 0,1 en milieu d'expérience.

En résumé, nous avons mis en évidence lors de cette première étude expérimentale que la nourriture influence le nombre de groupes formés et leur dynamique de formation. Le sucre 1M induit la formation plus rapide d'un nombre de groupes supérieur par rapport au sucre 0,1M. Un ver de farine découpé induit également un nombre supérieur de groupes par rapport à un ver de farine entier et les temps de formation sont également légèrement plus rapides. La taille de la colonie joue également un rôle important puisque les grandes colonies

forment un nombre supérieur de groupes et également plus rapidement que les petites colonies. Nous avons mis en évidence que la taille des groupes formés est également dépendante de la qualité de la source offerte. Une faible concentration en sucre amène la formation de groupes plus petits que le sucre à forte concentration. Notons qu'ici, les résultats sont moins tranchés en ce qui concerne les sources protéiniques. Rappelons que la taille de la colonie joue également un rôle dans la taille des groupes puisque les grandes colonies forment des groupes plus grands que les petites colonies pour les sources sucrées. La probabilité de devenir leader pour une fourmi est également influencée par le type de nourriture offerte. Nous avons ainsi pu montrer que cette probabilité est 3 fois plus élevée pour le sucre à forte concentration par rapport aux résultats obtenus pour le sucre 0,1M. Cette même observation peut être faite pour les vers de farine, le ver de farine découpé induisant une probabilité également 3 fois supérieure en comparaison du ver de farine entier.

L'analyse du recrutement global montrait quant à elle que les colonies modulent leur réponse collective en fonction de la nourriture offerte. Le nombre de fourmis amenées à la source est supérieur pour le sucre 1M en comparaison du sucre 0,1M. Ce nombre plus grand s'explique par des flux entrant et sortant nettement plus élevés et par un temps de séjour plus court sur l'aire. De plus, une analyse de l'évolution temporelle de la contribution des groupes dans le flux entrant montre que les groupes prennent une part plus importante dans le flux entrant lorsque le sucre est fort concentré. En ce qui concerne la comparaison des recrutements globaux pour les sources protéiniques, nous avons pu montrer que lorsque la nourriture était plus accessible (ver de farine découpé), le nombre de fourmis amenées sur l'aire est élevé et ce pour les deux tailles de colonies. En revanche une augmentation des flux d'entrée et de sortie n'est visible que pour les petites colonies. Cela est confirmé par l'analyse des temps de séjour des fourmis sur l'aire. Pour les petites colonies, nous avons constaté que le temps de séjour sur l'aire était plus long pour le ver entier que pour le ver découpé. Par contre, pour les grandes colonies, la différence entre les temps de séjour n'est pas remarquable, ce qui confirme notre impression à la vue des flux pour les grandes colonies qui sont fort semblables pour les deux sources protéiniques. Concernant la part prise par les groupes dans le flux entrant, elle est plus élevée pour le ver de farine découpé. Ce résultat est valable pour les grandes et les petites colonies. Ceci clôture nos résultats concernant l'influence de la nourriture sur le recrutement alimentaire de *Tetramorium caespitum*. Ces résultats sont commentés dans la section discussion (point 4.7) qui suit notre deuxième étude expérimentale.

4.4 Influence sur la mémoire à court terme

Comme nous le soulignions dans notre introduction générale, la mémoire semble jouer un rôle important dans le recrutement de groupe chez *Tetramorium caespitum*. Si une mémoire visuelle a pu être mise en évidence (Biseau et al, 1994) et qu'il est indiscutable qu'elle joue un rôle important dans la possibilité de réorienter le choix collectif, nous ne savons rien de la mémoire olfactive ou gustative des fourmis. Pourtant, si la mémoire joue un rôle si important, il y a fort à penser que par le jeu de la sélection naturelle, les fourmis ont sans doute tendance à mémoriser des informations sur plusieurs canaux sensoriels. Nous allons donc ici tenter de mettre en évidence une mémoire à court terme des fourmis pour l'odeur et/ou le goût de la source qu'elles exploitent.

4.5 Matériels et méthodes

Pour cette partie du mémoire, nous avons utilisé les colonies BT01, BT02 et BT03. Avant chaque manipulation, les fourmis sont affamées pendant 4 jours. Durant ces quatre jours, seuls le tube contenant de l'eau et leur tube de nidification sont à leur disposition. Dès le début de la période de jeûne, 3 sources vides (numérotées S1, S2 et S3) sont disposées dans le bac d'élevage (figure 6). Les sources sont placées à l'avance pour minimiser les perturbations lors du début de la manipulation. Les sources sont identiques à celle utilisée lors de la présentation du sucre dans notre étude de l'influence de la nourriture sur le recrutement alimentaire.

Trente minutes avant le début de chaque expérience, nous disposons dans les sources S2 et S3 0,6 ml de sucre 1M. Une des solutions est aromatisée à la cerise alors que l'autre est aromatisée à la vanille. Chacune de ces deux sources est recouverte d'une boîte de pétri retournée de 36 mm de diamètre et de 12 mm d'une hauteur (figure 6a). Le dépôt est effectué en s'assurant qu'aucune fourmi n'a eu accès au sucre. Nous attendons alors trente minutes pour dissiper l'effet qu'a eu cette pré-manipulation. Une fois ce délai passé, nous proposons alors aux fourmis une solution de sucre 1M aromatisée soit à la cerise soit à la vanille que nous disposons dans la source S1. (figure 6b). Une fois cette solution mise en place, nous attendons que 20 fourmis se soient nourries à la source ou qu'il se soit écoulé 20 minutes. Chaque fourmi qui se nourrit à la source S1 est marquée par un point de couleur sur l'abdomen. Une fois les 20 minutes passées ou les 20 fourmis marquées, nous enlevons la

source S1 et les deux boîtes de pétri qui recouvrent les sources S2 et S3 (figure 6c). Nous observons alors la répartition des fourmis au cours du temps.

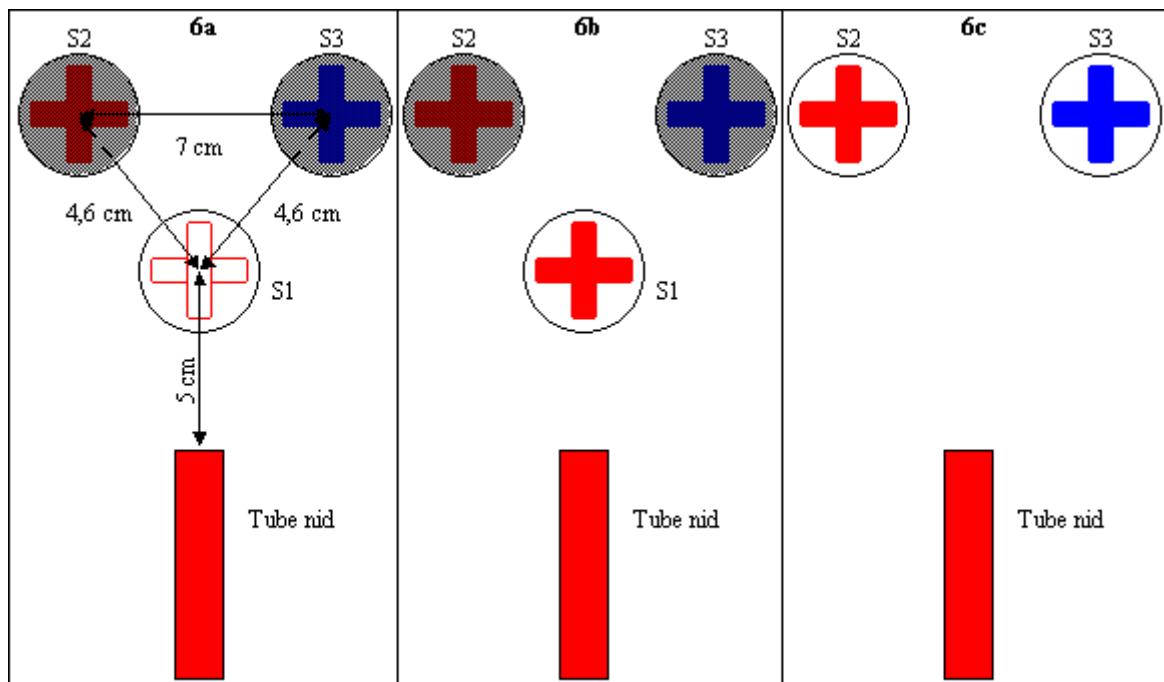


Figure 6. Disposition des sources au cours de la manipulation. 6a, disposition 30 minutes avant l'expérience. 6b, disposition au début de l'expérience. 6c, disposition une fois 20 fourmis marquées ou 20 minutes écoulées. Les sources grisées indiquent les sources couvertes d'une boîte de pétri.

Nous relevons toutes les 30 secondes le nombre de fourmis marquées et non marquées en train de se nourrir à chaque source. Les relevés sont effectués pendant 10 minutes, c'est-à-dire que nous effectuons 20 relevés. Une fois les 10 minutes écoulées, nous enlevons les sources S2 et S3 de la manipulation. Nous avons réalisé 18 réplications de l'expérience. Chaque colonie a donc été testée 6 fois, et 3 fois pour chaque arôme. Pour parer à un biais éventuel dû à l'environnement dans lequel les colonies sont testées, (orientation par rapport à la fenêtre, par rapport aux lampes,...) nous avons pris soin de changer à chaque répétition l'arôme testé et la disposition des sources S2 et S3.

Pour la préparation des solutions de sucre aromatisées, nous avons dilué d'un facteur 1000 de l'arôme pour pâtisserie de la marque Delhaize dans une solution de sucre 1M. La dilution d'un facteur 1000 a été choisie à la suite d'une expérience préliminaire qui montrait qu'il s'agissait de la dilution la plus faible à laquelle les fourmis acceptait de se nourrir. Pour le marquage, nous utilisons « un pinceau à trois poils » et de la gouache de la marque Talery (n° 100, blanc et n° 202, jaune foncé, une seule couleur est utilisée au cours d'une expérience).

4.6 Résultats

La figure 7 illustre le nombre total de fourmis, le nombre de fourmis non marquées et le nombre de fourmis marquées présentes aux sources S2 et S3 au cours du temps. Les résultats ont été cumulés pour les 18 réplications.

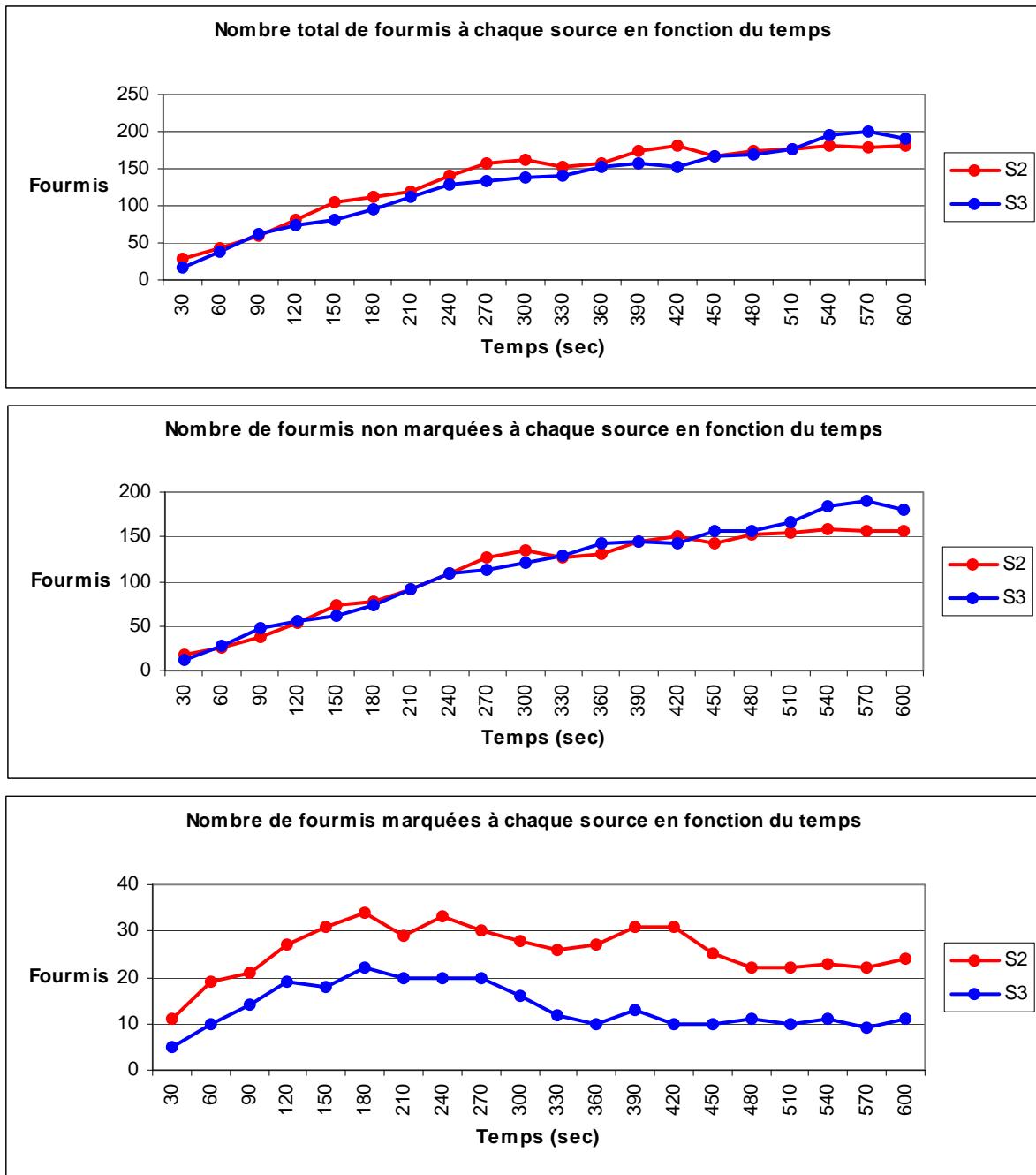


Figure 7. Nombre total, marquées et non marquées de fourmis présentes aux sources S2 et S3 au cours du temps. Les résultats sont cumulés pour les 18 réplications.

