



**HAL**  
open science

# Étude du comportement de transport de charges et de manipulation d'objets par des groupes de fourmis

Louis Devers

► **To cite this version:**

Louis Devers. Étude du comportement de transport de charges et de manipulation d'objets par des groupes de fourmis. Biologie animale. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2023. Français. NNT : 2023TOU30218 . tel-04471601

**HAL Id: tel-04471601**

**<https://theses.hal.science/tel-04471601>**

Submitted on 21 Feb 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



# THÈSE

**En vue de l'obtention du  
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE  
Délivré par l'Université Toulouse 3 - Paul Sabatier**

---

**Présentée et soutenue par  
Louis DEVERS**

Le 20 septembre 2023

**Étude du comportement de transport de charges et de  
manipulation d'objets par des groupes de fourmis**

---

Ecole doctorale : **SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et  
Bioingenieries**

Spécialité : **Ecologie, biodiversité et évolution**

Unité de recherche :  
**CRCA - Centre de Recherches sur la Cognition Animale**

Thèse dirigée par  
**Vincent FOURCASSIE**

Jury

**M. François-Xavier DECHAUME-MONCHARMONT, Rapporteur**

**M. Andrea PERNA, Rapporteur**

**M. Thibaud MONNIN, Rapporteur**

**Mme Claire DETRAIN, Examinatrice**

**Mme Audrey DUSSUTOUR, Examinatrice**

**M. Vincent FOURCASSIE, Directeur de thèse**



# Remerciements :

Il est difficile d'avoir en mémoire tous les noms, toutes les personnes et les circonstances qui ont permis l'aboutissement de cette thèse. Je ferai de mon mieux pour rendre le crédit et la part belle à toutes celles et ceux qui ont permis de rendre cette expérience réalisable (voire agréable !).

Je tiens à grandement remercier François-Xavier Dechaume-Moncharmont, Thibaud Monnin, et Andrea Perna d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Leurs domaines d'expertises différents seront, j'en suis persuadé, gage de retours riches et stimulants. Je leur souhaite bonne lecture en ces mois d'été, peut-être (du moins je vous le souhaite) dans un endroit agréable et ensoleillé. ! Merci pour votre temps, votre attention, et vos expertises.

Je tiens aussi à remercier Claire Detrain et Audrey Dussutour pour avoir accepté d'être examinatrices de cette thèse. Lors de ma première SFECA en 2021, Mme Detrain m'avait posé une colle et c'est en toute logique (et non sans un certain sentiment de continuité) que nous l'avons sollicité pour ses retours pertinents. Pour moi, il était aussi évident d'inviter Audrey en tant qu'examinatrice car si nous partageons l'étude des fourmis (et un peu du *Physarum*), nous partageons aussi le fait d'avoir fait notre thèse avec Vincent.. ! Merci pour votre temps, votre attention, et vos expertises.

Je remercie aussi, Raphaël Jeanson et Fernando Peruani pour avoir été membres de mon comité de thèse. Leurs présences lors des comités sonne aujourd'hui comme une évidence. Merci à eux.

Je tiens à vivement remercier Vincent Fourcassié, pour avoir dirigé cette thèse, mais aussi et surtout pour avoir donné de sa personne pour essayer de communiquer sa rigueur et sa précision. Merci à lui d'avoir pris sous son aile un mathématicien, disons-le, perdu, dispersé, et franchement têtu. Merci pour son temps, son souci du détail, et son attention. Merci à lui aussi d'avoir tenté de canaliser mon enthousiasme, non sans friction, je dois l'admettre, et d'avoir chaque jour essayé de me tirer vers une science un peu meilleure que la veille. Je crois pouvoir dire qu'on ne s'est pas toujours compris, et je crois et j'espère qu'aujourd'hui je comprends mieux. Merci Vincent.

Merci à l'école doctorale SEVAB pour avoir financé cette thèse via son concours, et d'en avoir suivi l'évolution. Un grand merci à Dominique Pantalacci, qui fait son possible pour rendre les choses possibles au quotidien.

Un grand merci aussi à l'équipe CAB et à ses membres, dans l'espoir de partager de nouveaux moments conviviaux avec eux.

Mes remerciements vont ensuite à la direction et au CRCA, pour avoir accueilli cette thèse et nous avoir fourni un labo tout neuf pour mener à bien nos curieuses expériences.

Un immense merci à l'association ParenThèse qui a motivé, une tomate à la fois, l'écriture de ce manuscrit, et chez qui j'écris ces lignes en ce moment même.

Un grand merci aux étudiants et étudiantes qui ont participé avec enthousiasme à mes cours, notamment de modélisation. Le contact avec les « piou-pious » a été pour moi d'une grande aide, et je chéris ces heures d'encadrement que je n'ai pas compté.

Pour rester sur le thème des piou-pious, un grand merci aux nombreux.ses stagiaires que j'ai encadrés, sur une multitude de sujets différents. Nos travaux reposent sur leur engouement, leur précision, et leur investissement que je me suis efforcé d'entretenir à mon échelle. En espérant que vous ayez pris autant de plaisir à travailler avec moi que j'en ai pris à travailler avec vous, et en vous souhaitant une myriade de réussites que vous seul.les pourrez définir.

Un grand merci aux « docs » du CRCA, du CBI, et du monde d'après pour avoir toléré mes memes et ma rigidité. Merci à eux pour ces soirées sous le saule, ponctué de films ou de karaokés. Un merci à celles et ceux avec qui j'ai partagé des randonnées, des repas, ou encore des Conseils d'Unité. Un grand merci à celles et ceux qui m'ont tendu la main dans les moments où j'en avais le plus besoin, à qui je serai éternellement reconnaissant. Je salue enfin celles et ceux qui ont eu le bon goût de protéger mon temps libre de tout divertissement ou stimulation sociale m'aidant à me focaliser sur mon travail, sauvegardant un temps libre précieux pour l'écriture de cette thèse.

Un merci du fond du cœur pour celui qui a ponctué mes journées d'anecdotes, de blagues, et de fourmis parfois aussi. Avec qui j'ai partagé mes premiers et mes derniers terrains, et qui m'a appris à élever mes fourmis et à les observer. Toujours là pour rendre service, et surtout, toujours là pour rire, merci à toi Gérard pour ces magnifiques années.

Un merci va au groupe des « zanimos » et à l'espace d'entre chat.tes étendu. Pour ces repas, ces sorties, et son soutien discret mais bien huilé auquel je suis fier d'apporter ma petite pièce (c'est-à-dire des memes).

Un grand merci à toutes celles et ceux avec qui j'ai croisé le fer sur un terrain de badminton, et qui ont tenté de m'arracher un set, au prix du sang et des larmes. Ces heures, ces matchs, ces repas et ce stade auront été fondamental pour mon équilibre durant cette thèse. Si d'aventure un.e doctorant.e lis ces lignes plus tard, mon conseil est : « reprends ce sport que tu aimais tant quand tu étais petit.e et vas-y une fois par semaine ! », tu me remercieras plus tard. Au plaisir de vous recroiser sur des terrains, et encore merci.

Un grand merci à la commune de Champhol, en Eure-et-Loir, et à ces natifs, qui ont participé à ces travaux à leurs manières par l'évasion. Que ce soit sur un navire, dans des châteaux, des arènes, en Norvège ou encore simplement dans un jardin, je chéris ces soirées comme des bulles de fraîcheur. Merci à Hugo et Matthieu pour être resté mes compagnons d'aventure malgré les kilomètres et un emploi du temps parfois difficilement compatible. Au plaisir de vous revoir, manette en main, ou sur le pont de la passoire qui me sert de bateau.

Un grand merci à ma famille, qui m'a accompagné dans cette aventure depuis l'Ille et Vilaine, ou depuis ma Beauce natale. Merci de m'avoir soutenu dans ce voyage, de m'avoir écouté mais aussi de m'avoir redonné l'essence du temps et des choses concrètes. Merci à mes parents de m'avoir communiqué leur passion pour l'enseignement et tout ce qui en découle comme France Inter, le chauffage à 17, ou encore ce code vestimentaire qui me distingue parfois un peu des gens de ma génération... ! Merci aussi à ma famille d'avoir cultivé et incubé ce don que nous partageons : être de véritables têtes de mules, sans quoi rien n'aurait été possible. Dans l'attente de pouvoir ouvrir cette boîte de Playmobil avec vous à mes côtés, merci pour tout.

Enfin, un grand merci à celle qui a toléré mon emploi du temps chargé et changeant, mes errances mentales, mon sens du factuel, et qui a suivi de près la montagne russe qu'a été mon doctorat. Pour m'avoir rappelé qu'il existe une vie en dehors du labo, pleine de tourterles, de chiens, et de weekends (concept flou jusqu'alors). J'ai hâte de pouvoir passer davantage de temps avec toi afin de construire et de cultiver ce monde qui est le nôtre. Merci Occiane, pour ta patience, ton amour et ton soleil.

# Résumé :

Les fourmis sont connues pour leurs capacités d'auto-organisation et leurs performances hors du commun dans les activités de fourragement et de transport, et ce, avec des capacités cognitives relativement réduites. Elles sont capables de résoudre des problèmes parfois complexes, comme le choix parmi plusieurs options du chemin le plus court, la thermorégulation du nid, ou encore la régulation énergétique et nutritive de la colonie, avec une aisance déconcertante. Chez les fourmis, la solution du problème à l'échelle collective émerge de la somme d'interactions simples et locales entre elles et leurs milieux (par dépôt de phéromones par exemple). Les fourmis sont par conséquent, un modèle pertinent pour étudier la prise de décision à l'interface entre des individus simples et limités cognitivement et un collectif complexe et pertinent, voire optimal.

Une des tâches dans lesquelles s'illustrent parfaitement les fourmis est le transport. Les fourmis constituent en effet un des rares taxons dans lequel on trouve des espèces capables de déplacer des objets de masse importante sur de longues distances, une fois ramenées à leurs échelles. Elles sont notamment capables de s'organiser autour d'une charge et de la porter collectivement afin de dépasser leurs limitations individuelles. Les tâches de transports sont omniprésentes durant le fourragement, la construction du nid, ou encore le soin au couvain, et sont donc essentielles pour la colonie. Chaque décision de porter un objet d'un point A à un point B entraîne un coût énergétique potentiellement important pour les fourmis. Une forme de régulation de l'effort pourrait donc être attendue. Cette thèse se propose d'étudier les prises de décision des fourmis dans des contextes de transports, et de les mettre en relation avec les coûts énergétiques produits. La question principale motivant nos recherches est donc : quelle est la place de la régulation énergétique dans les prises de décision de transport chez les fourmis ?

La thèse est constituée de deux chapitres portant sur la même question étudiée dans deux contextes différents et sur deux espèces différentes. Premièrement, nous avons étudié le transport d'objets dans une tâche de choix binaire, à savoir le transport d'obstacle lors de la désobstruction d'une galerie souterraine chez *Messor barbarus*. Puis, nous nous sommes intéressés à l'impact de la mobilité d'une charge dans un contexte de transport collectif chez *Aphaenogaster senilis*.

Nous avons quantifié la qualité des transports effectués avec des mesures objectives comme l'efficacité ou le travail mécanique issus de modèles mécaniques réalisés pour cette thèse. Nous nous sommes intéressés notamment aux prises mandibulaires sur la charge, en les considérant comme la base du

comportement de transport. Les prises mandibulaires marquent en effet autant l'initiative du transport (au début de la prise) que la persistance sur la tâche (par leurs durées).

