

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 167-176 (1985)

**LE ROLE DE LA MEMOIRE ET DE LA TAILLE DES OUVRIERES
DANS LE BILAN ENERGETIQUE DU FOURRAGEMENT DES FOURMIS
(Hymenoptera, Formicidae)**

par

**J.L. DENEUBOURG^o, S. GOSS^{oo},
J.M. PASTEELS* et G. JOSENS***

^o Service de Chimie Physique II, C.P. 231

^{oo} C.D.C.S., Ecole de Santé Publique

* Département de Biologie Animale et Cellulaire

Université de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique

Résumé : Le flux énergétique entrant dans la colonie est modélisé pour deux types de fourragement individuel : avec ou sans mémoire de la position des sources découvertes. Les relations entre le type de fourragement, la taille de la colonie, des ouvrières, des sources de nourriture et de l'aire de récolte sont discutées.

En l'absence de mémoire, l'optimum du bénéfice énergétique est atteint lorsque les sources ont une taille égale à la capacité de transport d'une ouvrière et les petites ouvrières sont plus efficaces en milieu pauvre. Avec une mémoire, les plus petites fourmis sont plus efficaces pour l'exploitation des petites sources et les plus grandes pour de très grandes sources. La colonie peut exploiter efficacement un large spectre de taille de sources. Son efficacité maximale n'est plus atteinte par l'exploitation de sources de taille égale à la capacité de transport des fourrageuses. Sous certaines conditions, avoir la bonne dimension est plus important que de posséder une mémoire et sous d'autres conditions l'inverse est observé

Mots-clés : Formicidae, modèle mathématique, fourragement, bilan énergétique, mémoire de la position des sources.

Summary : Influence of memory and the workers' size on the ants' foraging energy budget.

The energy flow between the ant colony and the environment is modelised for two individual foraging systems : with and without memory of the food-sources' location. The relationships between the foraging system and the sizes of the colony, of the ants, the food-sources and the foraging area are explored.

Without memory the optimal net benefit is given when the food sources are equal in size to the ants' carrying capacity and smaller ants are more efficient than larger ants in poorer environments.

With memory smaller ants are more efficient with small food-sources and larger ants with very large food-sources.

Under certain intermediary conditions being the right size is more important than having a memory and under others the reverse is true.

Key-words : Formicidae, mathematical models, foraging, energetical budget, memory of food-location.

INTRODUCTION

Les fourmis présentent une grande diversité de stratégies de fourragement. La taille des ouvrières varie d'une espèce à l'autre. Certaines espèces recrutent, sont territoriales, polymorphes, ... S'il est trivial d'affirmer que ces différentes stratégies sont des réponses adaptatives à des environnements différents, il est plus difficile de mettre en évidence l'action de l'environnement sur la sélection des caractéristiques comportementales et sociales ou de voir comment celles-ci permettent une exploitation efficace (optimale) du milieu.

Divers modèles décrivant tel ou tel aspect du fourragement ont été développés (pour références voir Goss et al., en prep.). Cependant dans ces modèles, le rôle de la mémoire dans le fourragement n'a été que peu étudié. Nombre d'exemples de mémoire à long terme, telle que la fidélité à une piste ou à une portion de territoire sont connus (Rosengren, 1971; Hölldobler, 1976; Harkness and Wehner, 1977; Hennault et al., 1979; Fresau, 1985).