Bien que cela ne soit pas très visible, il existe une différence significative entre le nombre total de fourmis à la source S2 et le nombre total de fourmis S3 ($p = 0,0181$, Wilcoxon matched-pairs signet-ranks). Par contre, comme nous pouvons le voir sur le

graphique il n'y a pas de différence significative entre le nombre de fourmis non marquées aux sources S2 et S3. ($p > 0,05$, Wilcoxon matched-pairs signet-ranks). Quant à la comparaison du nombre de fourmis marquées présentes aux sources S2 et S3, l'analyse statistique montre qu'il existe une différence significative entre les fourmis marquées présentes aux deux sources ($p < 0,0001$, Wilcoxon matched-pairs signet-ranks). Ce test nous révèle que si le nombre total de fourmis présentes aux sources est significativement différent, cela n'est dû qu'aux fourmis marquées. Nous ne sommes pas en mesure de dire si cette présence plus importante à la source ayant une odeur connue est due à une orientation préférentielle vers la source ayant une odeur connue ou par un temps de séjour plus long à la source connue.

Il est intéressant de remarquer que l'apprentissage de l'odeur de la source est très rapide. En effet, la source que nous présentions en premier et qui prenait le rôle de source d'apprentissage était laissée au maximum 20 minutes mais dans près de 90% des expériences, la source était enlevée avant ce délai. Les fourmis ont donc acquis une information olfactive et/ou gustative sur un laps de temps relativement court (incomparable avec les méthodes classiques d'apprentissage dans lesquelles les animaux sont conditionnés à répondre à des stimuli).

4.7 Discussion

Nos expériences visaient à compléter les connaissances déjà acquises sur le recrutement alimentaire de *Tetramorium caespitum* et particulièrement à mettre en évidence un effet du type de nourriture sur le recrutement des groupes.

Notre première analyse de l'observation du nombre de groupes montre que sur un plan statistique, le nombre de groupes formés pour chaque type de nourriture n'est pas significativement différent d'une nourriture à l'autre. Cela tient au fait que pour certains types de nourriture nous n'avons pu observer les groupes que pendant un court laps de temps : nous avons donc observé le même nombre de groupes mais sur un temps plus court. Cependant, l'analyse du temps de formation des groupes indique que ce temps de formation est quant à lui influencé par la nourriture. Il nous semble dès lors raisonnable d'affirmer que si nous

avions pu observer les groupes sur tout le temps d'expérience, nous en aurions comptabilisé davantage.

Le nombre et le temps de formation des groupes lors du recrutement sont donc fonction de la nourriture offerte. Sur les quatre types de nourriture testés, nous voyons que c'est le sucre à forte concentration qui mobilise le plus et le plus rapidement des groupes notamment en comparaison avec le sucre à faible concentration. Ce résultat s'accorde parfaitement avec celui obtenu par Verhaeghe (1978) qui observait une modulation du dépôt de piste en fonction de la concentration en sucre. En ce qui concerne la modulation en fonction de l'accessibilité à la nourriture, que nous avons testée en offrant un ver de farine soit entier soit découpé, les résultats sont moins tranchés. Il en ressort néanmoins que le ver de farine découpé a tendance à mobiliser plus de groupes que le ver de farine entier, et surtout plus rapidement. L'accessibilité et la probabilité de rencontrer la nourriture jouent donc un rôle dans le recrutement des groupes. Ces tendances sont confirmées par l'analyse de l'influence de la nourriture sur le recrutement global dont nous discuterons ci-dessous.

L'influence du type de nourriture sur le nombre de groupes formés ou en tout cas sur la vitesse de formation des groupes suit la même logique évolutive que celle de la piste. En effet, former plus de groupes ou du moins les former plus rapidement permettra une mobilisation plus rapide des ouvrières vers une source intéressante.

Notre analyse de la distribution de la taille des groupes montre quant à elle que pour les petites colonies, le sucre 0,1M induit des groupes de plus petite taille, bien que cette différence soit au seuil de la signification. Ainsi, si la leader possède un contrôle sur la taille des groupes, il semblerait que ce contrôle ne puisse s'exprimer pleinement dans les petites colonies. Cela s'explique peut-être par le fait qu'au sein d'une petite colonie, la leader ne peut mobiliser qu'un nombre limité d'ouvrières. De plus, lorsque la taille de la colonie devient plus imposante, la taille des groupes formés est significativement influencée par le type de nourriture. Le sucre à faible concentration ne mobilise que des groupes de petite taille, notamment en comparaison avec le sucre à forte concentration ou le ver de farine découpé. Cette observation va toujours dans le même sens que la modulation du nombre de groupes formés ou du dépôt de piste. Plus les groupes formés seront conséquents, plus un nombre important d'ouvrières pourront être amenées rapidement à la source exploitée.

L'influence de la taille de la colonie sur la taille des groupes est par contre plus surprenante. Si pour le sucre (à faible et forte concentration) la taille des groupes est supérieure pour les grandes colonies (ce qui paraît logique instinctivement), cette différence disparaît lorsqu'il s'agit de sources protéiniques.

La probabilité pour une fourmi d'amener un groupe jusqu'à la nourriture offerte est également influencée par la nourriture dans les grandes colonies. Nos résultats montrent que la probabilité pour une fourmi de devenir leader lorsqu'elle s'est nourrie à une source de sucre à forte concentration est 3 fois supérieures à la probabilité qu'a une fourmi de devenir leader si elle s'est nourrie à une source de sucre 0,1M. Cette différence n'est pourtant pas significative mais une augmentation du nombre de réplications aboutirait sans doute à montrer que le sucre à forte concentration induit une probabilité de devenir leader significativement plus élevée. L'accessibilité de la nourriture joue un rôle semblable. En effet nos résultats montrent que lorsqu'un ver de farine est offert découpé en morceaux, une fourmi qui s'y est nourrie a également 3 fois plus de chance de devenir leader que si ce même ver est offert entier.

Deux explications non exclusives s'offrent à nous pour interpréter ces résultats. Dans une première hypothèse, c'est la motivation propre de la fourmi à initier un groupe et à déposer une piste au retour d'une source qui varie selon la nourriture et conduit à différents pourcentages de fourmis potentiellement leaders (Verhaeghe, 1978 ; Mailleux et al. , 2006). Dans une seconde hypothèse, la probabilité pour une fourmi d'initier un groupe ne serait pas affectée par le type de nourriture mais c'est l'intensité de son comportement d'invitation ou de pistage qui serait influencé. Dans ce cas, c'est le taux de réussite de la leader qui serait affecté par le type de nourriture. Cette hypothèse est également soutenable.

Notre analyse du recrutement global en fonction de la nourriture offerte est en accord avec la littérature. Nous avons pu confirmer que *Tetramorium caespitum* module sa réponse collective en fonction de la qualité de la source de nourriture. Une forte concentration en sucre aboutit à une mobilisation d'ouvrières supérieure à celle entraînée par une faible concentration en sucre. L'accessibilité de la nourriture est également un facteur influençant la réponse collective, notamment chez les colonies de petite taille : le nombre de fourmis impliquées dans le recrutement est d'autant plus élevé que la nourriture est accessible. Nous avons également vu que si le nombre de fourmis sur l'aire est identique pour le sucre à forte concentration et le ver de farine découpé, les flux entrant et sortant sont beaucoup plus

important pour le sucre 1M. Cela se traduit par un nombre de trajets source-nid beaucoup plus important. Nous pouvons en conclure que la nourriture ramenée au nid est beaucoup plus importante pour le sucre 1M. La colonie exploite donc plus rapidement une source de sucre fort concentré en comparaison d'une source de protéine.

Dans ce recrutement, nous avons montré que la part prise par le recrutement de groupe dans le flux entrant total est significativement influencé par la nourriture offerte. Une forte concentration en sucre donne une proportion quatre fois plus élevée qu'une faible concentration en sucre. L'accessibilité de la nourriture est également un élément important. Nous avons en effet montré que si un ver de farine est offert découpé en morceaux, la part prise par le recrutement de groupe dans le flux entrant total est doublé par rapport à l'expérience du ver de farine offert entier.

En ce qui concerne notre expérience sur la mémoire à court terme des fourrageuses, les résultats nous montrent qu'effectivement, les fourmis ayant acquis une information odorante sur la source sont plus présentes à une source qui possède une odeur et un goût semblables à la source qu'elles ont découverte peu de temps auparavant plutôt qu'à une source possédant une odeur inconnue. Il est possible que les fourmis soient plus attirées par la source dont émane une odeur connue : dans ce cas, ce serait l'attractivité de la source à distance qui favoriserait le basculement. Nous pouvons également envisager un temps de séjour plus long à la source à odeur connue qu'à la source inconnue. Nos résultats s'expliqueraient dès lors par une préférence à rester à la source qu'elles ont déjà goûlée plutôt qu'à une source ayant une odeur ou un goût nouveau. A la vue de ces résultats, il est clair que nous rentrons dans le cas d'individus ayant acquis une information. En effet, nous pouvons définir un individu informé comme étant un individu ayant acquis une information du milieu et agissant différemment des individus naïfs n'ayant pas acquis cette information (Rescorla & Holland (1976) in Dupuy (2006) ; Shettleworth (1994) in Dupuy (2006) ; Pearce (1997) in Dupuy (2006)). Les fourmis marquées agissant de façon différente des fourmis non marquées (cela est confirmé par le test de Wilcoxon), nous pouvons conclure que l'information quant à l'odeur de la source est intégrée par les fourmis s'étant nourries à la première source d'apprentissage.

Les leaders pourraient dès lors également utiliser leur mémoire olfactive et/ou gustative pour se diriger et guider les fourmis qu'elles recrutent. Cette conclusion s'ajoutera donc aux travaux sur la mémoire visuelle des leaders. Les leaders pourraient utiliser leur

mémoire visuelle pour se rapprocher de la zone dans laquelle la source est présente et une fois dans cette zone utiliser une mémoire plus proximale qui pourrait notamment être basée sur une mémoire olfactive voir gustative.

En conclusion, le recrutement de groupe de *Tetramorium caespitum* est largement influencé par la nourriture offerte. Le recrutement individuel est sujet à modulation en fonction de la nourriture offerte. Cela est démontré pour la vitesse de formation des groupes, la probabilité pour une fourmi revenant de la source de devenir leader et la taille des groupes recrutés. Notre étude confirme également que le recrutement global est aussi fonction de la qualité de la nourriture offerte. L'étude de la réponse collective montre également que la part prise par le recrutement de groupe dans le flux entrant total est significativement influencée par la nourriture offerte.

Ces différentes modulations sont fonction de la concentration en sucre. Plus la source sera riche, plus un nombre conséquent de fourmis seront mobilisées. Nous avons mis en évidence que cette mobilisation, en plus d'être le fruit d'une modulation du pistage, est entraînée par une modulation des caractéristiques propres au recrutement de groupes.

5 Modélisation du recrutement de type groupe/masse

5.1 Introduction

Dans le prolongement de notre étude expérimentale qui visait à quantifier la modulation du recrutement alimentaire chez *Tetramorium caespitum* en fonction du type de nourriture offerte, nous avons développé un modèle rendant compte du recrutement de type groupe/masse. La modélisation a toujours été un défi pour l'expérimentateur. Elle permet de rendre compte de l'évolution d'une situation donnée et de prévoir quelles en seraient les issues. La modélisation en biologie doit se baser sur un modèle plausible. Aussi, dans ce mémoire, nous avons développé un modèle le plus proche possible de la réalité du recrutement observé et susceptible d'être affiné au fil d'expériences ultérieures.

5.2 Développement d'un modèle sous Matlab®

5.2.1 Introduction à Matlab®

Matlab® est un logiciel de calcul matriciel produit par la société *Mathworks*. Sa syntaxe est simple et la programmation est facilitée par le grand nombre de fonctions spécialisées préprogrammées. Il s'agit d'un interprète. Les instructions sont interprétées et exécutées ligne après ligne sans besoin de compilation. Matlab® peut recevoir deux types d'instructions :

- les premières sont de type interactif : Matlab® reçoit via une fenêtre les instructions que l'utilisateur rentre au fur et à mesure que Matlab® les exécute ;
- les secondes sont de type exécutif : l'utilisateur construit un code entier dans un fichier M comprenant toutes les instructions qu'il désire que Matlab® exécute. Une fois le code rédigé, un appel de fonction permet de commander à Matlab® d'exécuter la série d'instructions comprises dans le code.

Ce logiciel de calcul est basé sur la manipulation de matrices. Toutes les variables sont stockées dans des matrices de taille $m \times n$, une variable simple étant considérée comme une matrice 1×1 et un vecteur à n cases comme une matrice de taille $1 \times n$. Les instructions que Matlab® reçoit sont en fait une suite d'opérations à effectuer sur les différentes matrices que l'utilisateur a créées. Matlab® possède l'avantage de pouvoir manipuler directement les matrices. Cela facilite le codage, notamment en comparaison d'autres langages de programmation (C++ par exemple).

L'interface graphique puissante de Matlab® en fait également un excellent outil de représentation. Encore une fois, c'est par la facilité d'utilisation des fonctions préprogrammées et par le grand nombre de ces fonctions que la représentation est aisée. Ces éléments justifient le choix de ce logiciel.

5.2.2 Construction de notre modèle

5.2.2.1 Hypothèses et paramètres

Nous étions soucieux de réaliser un modèle aussi proche que possible des réalités biologiques. Aussi, au vu de la littérature et de nos résultats, nous avons intégré dans notre modèle les éléments suivants :

- une composante stochastique dans la prise de décisions des fourmis (Verhaeghe et Deneubourg, 1983 ; Pasteels et al., 1987)
- une modulation du dépôt de piste variable en fonction de la source (Verhaeghe, 1978).
Notre modèle simulera une colonie confrontée à deux sources de nourriture. Puisqu'il a été montré que *Tetramorium caespitum* modulait son comportement de piste, il nous semble essentiel que notre modèle intègre cette caractéristique. Nous incorporerons une modulation sur la probabilité qu'a une fourmi de déposer une piste en fonction de la source à laquelle elle s'est nourrie ($ppist(1)$ et $ppist(2)$). La probabilité de pister pour chaque source est définie par l'utilisateur avant le lancement du modèle. Nous permettrons également à l'utilisateur de choisir l'intensité du pistage. Cette modulation sur la quantité déposée ($q(1)$ et $q(2)$) est aussi définie par l'utilisateur avant le début de la simulation.