Nous avons observé que les fourmis, quand elles sont confrontées à un choix entre deux options pour dégager un objet obstruant une galerie plus ou moins inclinée, tiraient l'objet vers le côté nécessitant le plus faible travail mécanique dans 75% des cas. Cependant, si la fourmi semble résoudre cette tâche individuellement de manière efficace, cette efficacité reste toute relative au niveau collectif. Nous avons aussi observé que, si les durées des prises mandibulaires sur l'objet étaient plus courtes sur des tâches plus dures, la quantité d'énergie utilisée, elle, restait inchangée. La quantité d'énergie utilisée semble dépendre des capacités musculaires des fourmis, ce qui pourrait indiquer qu'elles accomplissent un effort relatif similaire à chaque tentative de transport.

Lors de transports collectifs, nous avons observé que les fourmis ne se disposaient pas autour de la charge de manière aléatoire. Les dispositions préférées par les fourmis sont celles réduisant les forces totales à mobiliser pour maintenir l'objet au-dessus du sol. Cette préférence des fourmis pour les dispositions avantageuses disparaît si la charge est maintenue par une épingle. On note aussi que les dispositions désavantageuses sont abandonnées plus vite que les autres, suggérant une forme de régulation énergétique du comportement sur la tâche.

**Mots clefs : Ethologie quantitative, Prise de décision, transport de charge, Optimisation, Comportements collectifs, Fourmis**

# Abstract :

Ants are well known for their capacity to self-organize and for their feats in foraging and transport activities that they are able to achieve with relatively limited cognitive capacities. They are able to solve with disconcerting ease complex problems, such as finding the shortest paths among several options, ensuring the thermoregulation of a nest or regulating the colony's energy and nutrients intake. The solution to a collective problem in ants emerges from the sum of simple, local interactions between them and their environment (by depositing pheromones, for instance). Ants are therefore a relevant model for studying decision-making processes at the interface between simple, cognitively limited individuals and a complex, relevant or even optimal collective.

One of the tasks in which ants excel is transport. In fact, they are one of the few groups of species that can move objects of significant mass over long distances. In particular, they are able to organise themselves around a load and to carry it collectively in a way that allow them to overcome their individual limitations. Load-carrying tasks are omnipresent during foraging, nest building and brood care, and are therefore essential for the colony. Each decision to carry an object from point A to point B entails a potentially significant energy cost for the ants. Therefore, a form of effort regulation can be expected. The aim of this thesis is to study decision-making processes in ants in the context of load transport in relation with the energy costs produced. The main question motivating our research is therefore: what role does energy regulation play in the decision-making processes underlying load transport in ants?

This thesis consists of two chapters dealing with the same question studied on two different species in two different contexts. Firstly, we studied load transport in a binary choice task taking place during the clearing of an underground gallery in the species *Messor barbarus*. Secondly, we examined the impact of load mobility in a context of collective transport in the species *Aphaenogaster senilis*.

We quantified the quality of the transports performed by ants using objective measures, such as efficiency and mechanical work with mechanical models designed for this thesis. We focused on mandibular grasps on the load as the basis of load transport behaviour. Mandibular grasps mark indeed both the initiative of the transport (at the start of the grasp) and the persistence on the task (through their duration).

We observed that ants, when faced with a choice between two options to remove an object blocking a gallery with different inclinations, pulled the load towards the side requiring the least mechanical work in 75% of cases. However, while individual ants seem to solve this task efficiently, the efficiency remains relatively low at the collective level. We also observed that while the duration of mandibular grasps was

shorter on tough tasks, the amount of energy expended remained unchanged. The amount of energy expended seems to depend on the muscular capacities of the ants, which suggests that they make a similar relative effort at each transport attempt.

During collective transports, we observed that ants did not arrange themselves randomly around the transported load. The arrangements preferred by ants are those that reduce the total forces required to keep the object above ground. This preference disappears when the load is held still by a pin. We also noted that disadvantageous arrangements are abandoned more quickly than others, showing a form of energetic regulation of behaviour on the task.

**Keywords : Quantitative ethology, Decision making, Load transportation, Optimisation, Collective behavior, Ants**

# Table des matières

Remerciements :.....	1
Résumé : .....	4
Abstract : .....	6
Liste des figures .....	11
Liste des tables.....	13
1. Introduction générale.....	14
1.1. La prise de décision dans le monde animal .....	14
1.1.1. La décision de l'économie.....	14
1.1.2. En quoi l'étude de l'optimal nous aide t-elle à décrire le comportement ? .....	17
1.1.3. L'économie de la décision.....	19
1.2. La fourmi et l'optimalité frugale émergente.....	23
1.2.1. Comment le simple peut optimiser le complexe.....	23
1.2.2. La fourmi comme modèle parcimonieux, mais efficace .....	26
1.2.3. Exemples de résolution de problème par les fourmis .....	27
1.3. Type de charges transportées par les fourmis .....	30
1.3.1. Items alimentaires.....	30
1.3.2. Items non alimentaires .....	33
1.4. Modalité de transport de charges .....	35
1.4.1. Transport individuel .....	35
1.4.2. Transport collectif .....	37
1.5. Problématiques et plan.....	38
1.5.1. Problématiques.....	38
1.5.2. Plan.....	40
2. Désobstruction de galeries.....	42
2.1. Introduction .....	42

2.2.	Matériel et méthode.....	44
2.2.1.	Espèce étudiée.....	44
2.2.2.	Description du dispositif expérimental.....	44
2.2.3.	Protocole expérimental .....	45
2.2.4.	Mesures des forces en présence.....	47
2.2.5.	Analyse des données .....	50
2.3.	Résultats expérimentaux .....	51
2.3.1.	Comportement collectif.....	51
2.3.2.	Comportement individuel.....	53
2.3.3.	Modèle .....	57
2.4.	Discussion .....	59
3.	Transport collectif.....	65
3.1.	Introduction .....	65
3.1.1.	Pourquoi réaliser un transport collectivement ?.....	65
3.1.2.	Pourquoi l'étude de l'avantage mécanique ? .....	65
3.1.3.	Quelles sont les règles comportementales connues au niveau individuel ?.....	67
3.1.4.	Modélisation physique au service de l'étude du transport collectif chez les fourmis.....	67
3.1.5.	Problématique et objectifs du travail.....	68
3.2.	Matériel & Méthodes .....	70
3.2.1.	Espèce étudiée.....	70
3.2.2.	Pourquoi <i>Aphaenogaster senilis</i> ? .....	70
3.2.3.	Condition d'élevage.....	70
3.2.4.	Dispositif expérimental.....	71
3.2.5.	Protocole expérimental .....	72
3.2.6.	Acquisition des données à partir des vidéos.....	74
3.2.7.	Modèle mécanique des moments de force en 2D.....	75
3.2.8.	Etude des dispositions autour de la charge.....	85
3.2.9.	Analyse des données .....	88

3.3.	Résultats .....	89
3.3.1.	Prise mandibulaire .....	89
3.3.2.	Dispositions autour de la charge .....	105
3.4.	Discussion .....	116
3.4.1.	Revue des résultats principaux .....	116
3.4.2.	Interprétations possibles .....	118
3.4.3.	Suites à donner au travail et perspectives .....	122
4.	Discussion.....	125
4.1.	Revue des résultats.....	125
4.1.1.	Problème et cadre méthodologique.....	125
4.1.2.	Le port séquentiel.....	126
4.1.3.	Le port collectif.....	127
4.1.4.	Résultats globaux.....	128
4.2.	Perspectives .....	130
4.2.1.	Analyse de la persistance .....	130
4.2.2.	Mesures physiques.....	130
4.3.	Pourquoi des modèles ? .....	131
4.3.1.	Qu'est-ce qu'un modèle ?.....	132
4.3.2.	Quel est le rôle du modèle ?.....	133
4.3.3.	Qu'est-ce qu'un modèle n'est pas ? .....	134
4.3.4.	Conclusion .....	135
5.	Références.....	137
	Annexe.....	155

# Liste des figures

Figure 1 Analyse des stades de développement de l'enfant par Jean Piaget.....	18
Figure 2 – L'estimation du point d'impact d'un objet en vol.....	22
Figure 3 Exemple de résultats obtenus avec un algorithme génétique.....	24
Figure 4 Démonstration du fonctionnement de l'algorithme de colonie de fourmis (ACO).....	25
Figure 5 Fourmis du désert <i>Cataglyphis bombycina</i> découpant une proie.....	31
Figure 6 Récolte de graines chez les moissonneuses.....	31
Figure 7 Processus de (A) découpe des feuilles, (B) transport et (C) entretien du champignon.....	32
Figure 8 Récolte et partage de miellat de puceron.....	32
Figure 9 Port social chez <i>Temnothorax albipennis</i> .....	33
Figure 10 Reconstruction 3D de la formation de piliers d'un nid c.....	34
Figure 11 Formation de pistes de fourrageage par les fourmis.....	35
Figure 12 Dispositif de désobstruction de galeries artificielles.....	45
Figure 13 Diagramme des corps libre et somme des forces dans les trois situations observées.....	48
Figure 14 Détermination du coefficient de frottement du tube.....	50
Figure 15 Extraction de l'obstacle au niveau de la colonie..	52
Figure 16 Comportement individuel de traction.....	54
Figure 17 Courbes de survie de Kaplan-Meier du comportement de traction.....	56
Figure 18 Comparaison des probabilités d'extraction vers le haut.....	59
Figure 19 Schéma représentant les différentes formes de charges utilisées dans les expériences.....	72
Figure 20 Calcul des forces individuelles exercées par les fourmis dans le cas d'un objet (tige).....	75
Figure 21 Exemples de décomposition en n éléments des quatre formes testées.....	78
Figure 22 Photographie d'une prise mandibulaire d'une ouvrière d' <i>Aphaenogaster senilis</i> .....	79
Figure 23 Exemples de détermination d'axes de rotations.....	81
Figure 24 Calcul de la force exercée par la fourmi.....	82
Figure 25 Exemple du calcul de l'avantage mécanique et de l'apport mécanique individuel.....	84
Figure 26 Exemples de dispositions équivalentes par effet de symétrie.....	86
Figure 27 Distributions du nombre de prises mandibulaires par réplicats.....	91
Figure 28 Analyse de survie de la durée des prises mandibulaires.....	94
Figure 29 Analyse de l'investissement temporel total passé en prise mandibulaires.....	97
Figure 30 Distribution temporelle du nombre de fourmis portant simultanément la charge.....	100
Figure 31 Illustration de taux de mortalités non-constants.....	102
Figure 32 Taux de lâcher de prises mandibulaires sur une charge en fonction du temps.....	103

Figure 33 Taux de risque d'occupation de point de prise .....	104
Figure 34 Proportion de temps et effectifs simultanés. ....	106
Figure 35 Surreprésentation temporelle des dispositions autour d'une charge (cercle). ....	108
Figure 36 Surreprésentation temporelle des dispositions autour d'une charge (carré). ....	109
Figure 37 Surreprésentation temporelle des dispositions autour d'une charge (triangle). ....	110
Figure 38 Dispositions préférées par les fourmis.....	114
Figure 39 Surreprésentation temporelle des transitions. ....	116
Figure 40 "La trahison des images (Ceci n'est pas une pipe)" de René Magritte (1929).....	134

# Liste des tables

Table 1 Résumé des statistiques du modèle pour les analyses de régression.....	53
Table 2 Résultats des analyses de hasard proportionnel de Cox. ....	57
Table 3 Nombre de répliqués réalisés.....	73
Table 4 Décomposition par éléments de la surface des objets .....	78
Table 5 Nombre réel de dispositions par forme d'objet. ....	86
Table 6 Nombre de prises par répliquat. ....	92
Table 7 Survie des prises.....	94
Table 8 Investissement temporel total .....	97
Table 9 Nombre moyen d'individus simultanément sur la charge .....	107
Table 10 Avantage mécanique et disposition des fourmis .....	113
Table 11 Variation d'avantage mécanique et transitions de disposition. ....	115

# 1. Introduction générale

*« Un bon maître ne doit avoir que des disciples dissidents. »*

- Erwin Chargaff

Au cours de cette thèse, nous avons étudié les prises de décisions des fourmis lors de tâches de transports individuels et collectifs. Cependant, on peut comprendre que toute décision de transport n'est pas forcément judicieuse. Se poser la question « qu'est-ce qu'un bon transport » revient alors en réalité à se poser la question « qu'est-ce qu'une bonne décision ? ». Si on peut appliquer des métriques et quantifier la qualité d'une décision par son coût et ses bénéfices, les mécanismes de prise de décisions sont, eux, plus délicats à appréhender. Dans cette section nous aborderons, dans l'ordre, l'étude de la prise de décision au sens large dans le monde animal, puis la place de l'optimalité dans la décision (et dans l'étude de la décision). Nous nous concentrerons ensuite sur les modalités de transports des fourmis en évoquant la nature des charges transportées puis les stratégies de transport communément observées. Nous finirons enfin par un énoncé des problématiques abordées dans la thèse ainsi que leurs motivations.