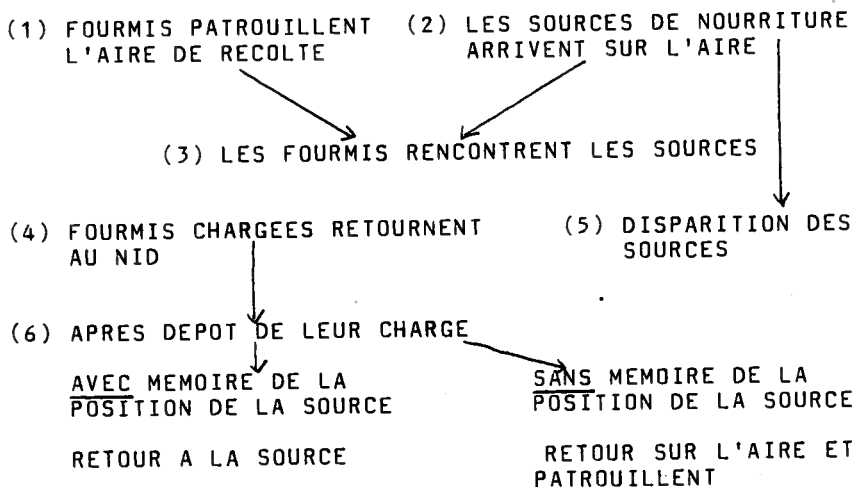
Plusieurs espèces possèdent une mémoire à court terme : la découverte d'une source de nourriture par une fourmi entraîne son retour dans la zone de découverte. Tetramorium caespitum (G. Josens, obser. pers.) et Paltothyreus tarsatus (Hölldobler, 1980) en sont des exemples. Manica rubida (Cammaerts et Cammaerts, ce volume) utilise sa piste chimique comme une "mémoire externe" : la piste est seulement suivie par le scout l'ayant tracée.

Nous discuterons ici du rôle de la mémoire à court terme, et ce à l'aide de deux situations extrêmes : celle où les fourmis ne possèdent pas cette mémoire et celle où les fourrageuses possèdent une mémoire parfaite à court terme.

Des différents paramètres qui peuvent influencer le budget énergétique, seule la dimension des

fourmis, leur nombre, la surface exploitée par la colonie, la taille des sources et leur vitesse d'apparition et de disparition sont ici pris en compte. Malgré leur importance, les distributions de la taille des fourmis et de la taille des sources alimentaires ont été ignorées notamment parce que déjà discutées dans la littérature (Oster and Wilson, 1978).

Nous présentons ici un résumé des résultats obtenus à l'aide du modèle. Celui-ci et l'ensemble des résultats sont présentés dans un futur article (Goss et al., en prép.). Le modèle est un système d'équations différentielles non-linéaires qui décrit la série d'événements suivants:



Les résultats présentés ont été obtenus en imposant les caractéristiques suivantes aux fourmis et aux sources.

Fourmis : Les valeurs des paramètres sont tirées d'espèces européennes qui fourragent individuellement ou qui fourragent individuellement et recrutent, telles que Tetramorium caespitum, I. impurum, Tapinoma erraticum, Leptothorax unifasciatus. Les unités utilisées sont le joule, mètre, gramme et minute.

1. Toutes les fourrageuses d'une colonie ont la même longueur (l); leur poids $w_a = 2.7 \cdot 10^4 \text{ l}^3$.
2. Elles explorent l'aire de récolte homogènement en réalisant une promenade aléatoire à vitesse constante. Pour les tailles de fourmis étudiées et devant le peu de données, la vitesse est fixée à 0.6 m/min et est indépendante de la taille .

3. Leur capacité de transport est égale à leur poids (w_a). Le poids d'une charge (w_1) est toujours $\leq w_a$.
4. Le champ perceptif est égal à l'écart entre les antennes qui est donné par la relation $0.018 l / (0.017 + l)$
5. Les coûts énergétiques (Joules par min et par g) sont estimés d'après Jensen and Holm-Jensen, 1980 et Nielsen et al, 1982.

Fourrageuse non chargée se déplaçant $C_1 \cong w_a^{-0.65}$
 chargée $C_2 = C_1(1 + w_1/w_a)$
 Pour une fourrageuse non-active $C_0 = C_1/8.3$
 Pour une non-fourrageuse restant au nid $C_3 = 2 C_0$

Sources : ce sont des sources liquides (miellat de pucerons), solides facilement divisibles (fruits) ou des sources solides déjà divisées à bonne taille (paquets de graines). Le poids de la source divisé par w_a donne le nombre de charges pour une fourmi. Le contenu énergétique de ces sources est équivalent à 0.125 M de glucose. A_n est le nombre de sources qui arrivent par minute sur l'aire de récolte. Elles restent en moyenne q minutes disponibles pour la colonie. Ce temps est fonction de la nature de la source et de la présence de compétiteurs.