- une probabilité pour une fourmi de devenir leader d'un groupe variant en fonction de la source : nos résultats montrent en effet que la probabilité qu'a une recruteuse d'initier la formation d'un groupe et de l'amener jusqu'à une source dépend de la qualité de cette source. Aussi, l'utilisateur pourra définir la probabilité qu'a une fourmi d'initier un groupe (*plead(1)* et *plead(2)*) lorsque qu'elle retourne à la source qu'elle connaît. Cette probabilité est définie lors du lancement de la simulation.
- une probabilité non nulle pour une fourmi d'oublier à quelle source elle s'est nourrie : en effet, la réorientation du choix collectif observée chez *Tetramorium caespitum* n'a de sens que si l'on convient que les fourmis ne sont pas indéfiniment fidèles à la première source à laquelle elles se sont nourries (Beckers, 1990 ; Pasteels et al., 1987). L'utilisateur définira avant la simulation la probabilité qu'a une fourmi d'oublier à quelle source elle vient de se nourrir (*poubli(1)* et *poubli(2)*). Les fourmis qui oublieront cette source redeviendront naïves (*Mem(d) = 0*) alors que celles qui s'en souviendront la garderont en mémoire et seront donc informées pour une source (*Mem(d) = 1 ou 2*).
- une hiérarchie dans l'orientation prise lors du choix entre les deux sources (Verhaeghe, 1978 ; Biseau et al., 1994) : nous respecterons la hiérarchie que les expériences de ces deux auteurs ont mise à jour, à savoir que les leaders de groupe suivront leur mémoire, que les fourmis recrutées dans un groupe suivront leur leader, que les fourmis informées retourneront à la source qu'elles connaissent et que les fourmis naïves non recrutées dans un groupe s'orienteront en fonction de la concentration des pistes menant à chaque source.
- une taille de groupe modulable en fonction de la qualité de la source : nos résultats montrent bien que la taille des groupes formés par les leaders dépend de la qualité de la nourriture offerte. Aussi, l'utilisateur pourra définir une taille de groupe pour chacune des deux sources (*taille(1)* et *taille(2)*).

Nous voulions également inclure à notre modèle :

- un vecteur enregistrant la situation de chaque fourmi (*Pos(d)*), à savoir hors du nid ou en dedans.

- un temps de séjour hors du nid lorsqu'une fourmi le quitte pour se diriger vers une source (*tdehors*). Dès qu'une fourmi quitte le nid, le programme enregistre ce départ ($Pos(d) = tdehors$). Durant les pas de temps suivants, le temps de séjour hors du nid va diminuer au fil des incrémentations du temps ($Pos(d) = tdehors - 1$, $Pos(d) = tdehors - 2, \dots$) jusqu'à atteindre 0. Une fois zéro atteint, la fourmi est considérée comme retournée au nid. C'est à ce moment que l'on calcule si elle a déposé une piste et si elle se souvient de la source à laquelle elle s'est nourrie (cf supra). Une fois rentrée au nid ($Pos(d) = 0$), la fourmi y reste jusqu'à une éventuelle sortie suivante (de nouveau $Pos(d) = tdehors$) et ainsi de suite.
- une taille de colonie définie par l'utilisateur (*nfourmi*)
- un temps de simulation choisi par l'utilisateur (*tfin*)
- une probabilité pour une fourmi de sortir du nid. Cette probabilité est la somme d'une probabilité de sortie spontanée (*pss*) définie par l'utilisateur et d'une probabilité de sortie due au recrutement lié à la coopération des fourmis dans l'exploitation de la source. Dans la littérature plusieurs méthodes ont été employées pour décrire le recrutement coopératif des fourmis vers la source. Une première méthode considérait la croissance de la population (et donc le recrutement) à la source comme une fonction logistique dépendant du nombre de fourmis déjà engagées dans le recrutement (Verhaeghe et Deneubourg, 1983). Dans une autre méthode, c'est la somme des pistées déposées lors du retour des recruteuses qui recrute d'autres ouvrières à la source (Beckers et al., 1992 b). C'est cette méthode que nous avons retenu dans ce mémoire. La probabilité de sortie liée à la piste est donc donnée par la formule :

$$\text{probabilité de sortie liée à la piste} = c \cdot \frac{(a + CC^2)}{(b + CC^2)}$$

Chacune des constantes (*a*, *b* et *c*) est définie par l'utilisateur avant chaque simulation. Lors de chacune de nos simulations, nous avons gardé les mêmes valeurs pour ces paramètres à savoir $a = 1$, $b = 5$, et $c = 0,00125$. Quand à *CC*, cette variable correspond à la somme de la concentration en phéromone des deux pistes menant aux deux sources ($CC = c(1) + c(2)$).

- un taux d'évaporation de la piste. Chacune des deux pistes ($c(1)$ et $c(2)$) est calculée à chaque pas de temps en fonction de la quantité déposée par les fourmis et du taux d'évaporation de la piste (tev) définis par l'utilisateur avant le lancement du modèle. La piste est donc calculée à chaque pas de temps par :

$$c(i) = c(i).(1 - tev) + p(i).q(i)$$

$p(i)$ représente le nombre de fourmis revenant de la source i et déposant une piste
 $q(i)$ représente la quantité de phéromone déposée lors de chaque pistage

- une probabilité de choisir la source 1 ($pr1$) ou la source 2 ($1 - pr1$) qui soit fonction de la quantité de phéromone déposée sur chaque piste et calculée d'après la formule tirée de Beckers et al. 1993 :

$$pr1 = \frac{[a + c(1)]^m}{[a + c(1)]^m + [a + c(2)]^m}$$

a et m sont des constantes qui pourraient être modifiées par l'utilisateur. Nous ne disposons hélas pas des valeurs correspondant au recrutement de *Tetramorium caespitum*. Nous avons alors utilisé les valeurs connues pour *Lasius niger*. Pour cette fourmi, il a en effet été montré que ces valeurs valaient respectivement 6 et 2. Aussi avons-nous choisi de ne pas les constituer comme des paramètres modifiables directement par l'utilisateur.

- une possibilité de différer l'apparition de la deuxième source par rapport à la première. L'utilisateur pourra donc définir un temps d'apparition de la seconde source ($ts2$). Avant ce temps, les fourmis seront automatiquement dirigées vers la source 1.

5.2.2.2 Organigramme du comportement des fourmis

Nous avons dès lors développé l'organigramme représenté par la figure 8. Pour chaque simulation, le programme entre dans une boucle d'implémentation du temps. Pour chaque valeur de 'temps' le programme « interroge » une à une chaque fourmi virtuelle.

- ❖ Si une fourmi se trouve hors du nid, son temps de séjour hors du nid diminue de 1 unité. Si son temps de séjour hors du nid tombe à zéro, elle revient à l'intérieur du nid.

Suite à ce retour, une valeur aléatoire fournie par Matlab® est comparée à la probabilité qu'a une fourmi de laisser une piste lors de son retour en fonction de la source à laquelle elle s'est nourrie. Si la valeur aléatoire est inférieure, la fourmi laisse une piste lors de son retour (*ppist*, cf supra). Ce dépôt est également fonction de la source à laquelle elle s'est nourrie (*q*, cf supra). Enfin, on compare une valeur aléatoire à la probabilité qu'a une fourmi d'oublier à quelle source elle s'est nourrie. Si cette valeur est inférieure, la fourmi redevient naïve. Si elle est supérieure, la fourmi garde sa mémoire (*poubli* et *Mem(d)*, cf supra).

- ❖ Par contre, si une fourmi se trouve dans le nid, le programme calcule sa probabilité de sortir (*pss* et probabilité liée à la piste, cf supra). Un tirage aléatoire entre 0 et 1 est comparé à cette probabilité pour savoir si la fourmi interrogée sort ou non du nid. Si elle ne sort pas, on interroge la fourmi suivante. Par contre si elle sort, on interroge sa mémoire, c'est-à-dire que l'on vérifie si elle a déjà visité une source précédemment et si elle se souvient de cette source.
 - Si la fourmi est naïve ($Mem(d) = 0$), on compare une valeur aléatoire comprise entre 0 et 1 à la probabilité qu'a cette fourmi de se diriger vers la source 1 (*pr1*, cf supra). Une fois la source choisie, la fourmi la garde en mémoire ($Mem(d) = 1$ ou 2 , cf supra) au moins jusqu'à son retour (*cf supra pour voir si la fourmi oublie cette source ou non*).
 - Si la fourmi avait déjà visité une source, elle retourne à cette source quelles que soient les concentrations des pistes. Comme cette fourmi est informée ($Mem(d) \neq 0$), elle peut devenir une leader. Le programme compare une valeur aléatoire tirée entre 0 et 1 à la probabilité qu'a une fourmi de devenir leader en fonction de la source à laquelle elle s'est nourrie (*plead*, cf supra). Si la fourmi devient une leader, elle part accompagnée d'un groupe de taille définie (*taille*, cf supra).

On passe alors à la fourmi suivante. Les fourmis sorties mettront un temps défini (*tdehors*, cf supra) avant de revenir au nid. Une fois toutes les fourmis interrogées, on passe à la valeur de temps suivante (à la seconde suivante) et on interroge à nouveau toutes les fourmis.

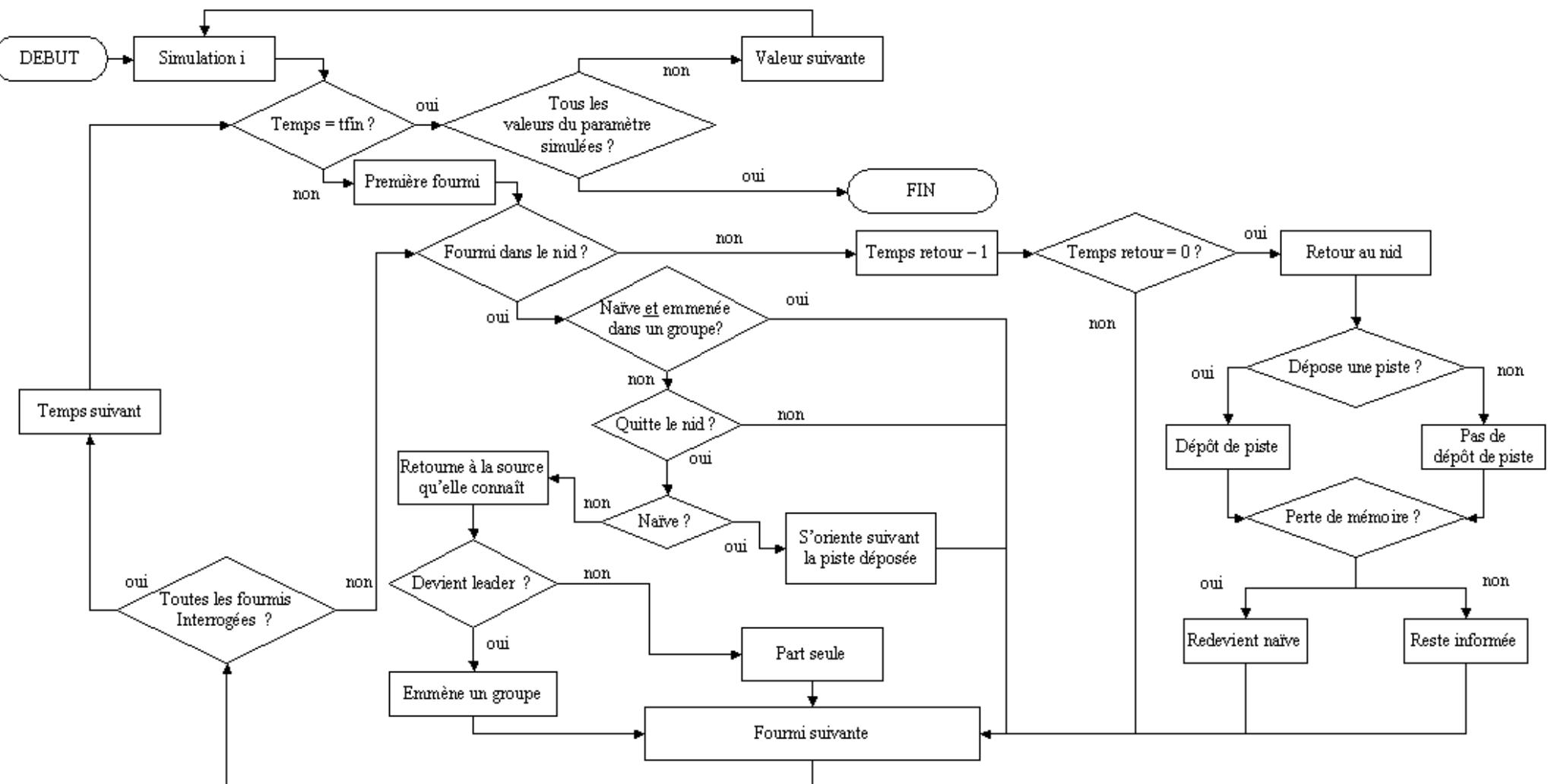


Figure 8. Organigramme du comportement des fourmis de notre modèle développé sous Matlab®

5.2.3 Simulations avec piste seule et avec groupes seuls

Dans un premier temps, nous allons tester notre modèle dans deux situations :

- une situation de choix binaire entre deux sources identiques proposées simultanément et dans laquelle il n'y a pas de groupes (*plead* = 0). Nous allons donc voir comment se comporte notre modèle quand seule la piste joue un rôle dans l'orientation des fourmis ;
- une situation de choix binaire entre deux sources identiques proposées simultanément et dans laquelle il n'y a pas de piste. Seuls les groupes vont donc contribuer à favoriser une source ou l'autre.

5.2.4 Influence de la probabilité de devenir leader

Notre modèle dispose de nombreux paramètres que nous pouvons investiguer. Pour rester en rapport avec le recrutement de type groupe/masse de notre fourmi *Tetramorium caespitum*, nous avons choisi d'investiguer l'importance de la probabilité de devenir une leader (*plead*). Dans un premier temps, nous allons voir comment cette probabilité influence la sélection d'une source dans un choix entre deux sources identiques proposées simultanément. Ensuite, nous proposerons en différé deux sources de qualités différentes. Nous verrons dans ce cas comment une probabilité non nulle pour une fourmi de devenir leader influence le résultat final par rapport à une simulation dans laquelle les fourmis ne sont recrutées que par piste.