## 1.1. La prise de décision dans le monde animal

### 1.1.1. La décision de l'économie

#### 1.1.1.1. *Qu'est-ce qu'une bonne décision ?*

Les animaux, pour survivre, sont contraints de constamment prendre des décisions. Chaque décision amène naturellement son lot de conséquences, pouvant avoir un impact positif ou négatif sur l'animal. On peut donc qualifier une bonne décision comme étant une décision apportant un certain bénéfice à l'animal ou à sa survie. Parmi deux choix, l'animal aurait donc intérêt à prendre la bonne décision en choisissant la meilleure option. Que veut-on réellement dire lorsqu'on utilise le terme de « bonne décision » ? Dans l'exemple le plus simple, un animal doit faire le choix entre deux ressources de nourriture, l'une étant abondante et l'autre maigre. On comprend ici intuitivement qu'il aurait intérêt, non pas par simple gourmandise mais bien pour sa survie, à choisir l'option abondante. La bonne option consiste alors à maximiser la quantité de nutriment. Cet apport peut être quantifié, et on peut alors comparer les choix de l'individu à un inflexible « était-ce la bonne ou la mauvaise décision ? ».

Si ce choix semble trivial, certaines métriques sont plus difficiles à évaluer, par exemple lorsque l'animal est confronté à un choix entre deux ressources chacune riche en différents nutriments (par exemple protéines d'un côté et sucres de l'autre). La maximisation de l'apport nutritif est alors caduque, il nous faut une nouvelle métrique pour mesurer à quel point le choix d'une des deux ressources est judicieux (ou pas)(Csata & Dussutour, 2019).

Autre exemple. Si on donne une ressource en accès illimité à un animal, il doit à nouveau effectuer un choix nutritif. Il serait absurde pour l'animal de continuer à maximiser son gain nutritif dans ce contexte, car il s'agirait là de manger continuellement, ce qui à terme posera des problèmes de santé grave. La question de la bonne décision devient alors non pas un choix fermé mais celui d'une quantité continue de nutriment à ingérer avant de s'arrêter.

Chaque décision, qu'elle se fasse dans un ensemble discret (choix entre  $n$  options) ou un ensemble continu est donc associée à un apport qui est une fonction des éléments de cet ensemble (une décision induit une conséquence). Alors, mathématiquement, on suppose qu'il est possible d'optimiser (maximiser ou minimiser) l'apport dû à la décision. Une bonne décision peut être alors définie comme optimale si elle optimise les conséquences associées.

Pour résumer, une bonne décision est donc le fait de faire le choix optimisant une métrique choisie. Cette métrique doit être pertinente c'est-à-dire être un proxy valide pour mesurer les bénéfices de l'animal dans un contexte donné. Les mécanismes de prises de décisions des animaux ont ainsi été extensivement étudiés, évaluant les impacts des décisions sur les apports nutritifs, le succès reproducteur, les coûts énergétiques ou encore la survie du collectif. En somme, comment une chose vivante vit-elle, ou plutôt, comment s'arrange-t-elle pour continuer de le faire ?

#### 1.1.1.2. Pourquoi prendre une bonne décision ?

Historiquement, la "bonne décision" occupe une place importante chez les chercheurs et chercheuses se rattachant au courant de l'écologie comportementale. Ce courant vise à étudier les comportements, et les décisions qui les sous-tendent, comme étant le résultat d'un processus évolutif (Krebs & Davies, 1978). Il part du postulat selon lequel les espèces animales qui auraient survécus jusqu'à aujourd'hui auraient été sélectionnées au cours de l'évolution car leurs ancêtres auraient su prendre de bonnes décisions. Ou plutôt, que les espèces n'ayant pas pris de bonnes décisions n'auraient pas laissé de descendance viable. Cette capacité à engendrer des progénitures viables sur le long terme a été encapsulée par les biologistes de l'évolution dans le terme de *fitness*. Ainsi, pour les tenants du courant de l'écologie comportementale, une « bonne décision » serait une décision consistant à choisir l'option maximisant la fitness.

En sciences économiques l'art de prendre de « bonnes décisions » a été dénommé « rationalité », s'opposant alors diamétralement à « l'irrationalité » si facilement atteignable alors (Hammond, 1997). La mesure de la rationalité, c'est-à-dire de la qualité des décisions prises, se fait principalement en comparant les coûts et les bénéfices économiques inférents à chaque décision. Le comportement de l'individu, en tant qu'agent économique, est alors étudié par sa rationalité, ou bien plutôt son irrationalité.

De manière générale, que ce soit pour la fitness des écologistes ou pour la rationalité des économistes, l'objectif reste le même, à savoir minimiser les coûts et maximiser les gains, et ce, sur le court, moyen et long terme.

### 1.1.1.3. Comment prendre une bonne décision ?

Pour prendre une bonne décision, il suffirait à l'individu de mesurer ou d'estimer les bénéfices à court, moyen et long terme des options qui se présentent à lui et de choisir l'option maximisant ses gains. Le système sensoriel d'un animal peut lui permettre d'évaluer la qualité d'un aliment, d'un partenaire reproducteur, ou d'un habitat. Ceci étant, les évaluations réalisées par un animal sont entachées d'incertitude, avec des informations qui sont extraites du milieu par échantillonnage, et souvent en faisant des inférences sur le futur. Les décisions conscientes et éclairées ne sont alors qu'un pari que fait l'individu sur les gains potentiels, car il n'en a en réalité aucune certitude.

Prendre une décision revient donc à accumuler des informations sur les conséquences des différentes options possibles et d'en choisir une. Plusieurs modèles ont été proposés pour décrire ce processus, soit le « tir à la corde » (*tug-of-war*) soit la « course de chevaux » (*horse race*) (Sasaki et al., 2019). Dans le premier cas, il s'agit de confronter les informations entre deux options, et de déterminer un seuil d'information à partir duquel on estime que l'une est significativement supérieure à l'autre. Dans le second cas, l'accumulation des informations sur les options se fait de manière indépendante, et un choix est fait dès lors que l'une des options dépasse un seuil d'information.

L'individu a aussi le choix de ne pas prendre de décision : il peut choisir au hasard, ne pas choisir, ou choisir toujours la même option.

En réalité, la majorité des décisions prises se situent entre les deux extrêmes présentés ci-dessus, c'est-à-dire entre les décisions éclairées et les non-décisions. L'évaluation de la qualité des options est par construction incertaine. Un investissement cognitif et temporel trop important dans cette évaluation serait donc vain, car ne pouvant prédire avec exactitude les conséquences des décisions. De l'autre côté les non-décisions, nécessitant peu de ressources, sont par définition aléatoires et donc incertaines. Idéalement, les animaux devraient estimer la qualité des options avec précision en utilisant des méthodes peu coûteuses. Les animaux utilisent alors ce qu'on appelle des « heuristiques », c'est-à-dire des

raccourcis mentaux permettant d'évaluer la qualité de solutions grossièrement *via* la mesure d'autres métriques plus simples à mesurer (Hutchinson & Gigerenzer, 2005).

### 1.1.2. En quoi l'étude de l'optimal nous aide à décrire le comportement ?

La question des mécanismes de prises de décision est souvent relayée au second plan. Car s'il est aisé d'observer des décisions et de les taxer ou non de rationalité (Gigerenzer, 2016), il est bien plus difficile de déterminer les raisons de ces choix. Par exemple, le scientifique n'a pas accès aux besoins nutritifs exacts des individus, ou encore aux états mentaux qui pourraient motiver un choix.

#### 1.1.2.1. Hypothèse haute et basse

Les comportements peuvent être comparés à ceux générés par un modèle nul. Ce modèle peut correspondre à une réponse aléatoire ou à la réponse de cas contrôles, mais les comportements doivent toujours être comparés à cette hypothèse basse que l'on cherche à exclure. La question de l'optimalité en éthologie nous permet d'établir un second modèle nul, qui correspond cette-fois-ci à une hypothèse haute. S'il est impossible pour l'animal d'avoir une réponse plus adaptée que cette hypothèse haute, il est intéressant de voir où se situe le comportement observé entre ces deux hypothèses.

#### 1.1.2.2. Les mécanismes de l'erreur

L'approche que nous soutenons dans cette thèse est qu'il n'est pas attendu qu'un animal réponde à un problème de manière optimale. Mais la différence (faible ou forte) entre le comportement observé et l'optimalité nous renseigne sur la capacité qu'a l'animal à répondre à ce problème. Cette approche nous aide notamment à émettre des hypothèses concernant les heuristiques utilisées à travers la détection des erreurs qu'elles peuvent générer..

Le plus souvent, l'erreur réalisée par un animal permet de mettre en évidence les raccourcis qu'il fait dans l'évaluation des options, c'est-à-dire, les heuristiques qu'il utilise. Les heuristiques sont par construction incomplètes et amènent à des erreurs qui les caractérisent. Par exemple, lors de son étude du développement chez l'enfant, Jean Piaget a étudié la perception des volumes et la conservation des quantités (Piaget & Inhelder, 1941). Il montre que l'enfant se trompe pour estimer une quantité de liquide, car il désigne le grand récipient comme étant plus rempli qu'un autre petit récipient à volume égal (Figure 1). L'erreur d'estimation des enfants est ici importante car elle nous informe sur l'erreur induite par l'heuristique utilisée, à avoir : estimer le volume par la surface perçue. Si cette heuristique est pertinente dans la plupart des cas, elle est ici défectueuse. L'étude de l'optimalité des comportements, et plus précisément des heuristiques utilisées, est donc par construction basée sur l'analyse des erreurs effectuées avec une réponse correcte.