Le bénéfice = l'énergie rapportée par les fourrageuses
 - leur consommation énergétique.

Pour permettre des comparaisons entre fourmis de taille différente, le bénéfice sera exprimé par la suite non pas en joules mais en multiple du nombre de joules consommés par minute et par fourmi au nid (C_3). Ceci implique que le succès d'une colonie est mesuré plus par le nombre d'individus que par le flux d'énergie et qu'un joule a plus d'importance pour des petites fourmis que pour des grandes.

RELATION ENTRE LE BENEFICE (B), LE NOMBRE DE FOURRAGEUSES (A) ET LA SURFACE DE FOURRAGEMENT (S)

Le bénéfice ne présente qu'un seul maximum (B^p) en fonction de l'aire (S) et du nombre de fourrageuses (A) (Fig. 1).

Au contraire, le bénéfice par individu (B/A) est toujours décroissant pour un nombre croissant de fourrageuses. Dans un tel système de fourragement individuel (avec ou sans mémoire), la vie sociale est toujours défavorable au rendement du fourragement ("n fourmis solitaires" sont globalement plus efficaces que "n fourmis associées"). Dans de telles situations d'autres tâches (soins aux jeunes, défense,...) sont responsables du développement et du maintien de la vie sociale.

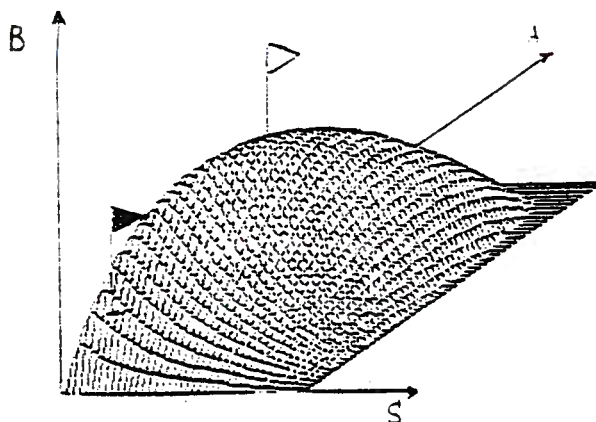


Figure 1: Le bénéfice en fonction de la surface exploitée (S) et du nombre de fourrageuses (A).

B^{\triangleright} n'est soumis à aucune contrainte. Cependant par la division du travail, une fourrageuse doit nourrir les individus se consacrant aux tâches internes. Nous avons adopté une contrainte telle qu'une fourrageuse subvient aux besoins de 10 individus dans le nid. Le bénéfice optimal qui sera considéré par la suite (B^{\triangleright}) est la plus grande valeur du bénéfice dans la zone où le rapport bénéfice/fourrageuse est supérieur ou égal à 10. A^{\triangleright} est le nombre de fourrageuses et S^{\triangleright} l'aire qui correspondent à B^{\triangleright} .

RELATION ENTRE LE BENEFICE OPTIMAL (B^{\triangleright}), LA TAILLE DES FOURMIS ET DES SOURCES DE NOURRITURE POUR LES FOURMIS SANS MEMOIRE

Pour une fourmi de taille fixée, B^{\triangleright} est maximum, comme on peut s'y attendre, quand la fourmi exploite des sources dont la taille est égale à sa capacité de charge (fig. 2 a). B^{\triangleright} en fonction de la taille de la source se présente sous la forme d'un pic. Si nous comparons pour une richesse donnée, des fourmis de taille différente exploitant chacune "leur meilleure" proie (taille de la proie = capacité de transport des fourmis), il y a toujours une taille de fourmi plus performante que les autres.

La hauteur relative des sommets est modifiée dans le sens où un appauvrissement par compétition (diminution de q) favorise les petites colonies de petites fourmis (comparer fig. 2 a et b). La surface exploitée et la densité de fourrageuses sont également réduites.