5.2.5 Influence de la taille des groupes recrutés

Dans une seconde série de simulations, nous verrons quelle importance peut avoir la taille des groupes recrutés sur le choix collectif. A nouveau, nous testerons différentes valeurs de taille de groupe avec et sans modulation de cette taille en fonction de la source dans des situations de choix binaire entre deux sources identiques ou différentes et proposées simultanément ou en différé.

5.3 Résultats

5.3.1 Simulations avec piste seule et deux sources identiques offertes simultanément

Pour cette simulation, nous avons utilisé les valeurs de paramètres suivantes :

- nombre de fourmis ($nfourmi$) = 1000
- nombre de simulations par valeur de paramètre ($nsimul$) = 500
- temps de simulation ($tfin$) = 3600
- probabilité de sortie spontanée (pss) = 0,0001
- probabilité de pister pour la source 1 ($ppist(1)$) = 1
- probabilité de pister pour la source 2 ($ppist(2)$) = 1
- taux d'évaporation de la piste (tev) = 0,005
- quantité déposée lors du pistage pour la source 1 ($q(1)$) = 1
- quantité déposée lors du pistage pour la source 2 ($q(2)$) = 1
- temps passé hors du nid lors d'une sortie ($tdehors$) = 60
- probabilité d'oublier la source 1 ($poubli(1)$) = 1
- probabilité d'oublier la source 2 ($poubli(2)$) = 1

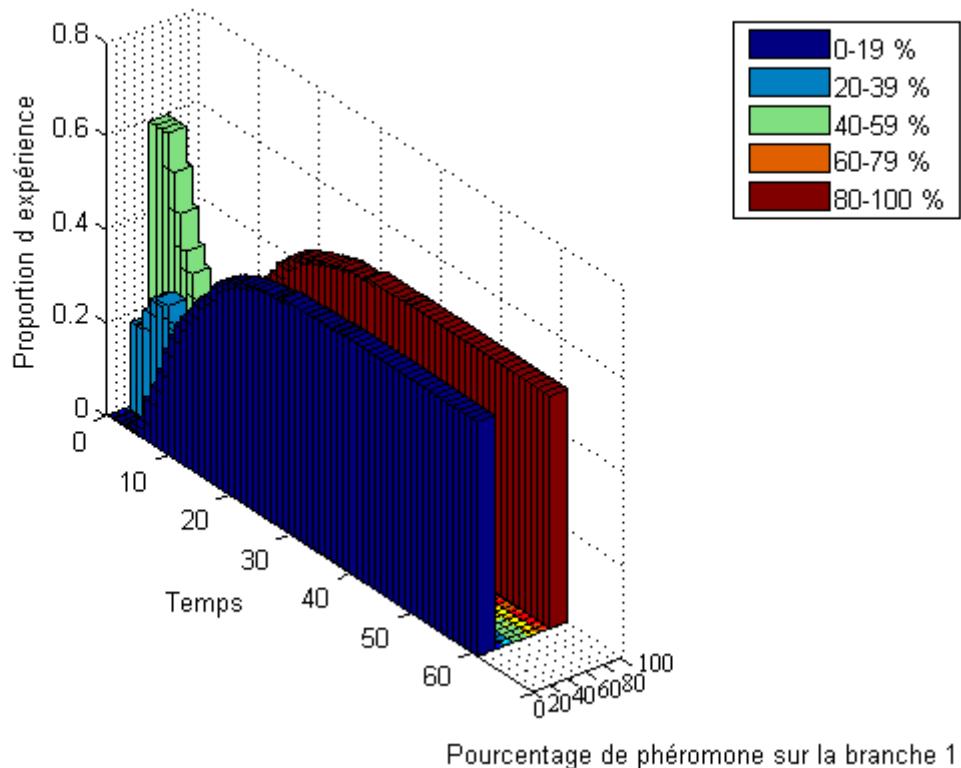


Figure 9. Répartition au fil du temps de la proportion d'expériences se répartissant selon la quantité de phéromone déposée sur la branche 1.

La figure 9 représente l'évolution temporelle de la proportion d'expériences se répartissant dans les 5 classes que nous avons définies, à savoir de 0 à 19% de phéromone déposée sur la branche 1, de 20 à 39%, de 40 à 59%, de 60 à 79% et enfin de 80 à 100%.

Comme nous pouvons le voir à la fin de la simulation, les expériences se répartissent équitablement entre les classes 0 à 19% et 80 à 100%. Cette première série de simulations sans groupe montre que la piste seule mène systématiquement à un choix collectif très prononcé pour une des deux sources identiques proposées simultanément. Les fourmis exploitent donc les deux sources de manière très asymétrique au cours d'une simulation. Ce résultat théorique est tout à fait en accord avec les observations faites pour *Lasius niger*, une fourmi sans groupe effectuant un recrutement de masse (Beckers et al., 1990).

5.3.2 Simulations avec groupes seuls et deux sources identiques offertes simultanément

Pour effectuer cette série simulation, nous avons utilisé les valeurs de paramètres suivantes :

- nombre de fourmis ($nfourmi$) = 1000
- nombre de simulations par valeur de paramètre ($nsimul$) = 100
- temps de simulation ($tfin$) = 3600
- probabilité de sortie spontanée (pss) = 0,0001
- probabilité de pister pour la source 1 ($ppist(1)$) = 1
- probabilité de pister pour la source 2 ($ppist(2)$) = 1
- taux d'évaporation de la piste (tev) = 0,005
- quantité déposée lors du pistage pour la source 1 ($q(1)$) = 1
- quantité déposée lors du pistage pour la source 2 ($q(2)$) = 1
- temps passé hors du nid lors d'une sortie ($tdehors$) = 60
- probabilité d'oublier la source 1 ($poubli(1)$) = 0,6
- probabilité d'oublier la source 2 ($poubli(2)$) = 0,6
- nombre de recrutees dans chaque groupe recruté ($taille$) = 5

Puisque la quantité de phéromone déposée est un meilleur indicateur du nombre de fourmis impliquées dans l'exploitation d'une source que le nombre de passages de fourmis

vers cette source, nous avons gardé le dépôt de piste mais nous avons rendu nos fourmis insensibles à la présence de ces pistes. Aussi, la piste perd son effet recruteur sur les fourmis ($c = 0$) et la piste n'influence plus le choix entre la source 1 ou la source 2 pour une fourmi naïve sortant spontanément ($prI = 0,5$).

La figure 10 représente le diagramme de bifurcation de cette série de simulations pour les différentes valeurs de probabilité de devenir leader. Chaque point représente le résultat obtenu pour une simulation pour une probabilité donnée de devenir leader. La probabilité de devenir leader est donnée en abscisses alors que les ordonnées représentent la proportion de phéromone sur la piste menant à la source 2 à la fin de chaque simulation.

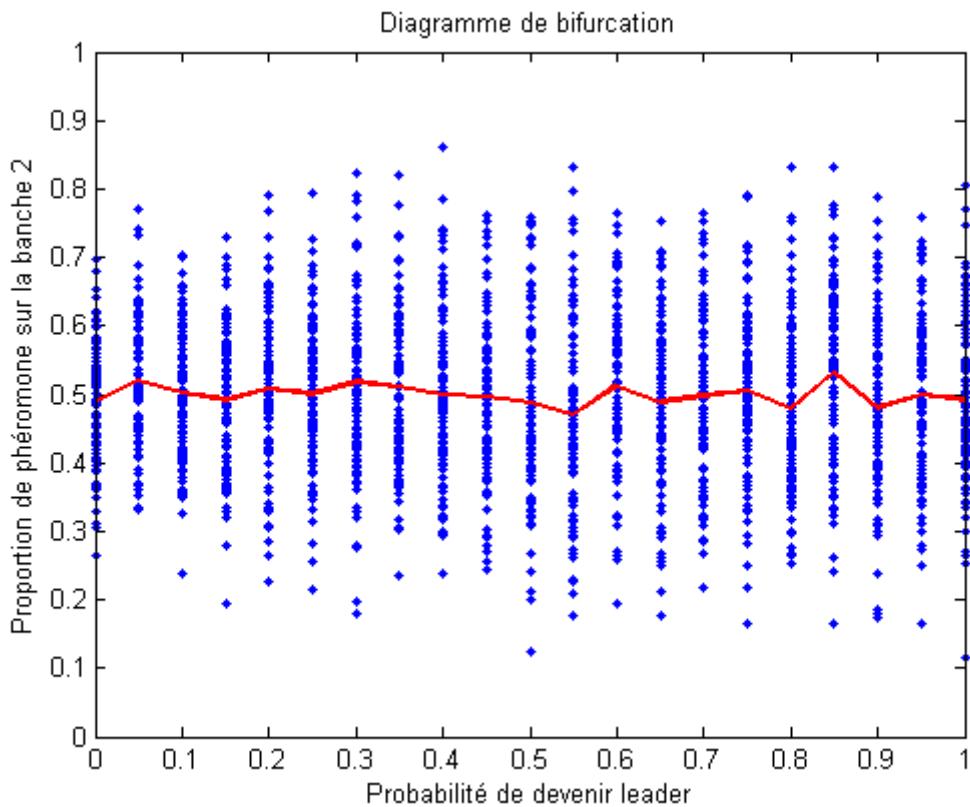


Figure 10. Diagramme de bifurcation illustrant l'influence de la probabilité de devenir leader sur la proportion de phéromone sur la branche 2 en fin de simulation (3600 secondes).

Comme nous pouvons le voir, quelle que soit la probabilité de devenir leader, la proportion de phéromone déposée sur la branche 2 en fin de simulation est toujours autour de 0,5. Cela indique que la colonie exploite toujours les deux sources de façon symétrique. Cela est en totale opposition avec les résultats obtenus pour la piste seule, cette dernière induisant un choix systématique de la colonie pour une des deux sources. Nous pouvons voir que la mémoire individuelle des leaders tend à maintenir une exploitation identique des sources alors que la mémoire collective incarnée par la piste induit une exploitation totalement asymétrique des sources.

5.3.3 Influence de la probabilité de devenir leader dans une simulation à deux sources identiques proposées simultanément

Dans cette série de simulations, nous avons utilisé les valeurs de paramètre suivantes :

- nombre de fourmis ($nfourmi$) = 1000
- nombre de simulations par valeur de paramètre ($nsimul$) = 200
- temps de simulation ($tfin$) = 3600
- probabilité de sortie spontanée (pss) = 0,0001
- probabilité de pister pour la source 1 ($ppist(1)$) = 0,8
- probabilité de pister pour la source 2 ($ppist(2)$) = 0,8
- taux d'évaporation de la piste (tev) = 0,005
- quantité déposée lors du pistage pour la source 1 ($q(1)$) = 1
- quantité déposée lors du pistage pour la source 2 ($q(2)$) = 1
- temps passé hors du nid lors d'une sortie ($tdehors$) = 60
- probabilité d'oublier la source 1 ($pouibli(1)$) = 0,8
- probabilité d'oublier la source 2 ($pouibli(2)$) = 0,8
- nombre de recrutées dans chaque groupe recruté ($taille$) = 5

Nous avons ensuite étudié notre modèle pour ces valeurs de paramètres en faisant varier la probabilité pour une recruteuse de devenir leader ($plead$). Comme les deux sources sont identiques, la probabilité de devenir leader pour la source 1 est égale à celle pour la source 2. Nous avons choisi 21 valeurs différentes ($param$) allant de 0 à 1 par pas de 0,05 pour cette probabilité. La figure 11 représente le diagramme de bifurcation de notre modèle pour les différentes valeurs de probabilité de devenir leader. Chaque point représente le résultat obtenu pour une simulation pour une probabilité de devenir leader. La probabilité de devenir leader est donnée en abscisses alors que les ordonnées représentent la proportion de phéromone sur la piste menant à la source 1 à la fin de chaque simulation.

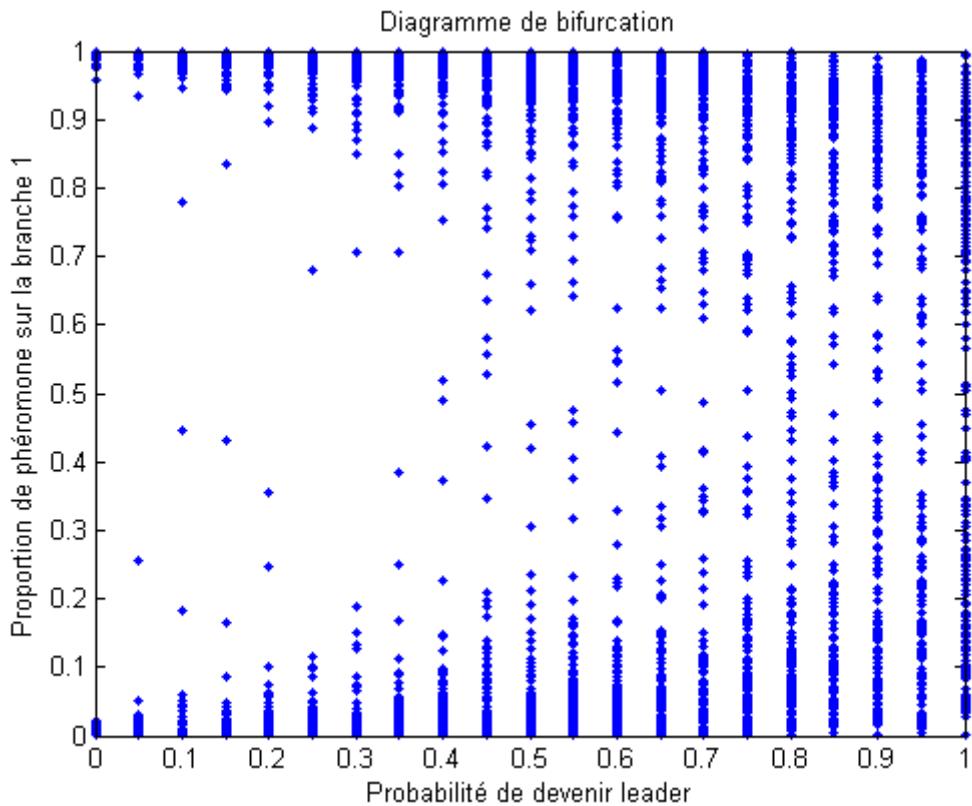


Figure 11. Diagramme de bifurcation illustrant l'influence de la probabilité de devenir leader sur la proportion de phéromone sur la branche 1 en fin de simulation (3600 secondes).