Figure 1 Dans l'analyse des stades de développement de l'enfant, Jean Piaget souligne une heuristique utilisée par les enfants dans le stade « préopérateur »(entre 5 et 7 ans) (Piaget & Inhelder, 1941). L'expérience consiste à montrer à un enfant deux volumes d'eau identiques et d'en transvaser un dans un récipient plus haut et fin devant lui. L'enfant de moins de 7 ans n'a pas encore acquis de capacité de conservation des volumes selon Piaget, car quand on lui demande lequel des verres contient le plus d'eau, il choisira le verre le plus haut (maximisant la surface perçue par l'enfant). D'autres expériences similaires sont réalisables, et à ce stade de développement, les enfants discriminent l'ensemble couvrant la plus grande surface de leur champ de vision comme étant le plus important.

### 1.1.2.3. Le problème des problèmes

L'analyse de la qualité des réponses d'un animal à un problème n'est valide que si le problème est bien posé et qu'il est prioritaire pour l'animal. Il ne doit donc pas rentrer en conflit avec un autre problème dont nous ignorerions l'existence. Effectivement, si le sujet doit répondre à plusieurs problèmes en même temps, la résolution du problème étudié peut rentrer en conflit avec un autre problème concomitant. Par exemple, lorsqu'un éthologue s'intéresse aux prises de décision que doit prendre un petit singe lorsqu'il grimpe dans un arbre, il peut faire l'hypothèse que ce singe peut utiliser un certain nombre de variables : le diamètre du tronc, la hauteur de l'arbre, la hauteur des branches, l'abondance en fruits et insectes, etc. Ceci étant, si le singe a aperçu un prédateur s'approchant à toute vitesse, que l'éthologue n'a pas (encore) vu, les variables prises en compte par le singe pour « sauter dans l'arbre le plus proche ! » seront autrement plus frugales (Todd & Gigerenzer, 2000). Ainsi, un problème concomitant peut former un élément perturbateur et changer le temps alloué à une tâche, ou encore le but même du comportement.

Si les exemples de situations présentées plus haut peuvent sembler cohérents avec ce que l'animal pourrait chercher à optimiser, le choix des situations à étudier n'est en réalité pas trivial. Les choix auxquels l'éthologue confronte l'animal dans les expériences doivent effectivement être pertinents d'un point de vue écologique, c'est-à-dire, correspondre à une nécessité écologique. Si la résolution et l'optimisation des problèmes nutritifs et reproducteurs semblent satisfaire ce critère, on peut comprendre que ce ne soit pas le cas de toutes les situations (Real, 1993).

### 1.1.3. L'économie de la décision

#### 1.1.3.1. *Le coût de la décision, une limite réaliste*

L'écologie comportementale idéalise évidemment le processus de prise de décision. Il est en réalité peu probable, voire peu pertinent, de chercher à optimiser chaque décision car cela serait sans compter sur le coût même du processus de décision. Il est par exemple estimé qu'un *Homo sapiens* adulte prend plus de 200 décisions alimentaires par jour (Wansink & Sobal, 2007). Selon notre vécu personnel, il serait inconcevable de considérer que chacune de ces décisions soit issue d'une évaluation minutieuse de la qualité des options fournies et de l'impact qu'elles auraient sur une quelconque fitness (Gigerenzer & Brighton, 2009).

En réalité, l'évaluation des options possède un coût, qu'il soit temporel et/ou cognitif. Si chaque décision était précédée d'une évaluation minutieuse et d'une comparaison des possibles retombées, alors les coûts seraient importants. A l'extrême, il serait possible même qu'ils dépassent ceux des gains potentiels. De façon paradoxale, on pourrait alors en conclure qu'il serait suboptimal de chercher à tout optimiser (Gigerenzer & Brighton, 2009).

Il serait effectivement trompeur d'imaginer que les individus optimisent tout ou presque dans leur environnement naturel, car l'estimation de la qualité des options nécessite elle-même des ressources cognitives et temporelles. Un bon processus de prise de décision est donc un processus dans lequel on prend une décision acceptable, et ce, avec un coût (temporel et cognitif) acceptable. La question « est-ce optimal ? » devrait alors laisser la place aux questions, curieusement proche de celles de l'intelligence animale, « est-ce judicieux ? » ou plutôt « est-ce adapté ? ». L'animal est effectivement exposé à une myriade de problèmes aux paramètres parfois changeants, pour lesquels une solution stéréotypée ne peut être appliquée avec une garantie de résultat lorsque les contextes sont différents. Pour survivre, l'animal doit donc intégrer des informations, les traiter, et s'y adapter (Serres, 2013).

#### 1.1.3.2. *La limite temporelle*

Chaque décision possède un coût temporel, c'est-à-dire qu'elle va être précédée d'un temps d'évaluation des options. La qualité de l'évaluation des options pourrait logiquement être fonction du temps alloué à l'évaluation. Une évaluation minutieuse, permettant un choix éclairé, pourrait effectivement nécessiter un temps important pour pondérer chacune des options. Or, dans les situations urgentes, l'animal doit agir rapidement et ne peut donc pas investir un temps important à l'évaluation. Parfois, c'est l'individu lui-même qui régule le temps alloué à une évaluation. On comprend alors qu'une bonne décision se situe dans un compromis entre le coût temporel et le bénéfice lié à un bon choix. Ce type de compromis est appelé en psychologie compromis temps/qualité (*speed-accuracy tradeoff*, ou SATs) (Chittka et al., 2009).

Globalement, le temps alloué par un animal à une décision semble être davantage lié à l'évitement d'un coût plutôt qu'à la recherche d'un bénéfice. C'est typiquement le cas lors de la détection et l'évitement de prédateurs (Ings & Chittka, 2008). Si les conséquences d'une mauvaise décision peuvent être graves, par exemple être blessé ou dévoré par un prédateur dont on a pas perçu la présence, on s'attend à ce que les animaux passent plus de temps à évaluer, car les enjeux sont plus importants. Dans les contextes où l'animal est exposé à un risque de prédation, on observe effectivement que les temps de décisions sont plus importants (Yokoi & Fujisaki, 2009). Similairement, les animaux qui sont souvent exposés à des prédateurs ont des réactions plus lentes que ceux n'ayant pas été exposés à de la prédation (Burns & Rodd, 2008).

Dans le contexte de recherche de nourriture, un animal peut être exposé à deux sources de qualité similaire ou presque. Le temps nécessaire pour qu'il estime quelle source est la meilleure pourrait alors être important, car les différences entre les deux sources sont faibles et donc difficiles à évaluer. Il serait alors plus judicieux de ne pas chercher à les discerner et d'exploiter les deux sources simultanément (Sasaki et al., 2019). C'est ce que l'on observe par exemple chez des abeilles qui réduisent leur temps de décision lorsqu'elles font face à deux options équivalentes (Burns, 2005).

Un des paradigmes qui permet quelquefois de décrire les décisions collectives est celui du *quorum*. Selon ce paradigme la vitesse à laquelle une décision collective est prise dépend d'un quorum, c'est-à-dire du nombre d'individus s'accordant sur un même choix dans une population (Franks et al., 2003). Si le quorum est faible, la décision sera atteinte collectivement dès lors que peu d'individus auront « voté » en faveur d'une même option. La décision sera donc plus rapide. Le quorum est plus ou moins faible en fonction des enjeux, et est donc adaptable au contexte. Si la situation est urgente, un faible nombre d'individus suffira à prendre une décision (Yamamoto & Hasegawa, 2017).

Un parallèle existe entre le quorum lors de décisions collectives et le seuil d'information lors de décisions individuelles (Sasaki & Pratt, 2018). Dans les deux cas, la prise de décision s'appuie sur un seuil de décision et sur une proportion d'accord ou de désaccord. Cependant, lors de décisions collectives, il est intéressant de noter que certains individus réagissent avec des seuils individuels plus bas que d'autres au sein du groupe (comprendre, plus rapidement). Chez la mésange charbonnière il a été montré dans le contexte de décision alimentaires que cette variabilité inter-individuelle dans les seuils de sensibilité est bénéfique à l'ensemble du groupe (Moiron et al., 2016). Si les seuils individuels peuvent être différents entre les individus, il est aussi possible qu'une partie de ces individus se comportent de façon « irrationnelle », c'est-à-dire choisissent la mauvaise option. Cependant, l'efficacité du groupe n'en sera la plupart du temps que peu ou pas affectée. C'est le cas par exemple dans le processus de choix de nid chez les fourmis du genre *Temnothorax*. (Sasaki & Pratt, 2011). On peut même supposer que le collectif

permette de gommer ou compenser l'irrationalité de ses agents liée partiellement à leur mauvaise évaluation des options présentées.

### 1.1.3.3. *La limite cognitive*

Prendre une décision éclairée consiste à récolter et stocker des informations puis à les comparer et à les mettre en relation (Serres, 2013). Prendre une décision implique donc un certain travail cognitif, et la mobilisation d'une machinerie nécessitant, par construction, certaines ressources (Christie & Schrater, 2015; Westbrook & Braver, 2015). Notre capacité à choisir le parfum d'une glace entre menthe et chocolat peut effectivement être impactée par la présence ou non d'enfants agités et bruyants accrochés à nos pieds. Nous possédons effectivement une certaine ressource attentionnelle que nous ne pouvons pas mobiliser sur tous les fronts. Ainsi, baisser le son de la radio permet de mieux voir lorsqu'on conduit, parce qu'une partie des ressources attentionnelles qui étaient mobilisées par l'auditif peuvent être investies dans la vision (Gottlieb & Balan, 2010). Le fait d'effectuer deux tâches simultanément entraîne un ralentissement et une perte de précision dans l'exécution des deux tâches. On peut évaluer le coût cognitif de l'ajout d'une tâche en mesurant le ralentissement qu'elle provoque dans la prise de décision. On parle alors d'effort cognitif (*cognitive effort*). Le terme d'effort cognitif, même s'il est proche du concept de « coût à la décision », est parfois décrié comme vague (Cooper-Martin, 1994; Shepherd, 2023; Westbrook & Braver, 2015). On pourrait effectivement mesurer en Joule la quantité d'énergie métabolique dépensée (*energy expenditure*) lors d'une tâche cognitive en utilisant des outils comme la calorimétrie (Al Naher & Schlaghecken, 2016).

Les limitations cognitives des individus sont un frein à la prise de bonnes décisions. On pourrait supposer que, dans le cadre d'un problème arithmétique par exemple, la capacité d'abstraction et de formation de concept est plus développée chez un enfant qu'une poule. Cependant, la détermination des limites cognitives des animaux n'est pas aussi simple qu'il n'y paraît. Ainsi, on peut montrer que les poules peuvent ordonner des quantités (Degrande, 2023), les céphalopodes réaliser des projections mentales (Jozet-Alves, 2022) ou que les abeilles ont la capacité de compter ou estimer des quantités (Brown & Austin, 2021; Howard et al., 2018). D'une part, on doit étudier ces phénomènes avec parcimonie et chercher d'abord des explications simples et frugales. Et d'autre part, ces études soulignent qu'on sait en réalité peu de choses sur le degré de complexité des processus cognitifs à l'œuvre chez les animaux. S'il est effectivement difficile de déterminer les mécanismes suffisants et nécessaires pour répondre à un problème, il est encore plus délicat de montrer par l'approche expérimentale ceux qui sont réellement utilisés.