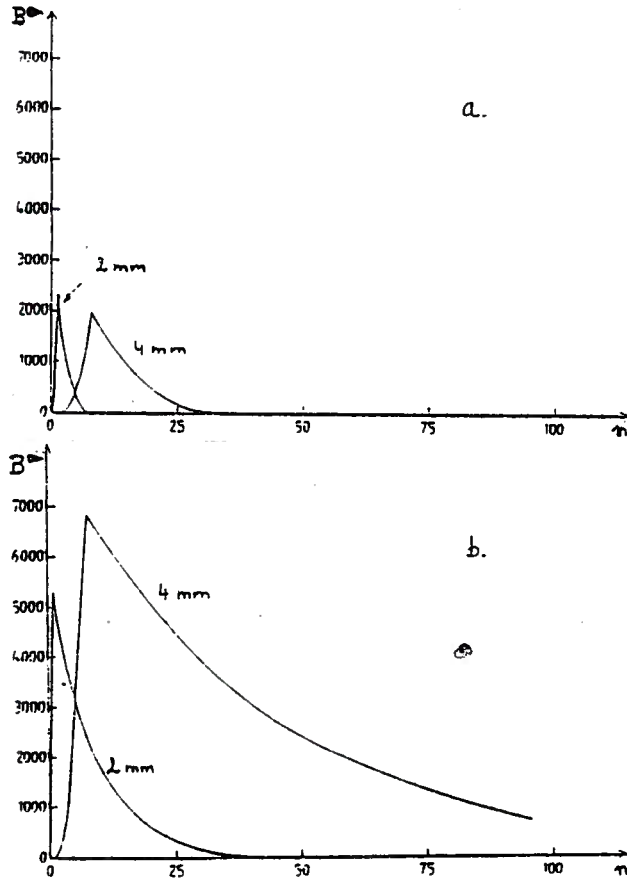


Figure 2 : B en fonction de la taille des sources pour des fourmis de 2 et 4 mm de longueur. La taille des sources (n) est exprimée en multiple de la capacité de transport de la fourmi de 2 mm (n).
 (a) est obtenu avec un temps de vie des sources de $10^{3,4}$ min et
 (b) de 10^4 min.

Le flux d'entrée (A_n) et le temps de séjour (q) déterminent la richesse du milieu. Si nous augmentons le turn-over du milieu en conservant la même richesse (A_n est multiplié et q est divisé par le même facteur), le bénéfice B , le nombre de fourmis A et la densité (A/S) sont multipliés par ce facteur, par contre la surface S reste constante.

RELATION ENTRE LE BENEFICE OPTIMAL (B^*), LA TAILLE DES FOURMIS ET DES SOURCES DE NOURRITURE POUR LES FOURMIS AVEC MEMOIRE

Les résultats obtenus avec et sans mémoire sont similaires sauf en ce qui concerne la relation entre la taille des fourmis et la dimension optimale des sources qu'elles exploitent (fig. 3). B^* pour une fourmi de taille donnée en fonction de la taille des sources exploitées présente un maximum peu marqué et un plateau étendu, et ce d'autant plus que le temps de vie des sources est long. De plus, le maximum ne se trouve plus au point taille source = capacité de transport de la fourmi.

Il apparaît avec ce scénario que la mémoire donne une liberté de choix des tailles des sources, en particulier pour des compétitions faibles.

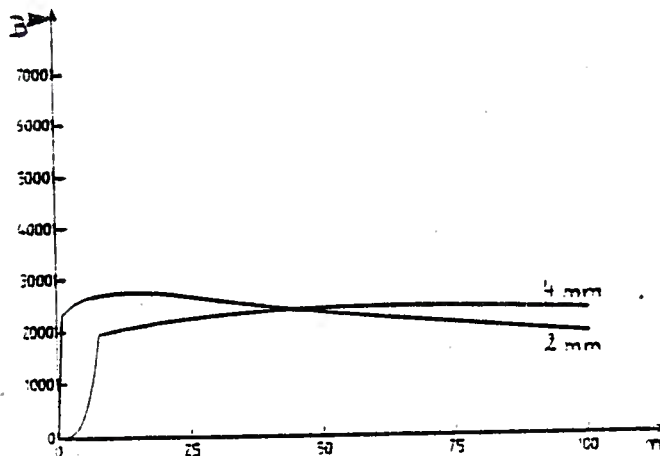


Figure 3: Fourmis avec mémoire. Valeurs des paramètres identiques à 2 a.