Lorsqu'il n'y a aucun groupe (probabilité de devenir leader = 0), les points se répartissent aux extrêmes. Cela indique un choix systématique de la colonie de n'exploiter qu'une seule des deux sources, cette sélection se faisant via la piste. Nous voyons ensuite que plus la probabilité de devenir leader augmente, plus les points se répartissent sur l'axe des ordonnées. Cela démontre que la formation des groupes va tendre à maintenir une exploitation égale des sources par rapport à une situation sans groupe. Cela est en accord avec nos résultats précédents montrant que la piste seule induit une forte asymétrie dans l'exploitation de deux sources alors les groupes seuls vont rendre cette exploitation symétrique. Le couplage de la piste et des groupes donne donc un résultat intermédiaire entre les deux modes de recrutement pris séparément.

5.3.4 Influence de la probabilité de devenir leader dans une simulation à deux sources différentes proposées en différé

Dans cette série de simulations la source 2 plus riche que la source 1. Aussi, puisque *Tetramorium caespitum* modulait son recrutement alimentaire en fonction de la qualité de la source, nous avons favorisé la probabilité de pister et la quantité de déposée lors du pistage au retour de la source 2 ainsi que la probabilité de garder cette source en mémoire. Nous avons donc choisi le jeu de valeurs de paramètres suivant :

- nombre de fourmis (*nfourmi*) = 1000
- nombre de simulations par valeur de paramètre (*nsimul*) = 200
- temps de simulation (*tfin*) = 7200
- probabilité de sortie spontanée (*pss*) = 0,0001
- probabilité de pister pour la source 1 (*ppist(1)*) = 0,5
- probabilité de pister pour la source 2 (*ppist(2)*) = 0,8
- taux d'évaporation de la piste (*tev*) = 0,005
- quantité déposée lors du pistage pour la source 1 (*q(1)*) = 1
- quantité déposée lors du pistage pour la source 2 (*q(2)*) = 2
- temps passé hors du nid lors d'une sortie (*tdehors*) = 60
- probabilité d'oublier la source 1 (*pouibli(1)*) = 0,8
- probabilité d'oublier la source 2 (*pouibli(2)*) = 0,5
- taille des groupes recrutés (*taille*) = 5
- temps d'insertion de la seconde source (*ts2*) = 1200

Nous avons donc donné une modulation de la probabilité de pister en faveur de la source 2 ainsi qu'une probabilité d'oublier plus faible pour la source 2. De plus, la quantité déposée lors du pistage au retour de la source 2 est deux fois plus importante qu'au retour de la source 1. Nous avons choisi un temps de simulation plus long (7200 secondes plutôt que 3600) car l'insertion de la seconde source s'effectuant après 20 minutes, nous avons préféré laisser plus de temps au modèle pour réagir à cette insertion.

Nos résultats expérimentaux avaient montré qu'outre une modulation de l'intensité de la piste, on constatait également une modulation de la probabilité de devenir leader en fonction de la qualité de la source exploitée. Ainsi, cette probabilité était 3 fois plus élevée

pour le sucre 1M en comparaison de la valeur obtenue pour le sucre 0,1M et il en allait de même entre le ver de farine découpé et le ver proposé entier. Nous avons donc choisi d'effectuer une série de simulations dans laquelle la probabilité d'initier un groupe est modulée en fonction de la source à laquelle la fourmi s'est nourrie. Nous avons également effectué une série de simulations sans modulation de la probabilité de devenir leader en guise de contrôle.

5.3.4.1 Simulations sans modulation de la probabilité de devenir leader en fonction de la qualité de la source

Nous avons testé notre modèle pour les valeurs de paramètres citées ci-dessus en faisant varier pour chaque série de simulations la probabilité pour une recruteuse de devenir leader (*plead*). Cette probabilité est égale pour les deux sources. Nous avons choisi 21 valeurs différentes (*param*) allant de 0 à 1 par pas de 0,05 pour cette probabilité. La figure 12 représente le diagramme de bifurcation de notre modèle pour les différentes valeurs de probabilité de devenir leader. Chaque point représente la proportion de phéromone déposée sur la branche 2 au temps final d'une simulation pour une probabilité de devenir leader donnée en abscisse.

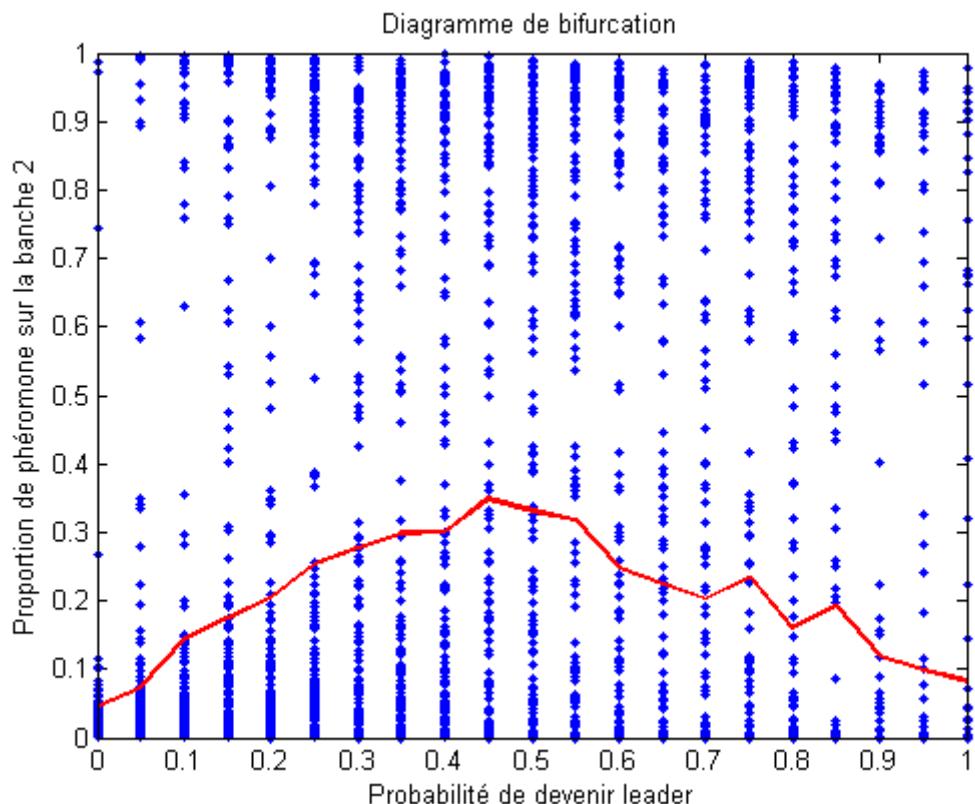


Figure 12. Diagramme de bifurcation illustrant l'influence de la probabilité de devenir leader sur la proportion de phéromone sur la branche 2 en fin de simulation (7200 secondes). La courbe rouge indique la moyenne des résultats obtenus.

Comme nous pouvons le voir, lorsqu'il n'y a aucun groupe ($plead = 0$), la modulation de la quantité déposée, de la probabilité de pister et de la probabilité d'oublier la source à laquelle une fourmi s'est nourrie en faveur de la source 2 ne permettent pourtant pas à la colonie de rediriger son choix collectif. En effet, les simulations se terminent avec en moyenne 5% de phéromone déposée sur la branche 2. La colonie reste donc « piégée » vers la source 1, et donc vers la source la plus pauvre. Par contre, dès le moment où l'on introduit des groupes dans le recrutement ($plead > 0$), la proportion moyenne de phéromone déposée sur la branche 2 au temps final augmente. Cette augmentation suit celle de la probabilité de devenir leader jusqu'à ce que cette probabilité soit égale à 0,45. A cette valeur, la proportion moyenne déposée sur la branche 2 est proche de 40%. Une fois cette valeur dépassée, la proportion moyenne de phéromone déposée sur la branche 2 au temps final décroît pour redevenir inférieure à 0,1 lorsque la probabilité de devenir leader pour une fourmi est égale à 1. L'augmentation observée entre $plead = 0$ et $plead = 0,45$ est due au fait que de plus en plus de fourmis sont potentiellement capables de peser sur la réorientation du choix collectif en emmenant un groupe vers la source 2. Par contre, la diminution de la courbe au-delà de la valeur $plead = 0,45$ semble due au fait que trop de fourmis sont piégées par les leaders emmenant un groupe vers la source 1. En effet, si suffisamment de fourmis exploitent la source 1 avant l'insertion de la deuxième source et en gardent la mémoire, une partie de plus en plus importante de ces fourmis vont devenir leaders à leur tour et pouvoir emmener suffisamment de naïves vers la source 1 que pour empêcher l'exploitation de la source 2. Pour des valeurs trop élevées de la probabilité de devenir leader, la colonie est donc piégée vers la source pauvre. Aussi, cette simulation montre qu'il ne serait pas adaptatif pour la colonie que toutes les fourrageuses deviennent des leaders.

5.3.4.2 Simulations avec modulation de la probabilité de devenir leader en fonction de la qualité de la source

Nous avons ici choisi de moduler la probabilité de devenir leader en faveur de la source 2. Notre série de simulations commence par une simulation pour une probabilité de devenir leader pour les deux sources égale à 0. Une fois ce contrôle réalisé, nous avons effectué une série de simulations pour lesquelles la probabilité de devenir leader pour la piste 1 est restée fixée à 0,05 alors que la probabilité pour une fourmi de devenir leader au retour de la source 2 prenait toutes les valeurs comprises entre 0,05 et 1 par pas de 0,05. La figure 13 représente le diagramme de bifurcation obtenu pour cette série de simulations.

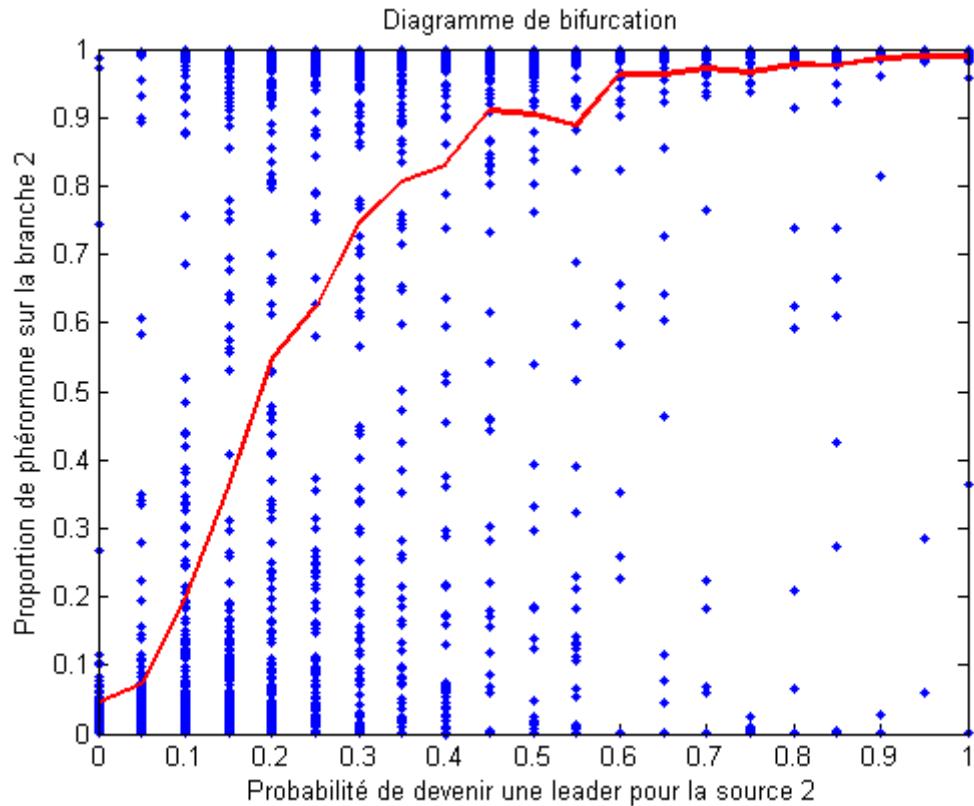


Figure 13. Diagramme de bifurcation illustrant l'influence de la probabilité de devenir leader pour la source 2 sur la proportion de phéromone sur la branche 2 en fin de simulation (7200 secondes) lorsque la probabilité de devenir leader pour la source 1 reste fixée à 0,05. La courbe rouge indique la moyenne des résultats obtenus.

Comme nous pouvons le voir, lorsqu'il n'y a pas de groupe, ($plead = 0$), la colonie reste bien « piégée » en direction de la source 1. Une fois les groupes introduits ($plead(1) = 0,05$ et $plead(2) = 0,05$), le nombre d'expériences se terminant par une réorientation du choix collectif augmente légèrement. Par la suite ($plead(1) = 0,05$, $plead(2)$ prenant les valeurs de 0,05 à 1), le nombre d'expériences se terminant par une réorientation du choix de la colonie pour la source 2 passe par une phase de transition (de 0,01 à 0,45) pour se stabiliser au delà des 90%.