Il est sans doute délicat d'inférer que certains animaux soient dotés de facultés abstraction ou possèdent des notions d'arithmétiques fondamentales proches de celles d'un être humain, même d'un enfant. Mais il faut aussi garder à l'esprit qu'un être humain adulte possède lui aussi des limitations cognitives. Quelles

méthodes utilise-t-il alors ? Ces méthodes sont-elles partagées par d'autres animaux, eux aussi limités cognitivement ? (March & Simon, 2005)

Si l'être humain est relativement doué pour attraper des choses en vol, il possède de piètres capacités à percevoir dans l'espace (Vul et al., 2009). Comment peut-il donc attraper une balle en vol, ou un frisbee, alors qu'il se déplace ? Il faut bien réaliser ici la complexité de la tâche : il s'agit de l'estimation de la position d'un objet en mouvement dans l'espace (soumis notamment à des forces de portance et de traînée), par un individu lui-même en mouvement à une vitesse non-constante. A priori, la quantité de calculs nécessaire pour estimer la position d'impact d'un projectile avec le sol semble importante. Et pourtant, jouer au frisbee n'a jamais nécessité de calculs complexes. Lors de travaux approfondis, Shaffer et al. (2004) ont étudié les méthodes employées par les joueurs de baseball et les chiens pour estimer les positions d'un projectile dans l'espace. Il ont déterminé que les joueurs de baseball arrivent au point d'impact de la balle en la maintenant au même endroit dans leur champ visuel (Figure 2A). En ajustant leur vitesse et leur orientation, les joueurs arrivent à intercepter la balle avant qu'elle ne touche le sol (sous hypothèse qu'ils courent assez vite). Ce problème complexe, à la solution en réalité simple, est partagé par les chiens lors de l'interception d'un frisbee. A l'aide de caméras embarquées sur le dos des animaux (Figure 2 B), Shaffer et al. (2004) ont montré que, de la même manière que pour la balle chez les joueurs de baseball, le frisbee était maintenu à un angle constant dans le champ visuel du chien. L'usage d'heuristiques simples peut donc être partagé entre espèces afin de résoudre des problèmes complexes.

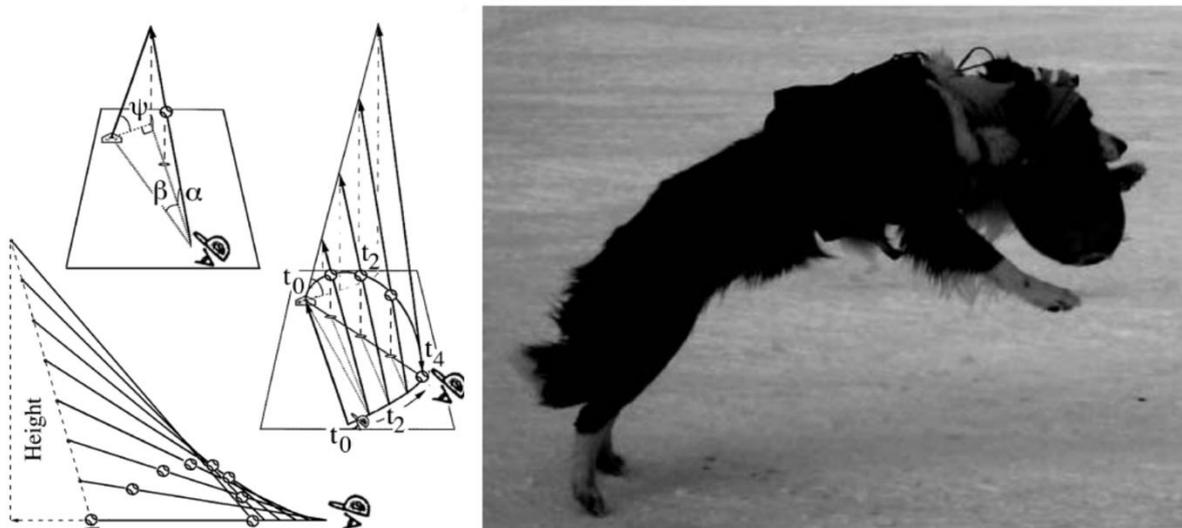


Figure 2 – L'estimation du point d'impact d'un objet en vol est particulièrement complexe. Shaffer et al. (2004) démontrent avec un système simple que les joueurs de baseball (A) et les chiens (ici Lily) (B) estiment le point d'impact d'un objet en le maintenant au même endroit dans leur champ visuel (Linear Optical Trajectory). Cette même heuristique est donc utilisée par différentes espèces pour résoudre le même problème (Shaffer et al., 2004).

Nous avons vu ici que les limites cognitives et temporelles influençaient les mécanismes de prise de décision. Les animaux, tout comme les humains, utilisent des heuristiques, des raccourcis mentaux, pour

résoudre des problèmes à moindre coût. L'étude de la résolution de problèmes permet de poser des questions sur les mécanismes de régulation et les capacités cognitives des animaux. Par l'étude de l'optimisation des coûts (cognitifs, énergétiques, temporels...) et des bénéfices (nutritifs, reproducteurs...) on s'intéresse donc au comportement des individus.

Dans la partie qui suit nous verrons comment des organismes simples peuvent résoudre des problèmes complexes en prenant des décisions optimales (Mhatre & Robert, 2018).

## **1.2. La fourmi et l'optimalité frugale émergente**

### **1.2.1. Comment le simple peut optimiser le complexe**

#### *1.2.1.1. Optimisation classique*

Si on comprend que l'utilisation de l'optimalité comme référentiel pour l'étude du comportement peut avoir ses défauts, il reste d'utilité collective de savoir optimiser des paramètres et théoriser leur optimisation. Des domaines entiers des mathématiques sont dédiés à cette pratique et théorisent, classifient, et résolvent des « problèmes » aussi complexes que fondamentaux (Venter, 2010). En optimisation classique, l'objectif reste de trouver le minimum ou le maximum (comprendre une vallée ou un pic) d'une fonction parmi un ensemble de possibles (qu'on appelle domaine). La complexité du problème, et de la fonction à étudier, conduit à l'utilisation de plusieurs types de méthodes déterministes et classiques comme la descente de gradient, la méthode de bisection, la méthode de Newton, ou encore la méthode de Lagrange. Toutes ces méthodes permettent de manipuler une fonction de coût à optimiser, dès lors que celle-ci est mathématiquement définie (Venter, 2010).

#### *1.2.1.2. Heuristiques biologiques en mathématiques*

Ceci étant, il est parfois possible que la personne qui souhaite résoudre un problème d'optimisation n'ait pas accès à une fonction de coût mathématique définie. Par exemple, elle peut ne pas avoir accès à la fonction de coût dans son intégralité, mais plutôt, aux résultats ponctuels des options testées. Si c'est typiquement le cas d'une personne prenant une décision dans la vie de tous les jours, les mathématiciens et mathématiciennes, eux, sont peu friands de cette situation et optent alors pour d'autres méthodes (Fouskakis & Draper, 2002). Effectivement, les outils classiques ne peuvent pas être utilisés car la fonction n'est pas définie donc pas dérivable. Si trouver une solution optimum n'est pas garanti alors, les mathématiciens et mathématiciennes vont, comme toute personne « normale », utiliser des heuristiques.

Ces heuristiques sont des algorithmes simples basés sur une multitude d'évaluations itératives de la fonction de coût. Ils proposent judicieusement de nouvelles évaluations à effectuer pour se rapprocher de l'optimum. On les appelle stochastiques, car les procédés proposant de nouvelles options à évaluer sont partiellement aléatoires. Étonnamment, ces algorithmes s'inspirent souvent de phénomènes

biologiques (Wahde, 2008), comme l'algorithme génétique illustré en Figure 3 qui se base sur la sélection naturelle. Cet algorithme s'inspire de la notion de *fitness* reproducteur des individus, les individus ayant une *fitness* plus importante à l'intérieur d'une population augmentant leurs chances d'avoir une descendance. Ici, le but étant d'optimiser une fonction, chaque individu est un point, et son *fitness* reproducteur correspond à la valeur de la fonction. Une bonne évaluation est alors traduite par un bon *fitness* reproducteur, amenant les populations suivantes à être plus proches des bonnes évaluations précédentes. Eventuellement, l'algorithme va trouver une solution acceptable, et ce en un temps très court, bien qu'il n'y ait aucune garantie de trouver le résultat optimal théorique réel. L'élégance de cette solution repose sur le fait que la recherche de l'optimum est partiellement aléatoire et qu'elle s'appuie sur des mécanismes locaux et simples ne nécessitant pas une vision globale du problème.

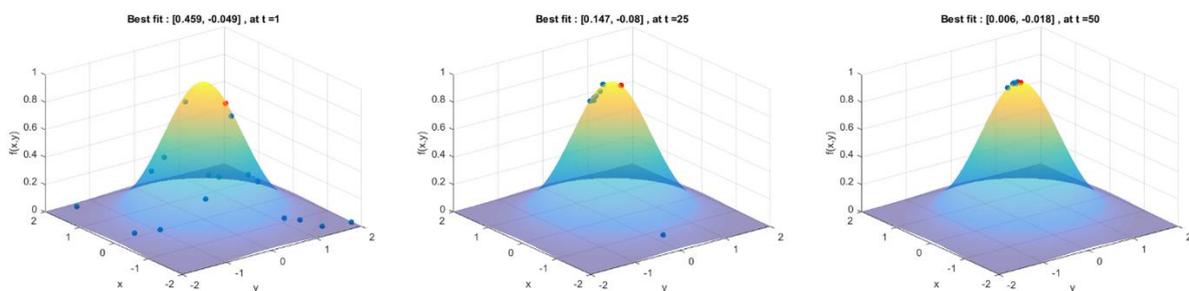


Figure 3 Exemple de résultats obtenus avec un algorithme génétique cherchant à trouver l'optimum de la fonction  $f(x,y) = e^{x^2-y^2}$ . A chaque génération, l'algorithme évalue 15 positions (points bleu), représentations de 15 individus avec 15 *fitness* reproducteurs différents. Seule une partie de ces individus va se reproduire et transmettre leurs gènes (comprendre ici, la coordonnée  $(x,y)$  évaluée) à sa progéniture. Les évaluations proches du maximum seront donc plus représentées dans les populations suivantes qui évalueront à leur tour des points proches, potentiellement meilleurs. Un ensemble de mutation et de *cross-over* viennent ajouter du bruit à la simulation pour éviter que l'intégralité de la population se concentre sur un maxima local. L'individu qui historiquement a eu le meilleur *fitness* est représenté en rouge, il correspond à la solution optimale proposée par l'algorithme au cours des itérations. Ici, une solution proche  $(0.006, -0.016)$  de la solution théorique  $(0,0)$  a été trouvée au bout de 50 générations, soit quelques secondes de traitement sur ordinateur (figure réalisée par mes soins).

D'autres algorithmes bio-inspirés servent d'heuristiques aux mathématiciens et mathématiciennes pour optimiser des fonctions, notamment l'optimisation par essaim particulaire inspirée des mouvements des bancs de poissons (Poli et al., 2007), ou encore les célèbres réseaux de neurones artificiels inspirés des changements de potentiels d'action pendant l'apprentissage (Abiodun et al., 2019). Ces algorithmes partagent tous le fait que la recherche d'options à évaluer est basée sur des interactions locales entre les différentes évaluations faites et qu'elles n'ont pas besoin d'une fonction de coût clairement définie mathématiquement.