IMPACT DE LA TAILLE ET DE LA MEMOIRE

La figure (4) compare les performances relatives de 4 fourmis en fonction du temps de vie des sources, qui est une mesure de la compétition, et de la taille des sources. Ces 4 fourmis sont :

petite sans mémoire (l = 2 mm)	petite avec mémoire
grande sans mémoire (l = 4 mm)	grande avec mémoire

La taille de la source est exprimée en nombre de charges des petites fourmis.

Nous distinguons:

ZONE 1: Les sources sont plus petites que la capacité

de transport des petites et des grandes. La petite est toujours la meilleure, et il est évident qu'il n'y a pas de différence entre fourmi avec ou sans mémoire.

ZONE 2: Les sources sont plus grandes que la capacité de transport des petites fourmis et plus petites que celle des grandes fourmis. La petite fourmi avec mémoire est la meilleure (zone 2a et 2b) excepté dans la zone frontière 2c où la grande fourmi est plus efficace. Dans la zone 2a la petite fourmi sans mémoire, est moins performante évidemment que celle avec mémoire mais meilleure que la grande fourmi; dans la zone 2b la grande fourmi surpasse la petite sans mémoire.

ZONE 3: Vu la taille de la source, plus grande que la capacité de transport de la grande fourmi, il est logique, que pour une même taille, les fourmis avec mémoire soient toujours avantagées et que cet avantage se marque de plus en plus si les sources deviennent importantes. C'est le cas de la zone 3b où nous avons le classement grande avec mémoire, petite avec mémoire, grande sans mémoire. Cependant pour des temps de vie plus long et des sources moins grandes, la grande sans mémoire parvient à dépasser la petite avec mémoire (3c). Dans 3a la mémoire prime sur la taille. De plus dans cette zone, de manière surprenante : la petite avec mémoire pourtant handicapée par rapport à sa taille, parvient à surpasser la grande avec mémoire.

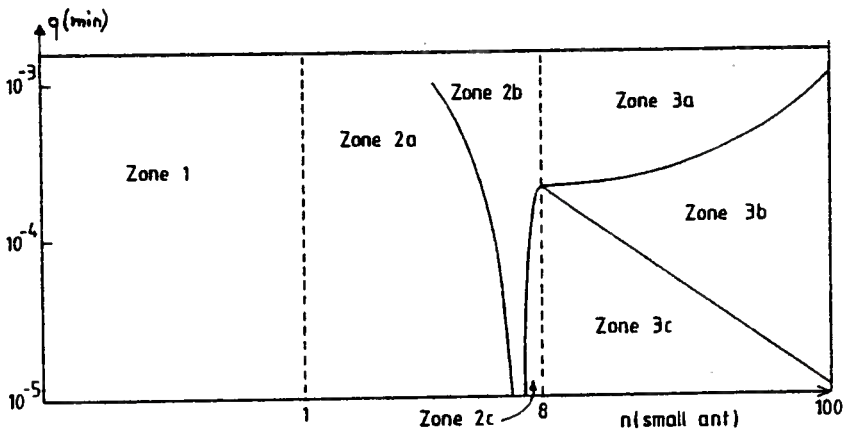


Figure 4: Classement des performances en fonction de la taille et de la durée de vie des sources pour 4 fourmis: petite avec et sans mémoire, grande avec et sans mémoire

DISCUSSION

Ces quelques résultats montrent l'influence de la possession de la mémoire sur le choix des sources exploitées et/ou sur la taille de la fourmi et comment le flux d'arrivées des sources et leur vitesse de disparition modulent ces relations.