5.3.5 Influence de la taille des groupes dans une simulation à deux sources identiques présentées simultanément

Dans cette série de simulations, nous n'allons plus faire varier la probabilité de devenir leader pour une source donnée mais bien la taille des groupes recrutés. La probabilité de devenir leader sera donc fixe et égale pour les deux sources. Nous avons pour cette simulation choisi les valeurs de paramètres suivantes :

- nombre de fourmis ($nfourmi$) = 1000
- nombre de simulations par valeur de paramètre ($nsimul$) = 300
- temps de simulation ($tfin$) = 3600
- probabilité de sortie spontanée (pss) = 0,0001
- probabilité de pister pour la source 1 ($ppist(1)$) = 0,8
- probabilité de pister pour la source 2 ($ppist(2)$) = 0,8
- taux d'évaporation de la piste (tev) = 0,005
- quantité déposée lors du pistage pour la source 1 ($q(1)$) = 1
- quantité déposée lors du pistage pour la source 2 ($q(2)$) = 1
- temps passé hors du nid lors d'une sortie ($tdehors$) = 60
- probabilité d'oublier la source 1 ($poubli(1)$) = 0,8
- probabilité d'oublier la source 2 ($poubli(2)$) = 0,8
- probabilité de devenir leader pour la source 1 ($plead(1)$) = 0,3
- probabilité de devenir leader pour la source 2 ($plead(2)$) = 0,3

Nous avons ensuite fait varier le nombre de recrutées emmenées dans chaque groupe. Ce nombre de recrutées varie de 1 fourmi à 20 par pas de 1 fourmi. La figure 14 représente le diagramme de bifurcation obtenu pour cette série de simulations.

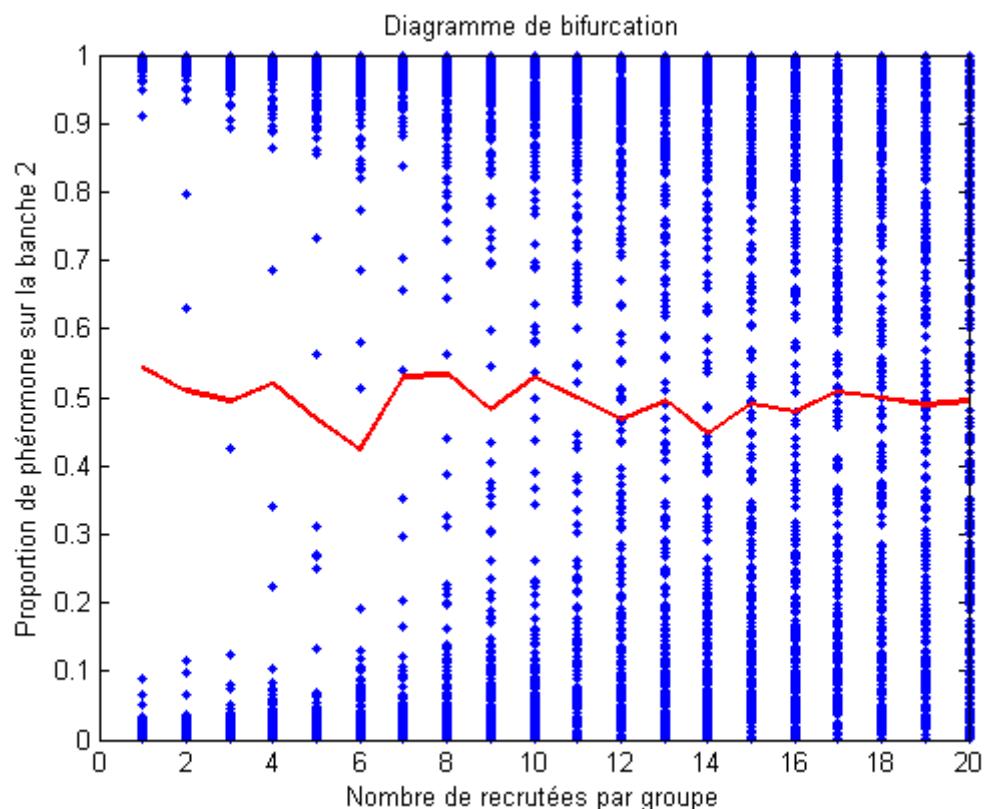


Figure 14. Diagramme de bifurcation illustrant l'influence du nombre de recrutées dans chaque groupe sur la proportion de phéromone sur la branche 2 en fin de simulation (3600 secondes). La courbe rouge indique la moyenne des résultats obtenus.

Le résultat obtenu est très similaire à celui observé lors de notre étude de l'influence de la probabilité de devenir leader (figure 11). Nous voyons que pour des petits groupes (nombre de recrutée(s) = 1 ou 2), la colonie va systématiquement exploiter préférentiellement une des deux sources. Au fur et à mesure que le nombre de recrutées par groupe augmente, nous voyons que les expériences se répartissent le long de l'axe y. Nous pouvons donc en conclure que plus le nombre de recrutées par groupe est élevé, plus la colonie tendra à exploiter de façon symétrique les deux sources identiques offertes.

5.3.6 Influence de la taille des groupes dans une simulation à deux sources différentes présentées en différé

Tout comme pour le point 5.3.4, dans cette série de simulations, la source 2 est plus riche que la source 1. Nous avons donc également appliqué une modulation en fonction de la qualité de la source de la probabilité de pister, de la quantité de déposée lors du pistage, de la probabilité de devenir leader et enfin, de la probabilité de garder en mémoire la source à laquelle la fourmi s'est nourrie. Nous avons donc choisi le jeu de valeurs de paramètres suivant :

- nombre de fourmis (*nfourmi*) = 1000
- nombre de simulations par valeur de paramètre (*nsimul*) = 100
- temps de simulation (*tfin*) = 7200
- probabilité de sortie spontanée (*pss*) = 0,0001
- probabilité de pister pour la source 1 (*ppist(1)*) = 0,6
- probabilité de pister pour la source 2 (*ppist(2)*) = 0,8
- taux d'évaporation de la piste (*tev*) = 0,005
- quantité déposée lors du pistage pour la source 1 (*q(1)*) = 1
- quantité déposée lors du pistage pour la source 2 (*q(2)*) = 2
- temps passé hors du nid lors d'une sortie (*tdehors*) = 60
- probabilité d'oublier la source 1 (*poubli(1)*) = 0,8
- probabilité d'oublier la source 2 (*poubli(2)*) = 0,6
- probabilité de devenir leader pour la source 1 (*plead(1)*) = 0,3
- probabilité de devenir leader pour la source 2 (*plead(2)*) = 0,3
- temps d'insertion de la seconde source (*ts2*) = 1200

5.3.6.1 Simulations sans modulation de la taille des groupes en fonction de la qualité de la source

Dans un premier temps, nous avons effectué une série de simulation en faisant varier la taille des groupes formés sans que cette taille ne soit modulée en fonction de la qualité de la nourriture. La figure 15 représente le diagramme de bifurcation obtenu.

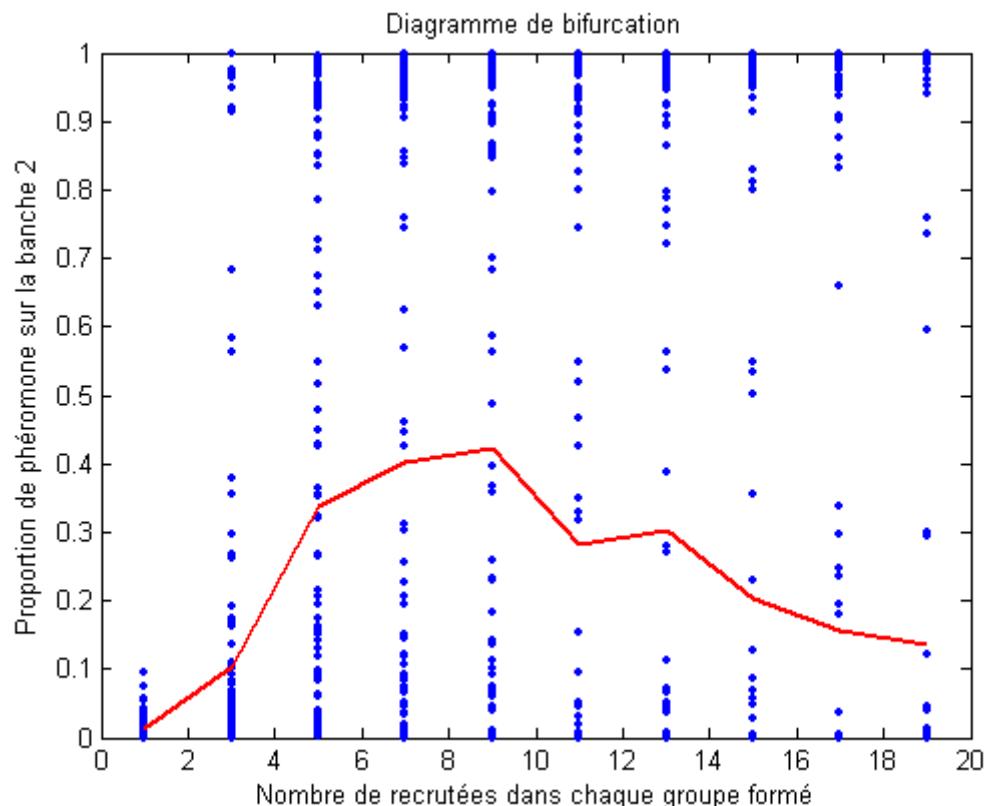


Figure 15. Diagramme de bifurcation illustrant l'influence de la taille des groupes sur la proportion de phéromone sur la branche 2 en fin de simulation (7200 secondes). La courbe rouge indique la moyenne des résultats obtenus.

Comme nous pouvons le voir, le diagramme obtenu est très semblable à celui obtenu pour nos simulations sur l'influence de la probabilité de devenir leader lorsque cette dernière n'est pas modulée en fonction de la qualité de la source. Nous pouvons voir que pour des tandems (nombre de recrutee par groupe = 1), la colonie est incapable de réorienter son choix collectif. Lorsque les groupes deviennent plus conséquent, les chances de rediriger le choix collectif augmentent jusqu'à un maximum de 0,4 ; cette valeur étant atteinte pour des groupes de 10 fourmis. Au-delà de 9 fourmis recrutees par groupe, nous voyons que la probabilité de réorienter le choix collectif de la colonie décroît pour approcher 0,1 lorsque la taille des groupes atteint 20 individus. Il semble donc qu'il ne serait pas adaptatif que les groupes soient de trop grande taille puisqu'une taille trop grande de groupe piége la colonie vers la source la plus pauvre.

5.3.6.2 Simulations avec modulation de la taille des groupes en fonction de la qualité de la source

Nous avons dans cette série fait varier la taille des groupes en fonction de la qualité de la source de nourriture. Nous avons fixé le nombre de recrutées par groupe à 3 fourmis pour la source 1. Nous avons ensuite fait varier le nombre de fourmis recrutées dans les groupes de 5 à 25 fourmis. La figure 16 représente le diagramme de bifurcation obtenu pour cette série de simulations.

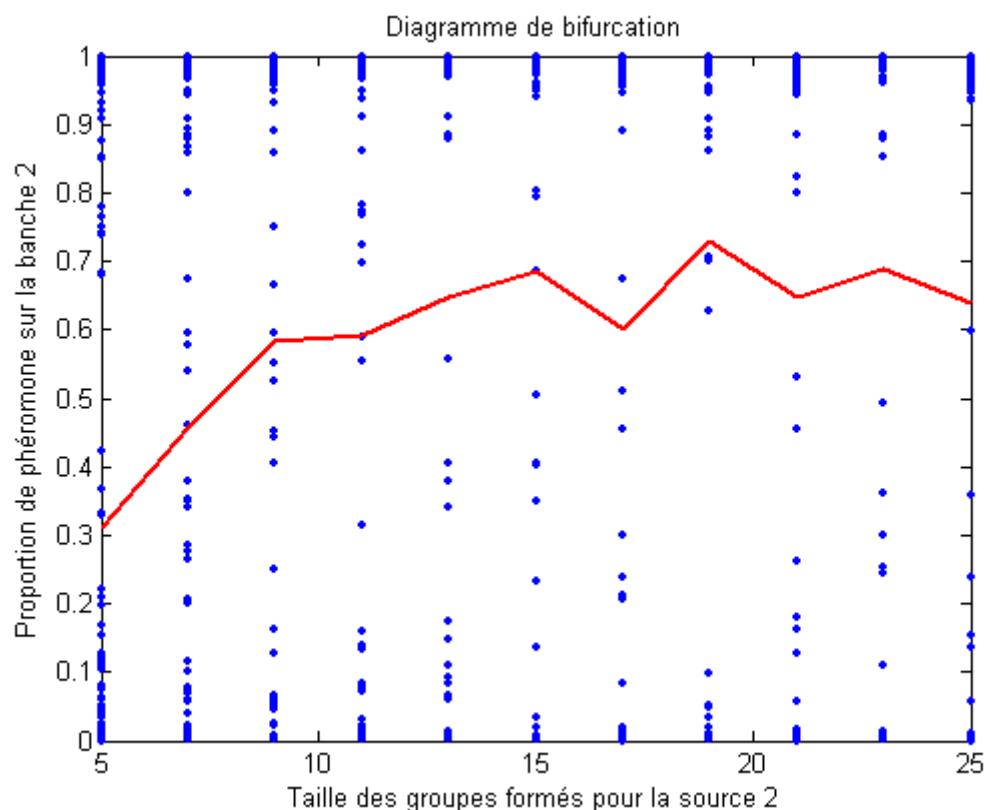


Figure 16. Diagramme de bifurcation illustrant l'influence de la taille des groupes pour la source 2 sur la proportion de phéromone sur la branche 2 en fin de simulation (7200 secondes) lorsque la taille des groupes pour la source 1 reste fixée à 4. La courbe rouge indique la moyenne des résultats obtenus.

Nous pouvons voir que lorsque la taille des groupes modulée en faveur de la source la plus riche, une augmentation de la modulation favorise la réorientation du choix collectif de la colonie. Ce résultat va également dans le même sens que celui obtenu pour une modulation de la probabilité de devenir leader en faveur de la source la plus riche (figure 13).

5.4 Discussion

Les séries de simulations sur la probabilité de devenir leader montrent que les leaders peuvent jouer un rôle important dans les choix collectifs de la colonie. Les leaders vont tout d'abord favoriser une exploitation symétrique des sources lorsque celles-ci sont identiques. Ils vont donc tendre à contrebalancer l'effet de la piste qui, elle, induit une exploitation asymétrique. Le fait de pouvoir maintenir une exploitation égale des deux sources possède ses avantages. En effet, si une des deux sources devient inexploitable pour une quelconque raison, le fait d'avoir gardé un nombre suffisant d'ouvrières engagées dans l'exploitation de la seconde source permet à la colonie d'accroître rapidement l'exploitation de cette seconde source.