### 1.2.1.3. Algorithme de colonie de fourmis

Un autre frein à l'optimisation classique poussant à utiliser des heuristiques serait que le temps d'évaluation nécessaire à résoudre un problème augmente exponentiellement alors que le problème lui, ne devient qu'à peine plus complexe. C'est le cas du problème du voyageur de commerce, qui consiste à chercher le chemin le plus court reliant  $n$  villes entre elles pour revenir au final à sa ville de départ en

ne visitant chaque ville qu'une seule et unique fois. Effectivement, pour un nombre  $n$  de villes, il faut évaluer  $\frac{1}{2}(n-1)!$  solutions. Ce qui revient à dire qu'un commerçant cherchant à relier 10 villes aurait besoin d'évaluer 181440 chemins possibles pour trouver le meilleur, alors que relier 11 villes nécessiterait d'évaluer 1814400 chemins différents (10 fois plus). Ce genre de problème s'appelle un problème NP difficile, car sa complexité augmente exponentiellement comparée à ses paramètres.

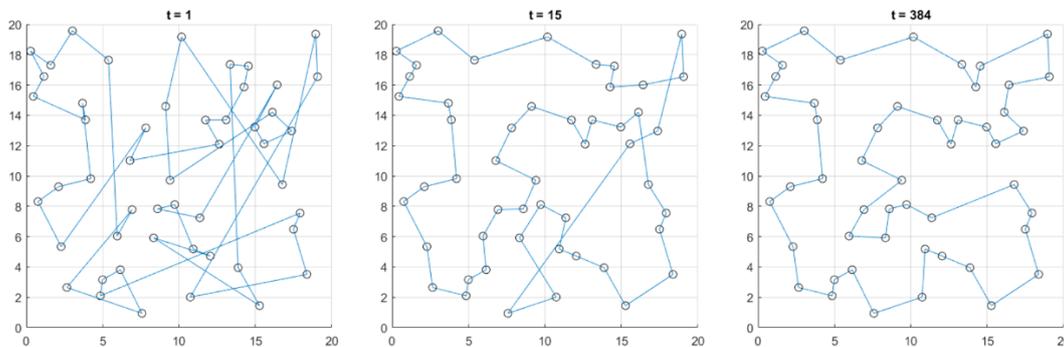


Figure 4 Démonstration du fonctionnement de l'algorithme de colonie de fourmis (ACO) pour résoudre le problème du voyageur de commerce. Ici, le voyageur doit parcourir 50 villes (points) et revenir à sa ville d'origine. L'algorithme propose des chemins (bleus) qui vont former un parcours qui aura une longueur totale.

L'algorithme développé par Dorigo et al. (1996), appelé ACO pour *Ant Colony Optimization*, s'inspire des travaux réalisés par Goss et al. (1990) sur le rôle des pistes de phéromone pour la sélection du chemin le plus court parmi deux options chez les fourmis. Les fourmis forment en effet des « pistes de fourrage » en déposant des phéromones sur les chemins qu'elles empruntent pour aller chercher de la nourriture. L'évaporation graduelle de ces phéromones, naturellement volatiles, ainsi qu'une préférence probable des fourmis pour choisir la piste possédant le plus de phéromone amène à un choix collectif du chemin le plus court. Cette mécanique simple peut être modélisée et permet de trouver des ensembles de chemins courts comme dans le problème du voyageur de commerce évoqué ci-dessus. L'intérêt est que la mécanique de résolution du problème, basé sur des interactions locales (à savoir la modification de la quantité de phéromones sur un chemin liant deux villes), ne se complexifie pas si la tâche se complexifie. Ainsi, la résolution du problème du voyageur de commerce avec 50 villes, soit  $10^{64}$  solutions (c'est-à-dire plus que le nombre d'atomes sur terre, mais moins que le nombre de manières de distribuer un paquet de 52 cartes) peut s'effectuer en quelques secondes avec cet algorithme sur un ordinateur de bureau.

D'autres espèces, notamment les bourdons, sont exposées à des problèmes similaires lors de leurs récoltes de nectar. Il semblerait qu'ils arrivent à optimiser ce problème de manière convenable (Lihoreau et al., 2010; Reynolds et al., 2013). Similairement, des organismes plus « simples » comme l'amiboïde *Physarum polycephalum* sont aussi capables, *via* des interactions locales, de résoudre des tâches de choix du chemin le plus court (Tero et al., 2007; Tero, Takagi, et al., 2010), ces processus ayant également été modélisés (Tero et al., 2008; Tero, Nakagaki, et al., 2010).

Nous avons vu dans cette section que le simple peut tout à fait optimiser le complexe via l'émergence d'une solution en se basant sur des interactions locales dotées d'un brin d'aléa (Deneubourg et al., 1983; Gräwer et al., 2015; Gross & Sayama, 2009).

### 1.2.2. La fourmi comme modèle parcimonieux, mais efficace

Les insectes sont en général considérés comme limités cognitivement. Le fait qu'ils soient exposés à de multiples dangers comme la prédation, les infections ou les intempéries, impose une pression sur leurs comportements de recherche de nourriture et de recherche ou construction d'abri. Les insectes semblent donc un modèle biologique idéal pour étudier les prises de décisions frugales sur le plan cognitif et temporel.

Parmi les insectes, nous distinguerons les insectes non sociaux qui doivent résoudre les problèmes liés à leur survie en solitaire, des insectes dits sociaux, qui doivent résoudre les mêmes problèmes mais collectivement. Les insectes sociaux dont l'organisation sociale atteint le plus haut niveau de complexité sont dits eusociaux. L'eusocialité est définie par un chevauchement des générations, le soin aux individus les plus jeunes, et par l'existence de castes entre des individus bien différenciés sur le plan comportemental (notamment une caste d'individus spécialisée dans la reproduction) (Crespi & Yanega, 1995). C'est par exemple le cas des fourmis, qui agissent collectivement pour construire leur nid, entretenir leur couvain, ou encore récolter de la nourriture à l'extérieur du nid. Les décisions prises par les colonies d'insectes sociaux sont alors fonction de la multitude de décisions individuelles. On dit que la décision « émerge » au niveau collectif grâce à des interactions locales entre individus (Jeanson et al., 2012). Qu'ils soient sociaux ou non, il serait envisageable que chez les insectes certains comportements coûteux soient donc évités et qu'une gestion des ressources énergétiques puisse être accomplie.

Les fourmis font preuve de résilience, robustesse et même d'une certaine *élégance*<sup>1</sup> dans leurs capacités à résoudre des problèmes (Dornhaus & Franks, 2008). Les fourmis sont effectivement capables de s'autoorganiser (Moffett et al., 2021) grâce à des comportements simples et à des interactions locales directes ou indirectes, à travers la modification du milieu (Czaczkes et al., 2015; Khuong et al., 2016). Pour que cette forme d'organisation soit possible, il n'est pas nécessaire de supposer que les fourmis aient accès à une vision globale du problème ou qu'il y ait une quelconque hiérarchie entre les individus, par exemple avec certains individus agissant comme donneur d'ordre (Camazine et al., 2003). La résolution de problèmes dépend donc de comportements simples au niveau individuel et d'interactions locales entre individus qui permettent des échanges d'informations, parfois partielles voire inexacts. Il

---

<sup>1</sup> En mathématique, ingénierie, ou physique, on peut définir l'élégance comme le ratio entre la complexité du problème et la complexité de sa solution. Une solution élégante est donc une solution simple à un problème complexe (Efatmaneshnik & Ryan, 2019). On peut aussi qualifier une théorie, une expérience, ou un modèle d'élégant si il est clair, ingénieux, correct, explicable, et parcimonieux (Casadevall & Fang, 2018).

n'est pas nécessaire de faire l'hypothèse que chaque fourmi ait les capacités cognitives pour résoudre la tâche seule. Sans avoir à se positionner sur les capacités et limites cognitives des fourmis, qui dépasse le cadre de cette thèse, nous nous contenterons de dire qu'il leur suffit d'intégrer des informations simples pour répondre à des problèmes plus ou moins complexes. Les heuristiques sont des outils pertinents pour résoudre des problèmes à moindre coût cognitif et temporel. Dans le cas des fourmis, il est envisageable que les décisions individuelles se basent sur des heuristiques simples (Mhatre & Robert, 2018). Au travers des exemples qui suivent, nous verrons comment chez les fourmis un ensemble de comportements collectifs adaptés peut tout à fait résulter d'une somme de décisions individuelles locales plus ou moins pertinentes.

### 1.2.3. Exemples de résolution de problème par les fourmis

#### 1.2.3.1. *Bien se nourrir*

L'accès à des ressources alimentaires est un problème critique dans le monde animal. Pour les fourmis, le problème ne consiste pas seulement à s'alimenter, mais aussi à ce que les individus sortant du nid, appelés « fourrageuses », rapportent de la nourriture aux individus n'en sortant pas, notamment les larves et la reine (Detrain & Deneubourg, 2008; Traniello, 1989). L'approvisionnement de la colonie toute entière repose donc sur les individus qui se déplacent à l'extérieur du nid et qui prennent le plus de risque. C'est sur eux que repose donc une attente de quantité, mais aussi de qualité nutritive.

Chez les insectes sociaux l'efficacité dans la récolte de nourriture peut être mesurée par la quantité de nourriture arrivant au nid par unité de temps (Fourcassié et al., 2010). Pour un acheminement de ressources important, il faut mobiliser un nombre élevé d'individus qui doivent faire des aller-retours nombreux entre une source alimentaire et le nid. L'une des méthodes les plus pertinentes pour répondre à ce problème chez les insectes sociaux est le recrutement, c'est-à-dire, l'action de communiquer la présence d'une source alimentaire, ainsi que le chemin pour y accéder, aux congénères restées à l'intérieur du nid, qui elles-mêmes pourront communiquer la présence de nourriture à d'autres congénères, etc. Chez les fourmis, les individus qui ont découvert une source de nourriture vont marquer le chemin qu'ils ont emprunté à l'aide de phéromones. Les autres individus n'ont ensuite qu'à choisir le chemin comportant davantage de phéromones pour arriver jusqu'à la ressource alimentaire (Detrain & Deneubourg, 2006). Par effet « boule de neige », la fréquentation de ce chemin va être amplifiée et la ressource alimentaire pourra alors éventuellement être entièrement ramenée au nid. Ce phénomène de recrutement se base donc sur des informations chimiques locales (les phéromones) modifiant le milieu, ce qu'on appelle la stigmergie. Il existe une très grande variété de mécanismes de recrutement chez les insectes sociaux (Detrain & Deneubourg, 2008) mais tous sont basés sur des interactions locales entre individus qui se font essentiellement par des contacts antennaires et des dépôts de substances chimiques.

Chez les fourmis les pistes chimiques d'approvisionnement qui sont formées par les fourrageuses peuvent aussi être déblayées afin d'en faciliter l'accès, on parle alors de pistes physiques (Bouchebti et al., 2019) .

Si l'acheminement d'une quantité importante de ressources le long des pistes de fourrage est fondamental, la qualité élevée de celles-ci l'est tout autant (Csata & Dussutour, 2019). Effectivement, les besoins nutritifs des fourmis sont variés et se composent tout aussi bien de lipides, de sucres, que de protéines (Bhatkar & Whitcomb, 1970; Dussutour & Simpson, 2009). Les besoins nutritifs de la colonie semblent être régulés par les fourrageuses, sans connaissance des besoins spécifiques à l'échelle de la colonie (Greenwald, 2015; Greenwald et al., 2018).