Les fourmis sans mémoire peuvent seulement exploiter efficacement des sources ayant une taille correspondant à leur capacité de transport. Elles doivent donc se spécialiser vis-à-vis de proies ayant la bonne taille ou adapter leur dimension.

Au contraire, la possession de la mémoire confère une efficacité sur un large spectre de taille de sources, largeur qui croît avec la durée de vie des proies (compétition faible). Les fourmis peuvent ainsi exploiter des proies beaucoup plus grandes que leur capacité de transport. La figure 4, en comparant des fourmis de taille différente, nous montre qu'une petite fourmi à mémoire est plus performante qu'une grande fourmi, ayant pourtant la bonne dimension. Celle-ci ne redevient la plus performante que si les sources sont à longue durée de vie.

La mémoire agit d'autant plus que le spectre de proies est large, condition qui favorise le polymorphisme (Oster et Wilson, 1978). La plasticité du comportement le défavorise. La mémoire est un exemple de cette plasticité et apparaît ainsi comme une réponse alternative ou complémentaire au polymorphisme.

La possession de la mémoire, en diminuant les contraintes sur la taille permet à d'autres facteurs de sélection de jouer. Il apparaît ainsi d'une part de plus en plus de possibilités et d'autre part une synergie dans la sélection de caractères qui n'ont à première vue qu'un rapport lointain. Hunt (1983) analyse les stratégies de récolte, non plus en termes de relation fourmis-ressources alimentaires et compétition fourmis-fourmis, mais comme des réponses anti-prédateurs vis-à-vis des vertébrés. Aux fourrageuses solitaires deux réactions anti-prédateurs sont possibles : soit la force (grande fourmi, agressive, "armée" ou la discrétion (petite, cryptique, nocturne).

Dans notre scénario de fourmis non agressives, la compétition favorise les petites sociétés de petites fourmis. On voit dès lors se dessiner une corrélation : petites sociétés de petites fourmis cryptiques exploitant des sources temporaires et des milieux pauvres.

Si la colonie augmente le temps de vie des sources par la défense d'un territoire, le modèle nous apprend que les grandes fourmis sont favorisées et cela nous amène à soupçonner une corrélation entre taille,

agressivité, faible prédation, territorialité et exploitation de sources permanentes ou de milieux riches.

REFERENCES

- FRESNAU D., 1985.- Individual foraging path fidelity : a novel strategy in Ponerine ant. Insectes Sociaux, 32 , (sous presse).
- HARKNESS R. and WEHNER R., 1977.- Cataglyphis. Endeavour, 1 , 115-121.
- HENNAULT-RICHE B., JOSENS G. et PASTEELS J., 1979.- L'approvisionnement du nid chez Lasius fuliginosus : piste, cycles d'activité et spécialisation territoriale des ouvrières. C.R. U.I.E.I.S. (sect franç) Lausanne, 71-78.
- HÖLLEDBLER B., 1976.- Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, Pogonomyrmex. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1 , 3-44.
- HÖLLEDBLER B., 1980.- Canopy orientation: a new kind of orientation in ants. Science, 210 ,86-88.
- HUNT J.H., 1983.- Foraging and morphology in ants : the role of vertebrate predators as agents of natural selection. Social Insects in the Tropics, Ed. P. Jaisson, Université Paris-Nord, 83-104.
- JENSEN T.F. and HOLM-JENSEN I., 1980.- Energetic cost of running in workers of three ants species, Formica fusca L., Formica rufa L. and Camponotus herculeanus L. (Hymenoptera, Formicidae). J. Comp. Physiol., 137 , 151-156.
- NIELSEN M.G., JENSEN T.F. and HOLM-JENSEN I., 1982.- Effect of load carriage on the respiratory metabolism of running worker ants of Camponotus herculeanus (Formicidae). Oikos, 39 , 137-142.
- OSTER G.F. and WILSON E.O., 1978.- Caste and ecology in the Social Insects. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- ROSENGREN R., 1971.- Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus Formica (Hymenoptera, Formicidae). Acta Zoologica Fennica 133 , 1-105.