De plus, nous avons pu montrer que la présence de leaders permettait d'augmenter les chances de réorientation du choix collectif lorsqu'une source de meilleure qualité est proposée quelque temps après une source pauvre. Lorsque la probabilité de devenir leader est commune pour deux sources différentes et que les autres paramètres du recrutement (probabilité de pister, probabilité d'oublier, quantité déposée lors du pistage) sont en faveur de la source proposée ultérieurement, l'augmentation du nombre de leaders va donner une meilleure chance de réorienter le choix collectif jusqu'à une certaine limite (dans notre cas, 0,45). Ce résultat est très important. Il montre que si la probabilité de devenir leader n'est pas modulée en fonction de la qualité des sources, il peut être désavantageux pour la colonie que trop d'individus soient leaders. En effet, l'excès de leaders diminue les chances de réorienter le choix collectif. Par ailleurs, si la probabilité de devenir leader est modulée en fonction de la source, nous avons montré que plus cette modulation est forte, plus la colonie va réorienter son choix collectif. Les leaders sont donc bien des individus clés dans les choix collectifs.

Les séries de simulations sur la taille des groupes recrutés montrent que cette taille peut également influencer le choix de la colonie. Plus les groupes seront de grande taille, plus ils vont favoriser un recrutement symétrique si la colonie est engagée dans l'exploitation de deux sources de qualité égale offertes simultanément. Cet effet est similaire à celui d'une augmentation de la probabilité de devenir leader.

Nous avons également montré que lorsque une source riche est proposée quelque temps après une source pauvre, une augmentation de la taille des groupes favorise les chances de réorienter le choix collectif, mais jusqu'à une certaine limite. En effet, au-delà de 10

fourmis par groupe, une augmentation de la taille des groupes entraîne une diminution de la proportion de simulation durant lesquelles on observe une réorientation du choix collectif. Ici aussi, nous voyons que ce résultat est semblable à celui obtenu pour l'influence du nombre de leaders dans une situation de sources différentes proposées en différé. Enfin, nos résultats montrent que lorsque la taille des groupes est modulée en fonction de la qualité de la source offerte, une modulation de plus en plus élevée permettra à la colonie de réorienter son choix collectif si une source de meilleure qualité est proposée après une source pauvre. Encore une fois, ces résultats suivent ceux obtenus pour la modulation de la probabilité de devenir leader en fonction de la qualité de la source de nourriture.

Cette analyse nous amène à conclure que c'est le nombre de fourmis amenées en groupes qui est important pour maintenir une exploitation symétrique des sources : au plus il y aura de fourmis amenées en groupes, au plus les fourmis se répartiront équitablement entre les deux sources. Le fait que ce nombre soit élevé suite à une augmentation du nombre de leaders ou de la taille moyenne des groupes ne semble pas changer fondamentalement le résultat final.

6 Conclusions générales

Notre étude visait à compléter les connaissances déjà acquises sur le recrutement de type groupe/masse de *Tetramorium caespitum*. Aussi, nous avons étudié l'influence de la qualité de la nourriture sur le recrutement alimentaire de cette fourmi. Nous avons pu mettre en évidence une modulation du nombre de groupes formés, de leur temps de formation et de leur taille en fonction de la qualité de la nourriture. Le sucre à forte concentration induit la formation d'un plus grand nombre de groupes, ceux-ci étant formés plus rapidement et étant de plus grande taille en comparaison des résultats obtenus pour une source de sucre à faible concentration. Nous avons obtenu des résultats similaires lorsque nous avons étudié l'effet de l'accessibilité de la nourriture. Un ver de farine offert découpé en morceaux induit une formation de groupes plus rapide et d'une taille plus grande que ce même ver offert entier ; par contre, dans cette comparaison, les nombres de groupes observés sont fort semblables.

A la suite de cette première observation, nous avons étudié la probabilité pour une fourmi de devenir leader. Nous avons pu montrer que la probabilité pour une fourmi de devenir leader est également fonction de la qualité de la nourriture. Ainsi, des fourmis recrutant vers une source de sucre à forte concentration vont avoir plus tendance à mobiliser des groupes que des fourmis impliquées dans un recrutement vers une source de sucre faiblement concentré. Le même résultat est obtenu pour l'influence de l'accessibilité de la nourriture : la probabilité pour une fourmi de devenir leader est en effet plus élevée pour un ver de farine découpé que pour un ver offert entier.

Cette analyse du recrutement individuel va dans le même sens que l'étude de la modulation du comportement de pistage observé chez *Tetramorium caespitum* (Verhaeghe, 1978). Au plus la source sera intéressante d'un point de vue énergétique et directement exploitable, au plus les fourmis vont former un nombre élevé de groupes, de grande taille et plus rapidement.

L'analyse du recrutement global confirme ce que nous avons observé au niveau individuel. Les colonies vont investir plus d'ouvrières vers une source de sucre fort concentré que vers une source faiblement concentrée. Cette observation a également été faite pour l'accessibilité de la nourriture. Les colonies investissent plus de fourrageuses dans l'exploitation d'un ver de farine découpé que dans l'exploitation d'un ver de farine entier.

Nous avons également confirmé le fait que la contribution relative des groupes dans le flux entrant était plus élevée pour les sources les plus intéressantes.

La taille de la colonie joue également un rôle important dans le recrutement alimentaire chez *Tetramorium caespitum*. A plusieurs reprises, les résultats des colonies de petite taille différaient significativement de ceux obtenus pour les colonies de grande taille. Notamment, les grandes colonies forment toujours plus de groupes et plus rapidement que les petites. Par contre, l'analyse de la taille des groupes en fonction de la taille de la colonie montre des résultats surprenants. Si pour le sucre, les grandes colonies forment des groupes plus grands, il n'en est pas de même pour les sources protéiniques. En effet, dans ce cas, la taille des groupes est similaire quelle que soit la taille de la colonie.

La qualité odorante et/ou gustative de la source a également été étudiée. Nous avons montré que des fourmis s'étant nourries à une source de sucre 1M acquièrent une information quant à l'odeur de cette source et l'utilisent par la suite. Ainsi, des fourmis qui se nourrissent à une solution de sucre aromatisée sont ensuite plus présentes à une source ayant la même odeur qu'à une source de même concentration mais d'odeur différente. Dès lors, les fourmis peuvent, en plus d'utiliser leur mémoire visuelle, utiliser leur mémoire olfactive et/ou gustative.

Dans la deuxième partie de ce mémoire, nous avons élaboré un modèle informatique rendant compte du recrutement de type groupe/masse. Ce modèle a ensuite été exploité pour étudier l'influence de la probabilité de devenir leader pour une recruteuse et pour évaluer l'influence que pouvait avoir la taille des groupes formés.

Nous avons montré que plus la probabilité pour une fourmi de devenir leader est élevée, plus la colonie a tendance à exploiter de façon symétrique deux sources identiques offertes simultanément. Par contre, lorsque les deux sources offertes sont différentes et offertes en différé, et que la probabilité de devenir une leader est identique pour les deux sources, l'augmentation de cette probabilité va augmenter les chances de réorienter le choix collectif vers la deuxième source si celle-ci est de meilleure qualité. Cependant, il existe une valeur critique à partir de laquelle les chances de réorienter le choix collectif sont à leur maximum. Au-delà de cette valeur, la colonie n'est plus en mesure de réorienter ses ouvrières dans l'exploitation de la seconde source. Enfin, si la probabilité de devenir leader est modulée

en fonction de la qualité de la source, ce que nos expériences ont pu montrer, au plus la modulation de la probabilité de devenir leader sera forte, au plus la colonie sera en mesure de réorienter son choix collectif vers la deuxième source.

Notre étude de l'influence de la taille des groupes montre que lorsque deux sources identiques sont offertes simultanément, cette taille va influencer le résultat final de la simulation. En effet, au plus les groupes formés seront grands, au plus la colonie va pouvoir exploiter de façon symétrique les deux sources. Ensuite, si la taille des groupes n'est pas modulée en fonction de la qualité de la source de nourriture, nous avons pu montrer que des groupes de plus en plus grands favorisent la réorientation du choix collectif, mais jusqu'à une certaine taille critique. Au-delà de celle-ci, la colonie n'est plus en mesure de réorienter son choix collectif. Enfin, nous avons montré qu'une modulation de la taille des groupes formés en fonction de la qualité de la source de nourriture offerte va influencer les chances de réorienter le choix collectif de la colonie. Si une source riche est proposée ultérieurement à une source pauvre, au plus la modulation de la taille des groupes sera forte, au plus la colonie aura tendance à rediriger son exploitation vers la source riche.

Aussi, lorsque la colonie est confrontée à deux sources identiques proposées simultanément, plus le nombre de fourmis amenées en groupes sera élevé, plus la colonie exploitera ces deux sources de façon symétrique. Par contre, lorsque la colonie est confrontée à deux sources de qualités différentes proposées en différé, plus le nombre de fourmis amenées aux sources en groupes sera élevé, plus la colonie réorientera son choix collectif vers la seconde source si elle est de meilleure qualité. Cependant, au-delà d'une valeur critique, les chances de réorienter le choix collectif diminueront car trop de fourmis seront piégées par les groupes vers la source pauvre proposée en premier lieu.

Ainsi, l'ensemble de nos expériences confirme que le recrutement alimentaire de type groupe/masse chez *Tetramorium caespitum* est sujet à une modulation en fonction de la qualité de la source exploitée. Nous avons ensuite pu montrer à travers nos simulations comment ces différentes modulations peuvent influencer le choix de la colonie lorsque celle-ci doit répartir ses individus dans l'exploitation de deux sources de nourriture. Nous avons donc confirmé dans le cadre de nos simulations que les leaders sont des individus clés qui peuvent peser plus lourdement que les autres sur les choix de la colonie.

7 Bibliographie

Beckers, R., Deneubourg, J.L., Goss, S. et Pasteels, J.M. – 1990. Collective decision making through food recruitment. *Ins. Soc.*, volume 37, n°3, 258-267

Beckers, R., Deneubourg J.L. et Goss, S. – 1992 a. Trail laying behavior during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L). *Insectes Sociaux.*, 39 : 59-72.

Beckers, R., Deneubourg J.L. et Goss, S. – 1992 b. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *Journal of theoretical Biology*, 159, 297 – 415.

Beckers, R., Deneubourg J.L. et Goss, S. – 1993. Modulation of trail laying in the *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *Journal of insect behavior*, Vol 6, No 6, 1993

Biseau, J.C. de, Deneubourg, J.L. et Pasteels, J.M. – 1991, Collective flexibility during mass recruitment in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, Vol 98, No 4

Biseau, J.C. de et Couvreur, J.M., 1994 – Faune de Belgique. Fourmis (Formicidae). Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, 56 pp.

Biseau, J.C. de, Schuiten, M., Pasteels, J.M. and Deneubourg, J.L. – 1994. Respective contributions of leader and trail during recruitment to food in *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera Formicidae). *Ins. Soc.* 41:241-254

Bolton, B., Alpert G., Ward P.S. et Naskrecki, P. – 2006. Bloton's catalogue of ants of the world. *Harvard University Press, Cambridge*.

Detrain, C. et Deneubourg, J.L. – 1997. Scavenging by *Pheidole Pallidula* : a key for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behavior*, 53, 537 – 547.

Dornhaus, A. et Chittka, L. – 2004. Information flow and regulation of foraging activity in bumble bees (*Bombus spp.*). *Apidologie* 35, 183-192

Dupuy, F., Sandoz, J.C., Giurfa, M. et Josens, R. – 2006. Individual olfactory learning in *Camponotus* ants. *Animal Behavior* 72 1081-1091.

Hangartner, W. – 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Vergl. Physiologie* 62, 111-120.

Hölldobler, B. et Wilson, E.O., 1990 – The Ants. *The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.*, 732 pp.

Hölldobler, B., Möglich, M. et Maschwitz, U. – 1974. Communication by Tandem Running en the ant *Camponotus sericeus*. *J. Comp. Physiol.*, 90 : 105-127.

Katayama N. et Suzuki N. – 2003. Bodyguard effects for *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology* Vol. 38, pp.427-433

Mailleux, A.C., Detrain, C. et Deneubourg, J.L. – 2006. Starvation drives a threshold triggering communication. *The Journal of Experimental Biology* 209, 4224-4229

Passera, L., et Aron, S., 2005. Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution. *Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada.* 480 pp.

Pasteels, J.M., Deneubourg, J.L. et Goss, S. – 1987. Self-organization in ant societies (I) : trail recruitment to newly discovered sources. *Behavior in social insects*, Experientia Supplementum Vol. 54

Roisin, Y. – 1982. Eco-éthologie de l'approvisionnement du nid chez les *Tetramorium* belges (Hym., Formicidae). Mémoire en Sciences, U.L.B.

Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Moder, K., Seifert, B., Sanetra, M., Dyreson, E., Stauffer, C. et Erhard, C. – 2006. A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western Palearctic *Tetramorium* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*

Traniello, J.F.A. et Hölldobler, B. – 1984. Chemical communication during tandem running in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of chemical Ecology*, Vol. 10, No 5.

Verhaeghe, J.C. – 1978. Analyse comportementale et modélisation du recrutement d'ouvrières vers une source de nourriture chez *Tetramorium caespitum* (L.). Thèse en Sciences, U.L.B.

Verhaeghe J.C. et Deneubourg J.L. – 1983. Experimental study and modelling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). Insectes sociaux, Volume 30, n°3, pp. 347 – 360.