#### 1.2.3.2. *Bien se loger*

Les fourmis doivent continuellement prendre des décisions impliquant des transports. Parfois, ces décisions ont des impacts importants sur la survie de la colonie, et doivent être faites en un temps court. Par exemple, si leur nid est exposé à une chaleur excessive, les fourmis doivent déménager. Or, le déménagement d'une colonie nécessite une évaluation des différentes options disponibles pour installer un nouveau nid, l'atteinte d'un consensus, et le transport des ressources et du couvain en un temps très court vers le nouveau nid (Franks et al., 2002; Visscher, 2007). Les enjeux sont importants, car le choix d'un mauvais nid ou un délai trop long pourrait fortement pénaliser le développement et la survie du couvain, et donc l'avenir de la colonie.

Selon certains auteurs, l'estimation de la qualité des nids pourrait reposer sur des heuristiques simples (Franks et al., 2002; Mallon & Franks, 2000; Mugford, 2001). L'évaluation du volume d'un nid peut par exemple être une tâche coûteuse cognitivement. Cependant, une méthode simple existe qui permet de l'estimer sans la mesurer. Lorsqu'elles évaluent la qualité d'un nid, les fourmis se déplacent d'un bord à l'autre de celui-ci en laissant une trace chimique derrière elle, formant ainsi une piste qui va se croiser en plusieurs points. Or, le nombre d'intersections sur cette piste est proportionnelle à la surface du nid, c'est ce qu'on appelle l'« aiguille de Buffon » (Mugford, 2001). Selon Mallon et Franks (2000) les fourmis pourraient se baser sur cette heuristique, ce raccourci cognitif, pour mesurer en un temps court et avec un faible coût cognitif la surface des nids potentiels. Il est important de souligner que pour cette opération la fourmi peut estimer un nombre d'intersections sans avoir à réellement les compter *per se* (Franks et al., 2006).

Une fois le nid choisi, certains paramètres environnementaux caractérisant celui-ci doivent être soigneusement régulés. Une température ou une humidité trop importante au sein du nid peuvent en effet augmenter les risques de contamination, en favorisant le développement de champignons ou de bactéries, et ainsi mettre en danger la colonie. A l'inverse, une température trop faible pourrait entraîner un ralentissement dans le développement du couvain, et une humidité trop faible pourrait déshydrater

les fourmis (Scherba, 1959). Ces paramètres sont d'autant plus cruciaux chez les fourmis coupeuses de feuilles car la survie du champignon symbiote dont elles se nourrissent en dépend (Bollazzi & Roces, 2010). Les fourmis coupeuses de feuilles vont donc par exemple réguler la température et l'humidité à l'intérieur de leur nid en fermant ou ouvrant certaines entrées de celui-ci en se basant sur le sens des courants d'air dans le nid (Bollazzi & Roces, 2007).

Dans le contexte de l'entretien et la construction du nid, fondamental pour le bien-être de la colonie, les fourmis parviennent à proposer des solutions sous de multiples contraintes, le tout en se basant sur des facteurs simples et peu coûteux cognitivement (Franks et al., 1992; Franks & Deneubourg, 1997). Ainsi, des règles locales individuelles comme « je ramasse ce matériau de construction » et « je dépose ce matériau de construction là où d'autres dépôts ont eu lieu » permet l'émergence de structures complexes (Khuong et al., 2016).

### 1.2.3.3. *Bien s'organiser*

De manière plus générale, la résolution de problèmes dans une colonie d'insectes sociaux tient à une bonne organisation des individus. On parlera cependant plutôt d'auto-organisation, car l'organisation est réalisée en l'absence de hiérarchie et de vision d'ensemble. Chez les espèces de fourmis présentant un polymorphisme de la caste ouvrière (c'est-à-dire les espèces chez lesquelles les individus au sein de la même colonie peuvent avoir différentes tailles ou morphologies), on peut observer que la proportion d'individus de grande taille peut parfois augmenter dans certains contextes. C'est notamment le cas chez les fourmis légionnaires dans les situations de compétition ou d'exposition à une menace (Braendle et al., 2003). Plus surprenant encore, la compétition favorise non seulement la présence d'individus plus gros (sous-entendus, plus apte au combat) mais aussi la production par la colonie de ce genre d'individus (Passera et al., 1996). Mais chez les fourmis la division du travail n'est pas seulement basée sur le polymorphisme de taille. Des facteurs comme l'âge peuvent par exemple amener les individus à changer de tâche tout au long de leur vie. On peut alors difficilement parler de spécialisation. Ainsi le terme « répartition des tâches » a été progressivement préféré au terme de « division du travail » (Gordon, 2016). Le terme de « répartition » fait effectivement plus écho à l'attribution d'une force de travail en fonction d'un besoin, alors que celui de « division » est plus déterministe (tel individu effectue telle tâche). Pour décrire une fourmi de grande taille on favorisera donc l'usage de « Major » plutôt que « soldats » (par opposition aux fourmis plus petites « minor » ou encore de tailles intermédiaires « média ») car cette appellation ne préjuge pas de la fonction de la fourmi via sa taille *per se* (Passera & Wild, 2022). De fait, les majors ont des répertoires comportementaux tout aussi riche que les autres morphes. Elles sont tout à fait capables de maintenir une colonie en vie après que l'on en ait extrait toutes les minors (Lachaud, 2010).

### 1.3. Type de charges transportées par les fourmis

On peut tirer plusieurs enseignements des exemples précédents, qu'il s'agisse de la construction d'un nid, de l'acheminement de ressources, ou bien de leur répartition. Le premier est que ces comportements sont locaux, simples (c'est-à-dire, sans connaissance globale) et, par construction, qu'ils se répètent et se multiplient au gré des interactions entre les individus. Le second est que l'apport concret de chaque individu à la tâche se base sur le transport d'objets d'un point A à un point B. Ces comportements de transports exposent la fourmi à un coût énergétique individuel pour atteindre un bénéfice collectif. Ainsi, on peut concevoir le transport comme l'une des briques de la socialité chez les fourmis, sorte d'atome de la prise de décision individuelle pour le bien collectif.

#### 1.3.1. Items alimentaires

Le premier exemple qui nous vient à l'esprit quand on parle de transport chez les fourmis est probablement celui des miettes de pique-nique précieusement récoltées et acheminées le long de petites autoroutes tracées dans l'herbe. Pour prendre du recul par rapport à cette vision simplifiée de l'alimentation des fourmis, il peut être bon de se rappeler que leurs présence sur terre précède l'invention du pique-nique de plusieurs dizaines de millions d'années (Schultz, 2000). En réalité, les fourmis possèdent un riche éventail de comportement et choix alimentaires dépendant de multiples variables, notamment écologiques (Carroll & Janzen, 1973). L'ubiquité des fourmis est telle qu'on estime que, si toutes les fourmis pouvaient être pesées en même temps, elles représenteraient 20% de la biomasse de l'humanité toute entière (Schultheiss et al., 2022). Dans cette section, nous exposerons brièvement les différents types de ressources alimentaires transportées par les fourmis et les méthodes utilisées.

##### 1.3.1.1. Proies

La majorité des espèces de fourmis s'alimentent de proies animales qui constituent la principale source de protéines pour le couvain (Cornelius & Grace, 1997). Il s'agit la plupart du temps d'insectes vivants que les fourmis chassent à l'aide de leur aiguillon puis transportent à leur nid dans leurs mandibules. Les fourmis peuvent aussi adopter une stratégie de charognard et se concentrer sur la récupération d'insectes déjà morts. C'est par exemple le cas de la fourmi du désert *Cataglyphis bombycina* qui attend les heures les plus chaudes de la journée, dans le désert du Sahara déjà très chaud, pour sortir récupérer les insectes que le soleil n'a pas épargné (Figure 5) (Cerdá et al., 1989).



Figure 5 Fourmis du désert *Cataglyphis bombycina* découpant une proie, ici un scarabée (A) et amenant une proie, ici une tique de chameau, au nid (B) (crédit photo : Bjørn Christian Tørrissen)

### 1.3.1.2. Graines

Tout un ensemble des fourmis, appelées « granivores », ou « moissonneuses » s'alimentent majoritairement de graines (complémentées d'insectes). C'est le cas d'une des espèces étudiées dans cette thèse, *Messor barbarus*. Cette espèce construit des nids souterrains constitués de cavités pouvant contenir de véritables greniers remplis de graines. Les graines sont portées par les fourmis le long de pistes de fourragement pouvant faire plusieurs dizaines de mètres (6A) (Detrain et al., 1996). Les pistes sont dégagées de tout obstacles et sont régulièrement entretenues. Certaines espèces de fourmis sont aussi particulièrement friandes d'élaïosomes, petites excroissances riches en lipides et en protéines que l'on peut trouver sur certaines graines (Figure 6C) (Hughes et al., 1994). Les espèces de fourmis qui ne consomment que cette partie de la graine jouent ainsi un rôle important dans la dissémination des graines rejetées aux alentours du nid car les graines ne perdent pas leur pouvoir germinatif après consommation de l'élaïosome. On parle alors de myrmécochorie.



Figure 6 Récolte de graines chez les moissonneuses. Piste de fourragement construite par des fourmis granivores *Messor barbarus* (A), transport individuel de graine (Plowes et al., 2013) (B) et élaïosome de graine de violette odorante (<http://www.hysope.net>)

### 1.3.1.3. Fragments de végétation (fourmis coupeuses de feuilles)

Certaines fourmis ne s'alimentent pas de proies et de graines, mais d'un champignon symbiote (Hölldobler & Wilson, 2010; North, 1997). Elles cultivent ce champignon à l'intérieur de leur nid en lui

apportant des ressources et en s'assurant que les conditions de température et d'humidité soient optimales pour sa croissance. Pour entretenir ce champignon, elles vont lui apporter des fragments de feuilles qu'elles découpent au préalable à l'extérieur du nid à l'aide de leurs mandibules acérées et qu'elles transportent en les saisissant entre leurs mandibules (Figure 7) (Mueller & Rabeling, 2008). Ces fourmis, qualifiées de « coupeuses de feuilles », ont donc maîtrisé l'agriculture des millions d'années avant l'apparition du premier être humain. On notera que les fragments de feuilles, quelquefois imposants, sont orientées de manière à ne pas freiner le mouvement de la fourmi, ni par friction avec le sol, ni en prenant le vent comme une voile (Figure 7B).



Figure 7 Processus de (A) découpe des feuilles, (B) transport et (C) entretien du champignon chez *Atta cephalotes* (crédit photographie : @Alex Wild)

#### 1.3.1.4. Liquides

Les fourmis consomment aussi de la nourriture, essentiellement sucrée, sous forme liquide. Les fourmis charpentières du genre *Crematogaster* par exemple consomment du miellat de puceron riche en acides aminés et en sucres (Wilson & Eisner, 1957). Elles le conservent dans leur jabot social avant de le partager par trophallaxie à d'autres consœurs (Figure 8).



Figure 8 Récolte et partage de miellat de puceron. Une *Crematogaster laeviuscula* récolte ici une goutte de miellat produite par un puceron (A) deux *Crematogaster opuntiae* se partagent du miellat par trophallaxie (Crédit photo : Alex Wild)

### 1.3.2. Items non alimentaires

#### 1.3.2.1. Le transport social

Les fourmis sont parfois amenées à transporter leurs congénères. L'exemple le plus courant est le transport des œufs et des larves en cours de développement (Figure 9A) durant le déménagement d'un nid ou bien entre les différentes chambres d'un nid. Ce type de transport peut aussi être dirigé vers une congénère (Figure 9B) pendant un déménagement (Abraham & Pasteels, 1980), lors d'échanges d'ouvrières entre deux nids appartenant à une même colonie polycalique (Dahbi et al., 1997), pour apporter des ouvrières supplémentaires sur un site le nécessitant (Basari et al., 2014), ou encore pour exclure du nid une ouvrière infectée par un parasite (Schmid-Hempel, 1998). Il existe aussi, fatalement, un dernier type de transport social, celui des fourmis décédées vers l'extérieur du nid. Afin d'éviter les infections, les fourmis entreposent les cadavres à l'extérieur du nid en formant des piles parfois appelées cimetières (Deneubourg et al., 1991; Diez et al., 2011, 2013).