Wolf, H. et Wehner, R. – 2005. Desert ants compensate for navigation uncertainty. *The journal of experimental biology* 208, 4223-4230

8 Annexes

8.1 Temps de séjour sur l'aire

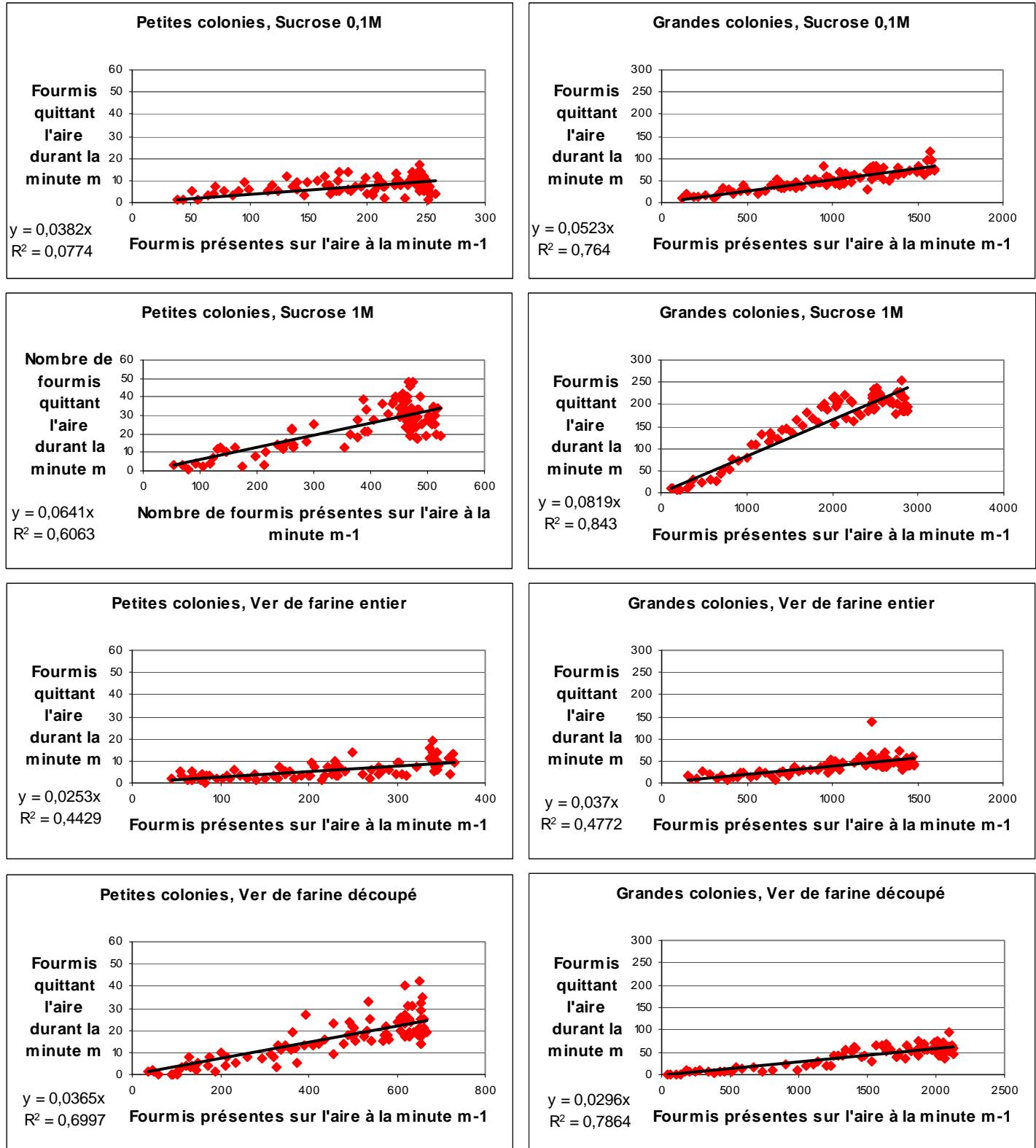


Figure 17. Distribution du nombre de fourmis ayant quitté l'aire durant la minute m en fonction du nombre de fourmis sur l'aire à la minute m-1 respectivement pour les petites et grandes colonies pour chaque type de nourriture.

8.2 Code du modèle réalisé sous Matlab®

Le code ci-dessous simule l'influence de la taille des groupes sur le choix collectif de la colonie lorsque les deux sources sont identiques et offertes simultanément. Il effectue 300 simulations par valeur de paramètres, ces paramètres variant de 1 à 20 par pas de 1. Au final, le programme renvoie pour chaque valeur de taille de groupe :

- le nombre total de phéromone déposée sur chacune des deux branches pour l'ensemble des 300 simulations (ct)
- le nombre total de fourmis ayant déposé une piste au retour de chacune des deux pistes (pt) (pt et ct sont des contrôles qui permettent notamment de vérifier l'équilibre du modèle et son exactitude.)
- le nombre total de leaders pour l'ensemble des 300 simulations ($nlead$)
- un graphique rendant compte de l'évolution dynamique de la distribution de la proportion d'expérience en fonction de la proportion de phéromone déposée sur la branche 1 ainsi que la matrice qui y est liée (h)

Enfin, le code renvoie un diagramme de bifurcation illustrant l'influence du paramètre investigué sur la proportion finale de phéromone déposée sur la branche 2 pour toutes les simulations et pour toutes les valeurs de paramètres investiguées.

%%%%% Initialisation %%%%

```
close all; % Fermeture des fenêtres ouvertes  
clear;    % Ré-initialisation de toutes les variables et fonctions  
clc;      % Ré-initialisation de la fenêtre de commande
```

%%%%% Paramètres liés à la simulation %%%%

```
nparam=20;      % Nombre de valeurs de paramètre investiguées  
nsimul=300;     % Nombre de simulation pour chaque valeur de paramètre  
bifurc(1:nsimul,1:nparam)=0;  % Matrice de valeurs pour le diagramme de bifurcation  
mbif=linspace(0,0,nparam);   % Vecteur de valeurs moyennes pour le diagramme de bifurcation  
parame=linspace(1,20,nparam); % Valeur de paramètres investiguées  
nfourmis=1000;    % Nombre de fourmis dans la colonie  
tfin=3600;        % Temps d'une simulation  
ts2=0;           % Temps d'insertion de la seconde source  
h(1:60,1:5)=0;   % Matrice de valeur pour l'affichage dynamique  
pt=[0 0];        % Compteur total de toutes les simulations  
ct=[0 0];        % Compteur total phéromone  
rand('state',13); % Graine du générateur de nombre aléatoire
```

%%%%% Paramètres liés à la piste et son dépôt %%%%

```
tev=0.005;  % Taux d'évaporation de la piste  
q=[1 1];    % Quantité déposée au retour des sources 1 et 2  
m=2;         % Exposant pour le choix d après la phéromone
```

%%%%% Paramètres liés aux fourmis %%%%

```
ppist=[0.8 0.8];      % Probabilité de laisser une piste au retour de la source 1 ou 2  
poubli=[0.8 0.8];     % Probabilité d'oublier la source 1 ou 2  
Mem=linspace(0,0,nfourmis); % Mémoire des fourmis  
Pos=linspace(0,0,nfourmis); % Temps passé dehors  
tdehors=60;             % Temps avant de réintégrer le nid
```

%%%%% Paramètres du calcul de la probabilité de sortie %%%%

```
pss=0.0001;    % Probabilité de sortie spontanée
```

```
a=1;  
b=5;          % Probabilité de sortir de par l'attrait de la piste = kk*((a+cc^n)/(b+cc^n))  
kk=0.00125;  
n=2;
```

%%%%% Paramètres liés aux groupes %%%%

```
nlead=0;       % Compteur du nombre total de leaders  
plead=[0.3 0.3]; % Probabilité de devenir leader pour la source 1 ou 2
```

```
%%%%%%%%%%%%% Début du code %%%%%%
```

```
for para=1:1:nparam  
    h(1:60,1:5)=0; % Mise à zéro de la matrice des valeurs pour l'affichage dynamique  
    pt=[0 0]; % Mise à zéro du compteur du nombre total de fourmis laissant une piste  
    ct=[0 0]; % Mise à zéro du compteur de la quantité totale de phéromones déposées  
    nlead=0; % Mise à zéro du compteur du nombre total de leaders  
    recru=0; % Mise à zéro du nombre de fourmis recrutées dans un groupe  
    taille=parame(para); % Taille des groupes  
    for i=1:1:nsimul  
        c=[0 0]; % Remise à zéro des phéromones déposées a chaque simulation  
        l=0; % Remise à zéro du compteur de minute  
        k=0; % Remise à zéro de l'indice de la proportion de phéromone sur la branche 1  
        Mem=linspace(0,0,nfourmis); % Remise à zéro de la mémoire des fourmis  
        Pos=linspace(0,0,nfourmis); % Remise à zéro du temps passé dehors  
        for j=1:1:tfin  
            Memlead=linspace(0,0,100); % Remise à zéro du vecteur enregistrant la mémoire des leaders  
            mleader=1; % Remise à 1 du compteur enregistrant la mémoire des leaders  
            leader=0; % Remise à zéro  
            p=[0 0]; % Remise à zéro des fourmis laissant une piste  
            gr=0; % Remise à zéro du compteur de fourmis emmenées en groupe  
            recru=0; % Remise à zéro du nombre de fourmis déjà intégrées dans le groupe en cours
```

```

cc=c(1)+c(2);          % Calcul de la somme des pistes
psortie=(kk*((a+cc^n)/(b+cc^n))+pss);    % Calcul de la probabilité de sortie
for d=1:1:nfourmis
    if Pos(d)~=0          % Si la fourmi est dehors
        Pos(d)=Pos(d)-1;  % Décompte le temps avant que la fourmi ne revienne au nid
        if Pos(d)==0          % Si elle revient au nid
            if rand(1)<ppist(Mem(d))    % Si elle dépose une piste
                p(Mem(d))=p(Mem(d))+1;    % Incrémentation du nombre de fourmis laissant une piste
                pt(Mem(d))=pt(Mem(d))+1;  % Incrémentation du nombre total de fourmis laissant une piste
            end
            if rand(1)<poubli(Mem(d))  % Si elle oublie de quelle source elle revient
                Mem(d)=0;           % La fourmi redevient naïve
            end
        end
    else          % Si la fourmi est dans le nid
        if ((Mem(d)==0) & (gr>0))    % Si elle a été recrutée dans un groupe
            Mem(d)=Memlead(mleader); % Acquisition de la mémoire de la source vers laquelle elle est emmenée
            Pos(d)=tdehors;          % Enclenchement du décompte avant son retour
            gr=gr-1;                % Décompte du nombre de fourmis encore recrutées en groupe
            recru=receu+1;          % Incrémentation du nombre de fourmis recrutées dans le groupe en cours
            if recru==taille        % Si la taille du groupe est atteinte
                recru=0;            % Remise à zéro du nombre de fourmis recrutées dans un groupe
            end
        end
    end
end

```

```

mleader=mleader+1;      % Passage au groupe suivant
end

elseif rand(1)<psortie    % Si la fourmi sort spontanément ou par l'attrait de la piste
    Pos(d)=tdehors;        % Enclenchement du décompte avant son retour
    if Mem(d)==0            % Si la fourmi est naïve
        ii=1;                % Attribution de la valeur 1 à l'indice de la source choisie
        if j<ts2              % Si le temps d'insertion de la seconde source n'est pas atteint
            pr1=1;              % La probabilité de choisir la source 1 vaut 1
        else                  % Si le temps d'insertion de la seconde source est atteint
            pr1=((6+c(1))^m)/(((6+c(1))^m)+((6+c(2))^m));    % Calcul de la probabilité de prendre la branche 1
        end
        if rand(1)>pr1        % Si La fourmi choisit la branche 2
            ii=2;                % L'indice de la source choisie prend la valeur 2
        end
        Mem(d)=ii;            % Acquisition de la mémoire de la source par la fourmi
    else                  % Si la fourmi est informée
        ii=Mem(d);          % L'indice de la source choisie prend la valeur en mémoire
        if rand(1)<plead(ii) % Si la fourmi devient leader
            leader=leader+1; % Incrémentation du nombre de leaders
            nlead=nlead+1;   % Incrémentation du nombre total de leaders
            gr=gr+taille;    % Augmentation du nombre de fourmis recrutées en groupe
            Memlead(leader)=Mem(d); % Mise en mémoire de la mémoire du leader
        end
    end
end

```

```

    end
end
end
end
end

c(1)=c(1)*(1-tev)+p(1)*q(1); % Calcule la piste 1
c(2)=c(2)*(1-tev)+p(2)*q(2); % Calcule la piste 2
ct(1)=ct(1)+p(1)*q(1);      % Calcule la piste totale sur la branche 1
ct(2)=ct(2)+p(2)*q(2);      % Calcule la piste totale sur la branche 2
if mod(j,60)==0      % Si on est à une minute
    l=l+1;            % Incrémentation du compteur de minutes
    if(c(1)+c(2))~=0 % Si la somme des pistes n'est pas nulle
        k=(c(1)/(c(1)+c(2)))*5+1; % Calcul de l'indice de la proportion de phéromone sur la branche 1
    end
    if k==6 % Si cet indice vaut 6
        k=5; % Attribution à l'indice de la valeur 5
    end
    if k~=0 % Si l'indice de la proportion de phéromone sur la branche 1 est différent de 0
        k=fix(k); % Arrondi de l'indice à une valeur entière
        h(l,k)=h(l,k)+1; % Incrémentation de l'élément (l,k) dans la matrice de valeur pour l'affichage dynamique
    end
end

```

```

end
bifurc(i,para)=c(2)/(c(1)+c(2)); % Mise en mémoire de la proportion finale de phéromone sur la branche 1
end
%%%%% Sortie de valeurs %%%%%%
taille
h
ct
pt
nlead
%%%%% Affichage de la proportion d'expérience en fonction de la proportion de phéromone sur la branche 1 et du temps %%%%%%
hh=h;
v=1;
for r=1:1:9
if mod(r,2)==0
    hh(:,r)=0;
else
    hh(:,r)=h(:,v);
    v=v+1;
end
end
figure(para)
bar3((hh/nsimul),2,'detached')

```

```

xlabel('Pourcentage de phéromone sur la branche 1')
ylabel('Temps')
zlabel('Proportion d expérience')
Legend('0-19 %','20-39 %','40-59 %','60-79 %','80-100 %')
end
%%%%% Affichage du diagramme de bifurcation %%%%%%
for v=1:1:nsimul
    mbif(1:nparam)=mbif(1:nparam)+bifurc(v,:);
    figure(para+1)
    plot(parame,bifurc(v,:),'.')
    hold on
    xlabel('Nombre de recrutées par groupe')
    ylabel('Proportion de phéromone sur la banche 2')
    title('Diagramme de bifurcation')
    if v==nsimul
        figure(para+1)
        plot(parame,(mbif/nsimul),'r','Linewidth',2)
    end
end
%%%%% Fin du code %%%%%%

```