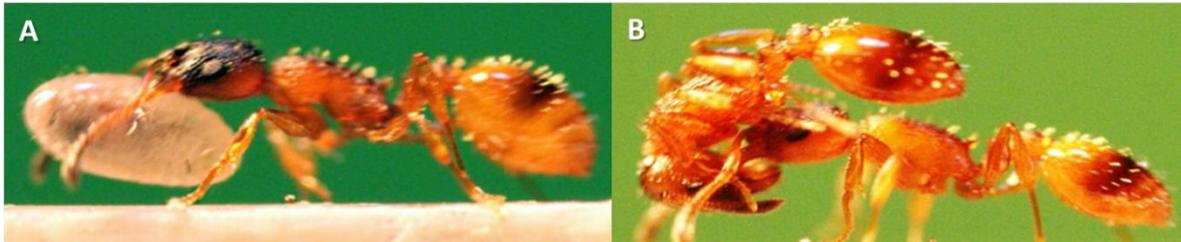


Figure 9 Port social chez *Temnothorax albipennis* (A) de couvain (B) de congénère (ici vivante) (Basari et al., 2014)

#### 1.3.2.2. Matériau de construction du nid

Lors de la construction de leur nid, les fourmis vont extraire et/ou ajouter de la matière au milieu afin de le modeler. La construction n'est que la somme de comportements de prise et de dépôt de matériaux de construction. Dans les nids épigés de l'espèce *Lasius niger* les matériaux de base de la construction sont de petites boulettes de terre qui, lorsqu'elles sont disposées suivant des règles simples, permettent l'émergence de piliers qui finissent par se rejoindre pour former des cavités (Khuong et al., 2016) (Figure 10). Les fourmis transportent des boulettes de terre et déposent ces boulettes avec une probabilité qui est d'autant plus grande que la quantité de phéromone présente sur le lieu de dépôt est importante. En déposant la boulette, la fourmi va aussi y déposer des phéromones, augmentant ainsi la probabilité que d'autres boulettes soient ajoutées. Ce phénomène d'amplification basé sur la modification du milieu est appelé « stigmergie » (Theraulaz & Bonabeau 1999) et il conduit à l'apparition de piliers (Theraulaz & Bonabeau, 1999). Sans limite, ces règles produiraient des piliers infiniment grands. Les expériences montrent cependant que la fourmi utilise la mesure de son propre corps comme un gabarit pour juger du moment où elle doit cesser de construire verticalement et accumuler les boulettes de terre horizontalement pour former la voûte des cavités (Khuong et al., 2016). Certaines constructions sont de

taille bien plus importante et comportent des matériaux bien plus lourds. C'est notamment le cas des nids des fourmis des bois qui sont constituées d'aiguilles de pins, de cailloux, et de brindilles, et qui peuvent atteindre souvent plus d'un mètre de haut (Passera & Aron, 2005). Les fourmis du genre *Crematogaster* s'illustrent aussi par leurs nids construits dans une sorte de carton à partir de fibres végétales mastiquées (Langshiang & Hajong, 2018). Les fourmis de l'espèce *Atta vollenweideri* combinent tant qu'à elles différents matériaux comme de l'argile ou du sable afin de construire des cheminées d'aérations à l'entrée de leurs nids (Cosarinsky & Roces, 2012).

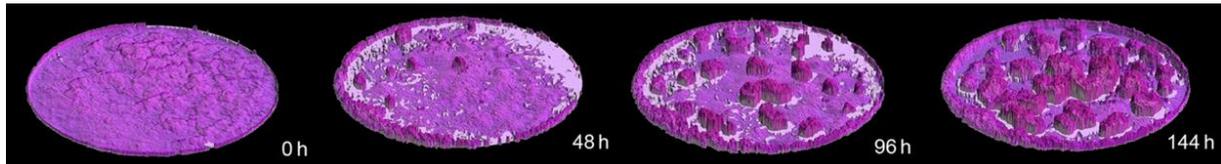


Figure 10 Reconstruction 3D de la formation de piliers d'un nid chez *Lasius niger* (Khuong et al., 2016)

### 1.3.2.3. Obstacles entravant le déplacement

Les fourmis aménagent aussi l'environnement qui entoure leurs nids (Anderson & McShea, 2001) pour former des chemins, qu'on qualifie de « pistes de fourragement ». Si ces chemins sont parfois naturellement dégagées, comme lorsqu'ils sont établis sur des troncs d'arbre ou des racines (Loreto et al., 2013), ils peuvent aussi être le résultat d'une activité de construction par les fourmis et constituer alors de véritables routes (*trunk-trails*) (Bouchebti et al., 2019) (Figure 6A & Figure 11). Une fois dégagées de la végétation et de tout obstacle, les fourmis peuvent se déplacer sur ces chemins avec aisance et atteindre des vitesses importantes (Bochynek et al., 2017, 2019; Bouchebti et al., 2019). Ces pistes sont entretenues (Alma et al., 2020; Bochynek et al., 2017, 2019; Middleton et al., 2019) afin qu'aucun obstacle ne vienne ralentir les fourmis. Cet entretien peut être coûteux énergétiquement parlant et nécessite parfois de déblayer des objets lourds et imposants (Howard, 2001).



*Figure 11 Formation de pistes physiques par les fourmis. Le nid souterrain se situe aux intersections des pistes. Les pistes sont dénuées d'herbes, et sont plus régulières, elles amènent à des sources de nourritures stables et abondantes pour la colonie (Middleton et al., 2019)*

## **1.4. Modalité de transport de charges**

On l'a vu, les fourmis réalisent une multitude de tâches avec une efficacité surprenante, et ce, par l'émergence de comportements collectifs basés sur des comportements individuels relativement simples. Dans l'étude de l'émergence comportementale entre les échelles individuelles et collectives, il est coutume de se tourner vers les comportements les plus simples possibles. Ici, le transport est une des composantes fondamentales de ces comportements, il s'agit en quelque sorte de l'*atomos* de nos comportements complexes. La construction d'un nid correspond par exemple à la somme de multiples transports de matériaux, de même pour le fourragement, la régulation thermique, énergétique, ou encore la gestion du couvain. Dans cette section, nous décrivons les différents types transports, les situant sur un axe continu allant « d'individuel » à « collectif ».

### **1.4.1. Transport individuel**

#### **1.4.1.1. Transport interne (liquide)**

Le transport interne consiste pour une fourmi à transporter un liquide dans son jabot social, sorte de second estomac utilisé pour stocker des liquides. Ce jabot permet de stocker, mais aussi de régurgiter le précieux liquide, par ce qu'on appelle la trophallaxie. Ces liquides peuvent être de compositions diverses, allant de l'eau à du miellat de pucerons. Les fourmis fourrageuses peuvent donc aller chercher des liquides à l'extérieur du nid, et les utiliser pour nourrir une autre ouvrière, du couvain ou encore à la reine. Ces échanges permettent d'informer les autres ouvrières de la nature et de la qualité d'une source alimentaire

trouvée au cours du processus de recrutement (Detrain & Deneubourg, 2008). Ces liquides représentent donc à la fois une ressource énergétique et une information nutritionnelle. Les études sur le transport interne chez les fourmis rivalisent d'ingéniosité et d'élégance. Elles ont permis de mettre en évidence les réseaux de dispersion des liquides à l'intérieur des colonies. Les méthodes utilisées vont du traçage de liquides marqués radioactivement (Buffin et al., 2009; Wilson & Eisner, 1957) ou par fluorescence (Greenwald, 2015; Greenwald et al., 2018), à l'utilisation de simples colorants alimentaires visibles par transparence (Cassill & Tschinkel, 1999), formant de vrais réseaux de communication.

Cette thèse ayant pour objectif d'étudier les comportements de transport à la frontière entre l'individuel et le collectif, le transport interne n'a pas été couvert expérimentalement. Ceci étant, il pourrait être intéressant de comparer le coût du transport d'une charge interne à celui d'une charge externe (Bouisset, 2019) .

#### *1.4.1.2. Transport externe*

Le transport externe consiste pour une fourmi à saisir un objet à l'aide de ses mandibules et à le déplacer d'un point A à un point B. Il est initié par une prise mandibulaire et peut être plus ou moins persistant. Une fois pris, l'objet peut être tiré et traîné sur le sol, ou bien portée (Sudd, 1965). Le transport porté est utilisé par les fourmis pour les objets relativement légers, car elles peuvent ainsi éviter les frictions avec le sol. En fonction du substrat, ces forces de friction peuvent grandement impacter l'effort à fournir. Si les charges sont légères, la difficulté de la tâche peut très fortement augmenter en fonction de ce facteur. C'est par exemple le cas lors du transport de fragments de feuilles par les fourmis coupeuses de feuilles (Bouchebti et al., 2019) ou lors du transport de graines chez les fourmis granivores (Bernadou et al., 2011). Les transports par traction, incluant un contact avec le sol, sont tant qu'à eux favorisés pour les objets lourds, lorsque la fourmi n'a pas la force suffisante pour maintenir l'objet au-dessus du sol (Bernadou et al., 2016). Elle doit alors le tirer, en se déplaçant en marche arrière (Pfeffer et al., 2016), et en le traînant sur le sol, ce qui va provoquer une friction. Les fourmis préfèrent tirer que pousser car la traction permet à la fourmi de se positionner de manière à minimiser la friction qui joue un rôle important sur l'efficacité du transport. En effet, en poussant un objet, la moindre friction non alignée avec la destination souhaitée par la fourmi amènerait l'objet à dévier graduellement de sa route. Alors que dans le cas où la fourmi tire l'objet en se déplaçant à reculons, chaque friction non alignée avec l'objet le ramène dans le bon axe (Czaczkes & Ratnieks, 2011).

Notons cependant que le transport externe peut aussi concerner des liquides (Hölldobler, 1985). Certaines fourmis de la sous-famille des ponérines sont ainsi capables de porter des gouttes de liquides entre leurs mandibules. Ce type de transport, appelé pseudotrophallaxie, est donc mécaniquement plus proche du transport externe, mais possède les mêmes fonctions que le transport interne de liquide car il permet également de recruter des congénères en partageant les ressources.

## 1.4.2. Transport collectif

### 1.4.2.1. Transport collectif séquentiel

Il arrive qu'un objet soit transporté jusqu'au nid par plusieurs fourmis formant une chaîne. On qualifie ce type de transport de « séquentiel ». Les fourmis saisissent l'objet, initient son transport vers le nid le long d'une piste d'approvisionnement, et éventuellement le lâchent avant d'avoir atteint le nid. L'objet est alors saisi par une autre fourmi qui va le rapprocher du nid avant éventuellement de le lâcher à son tour avant d'avoir atteint le nid. La tâche de transport jusqu'au nid est ainsi réalisée collectivement par une séquence de prises individuelles. Ce type de transport a surtout été étudié à travers le prisme de la question de l'attribution des tâches, en cherchant à déterminer si les fourmis les plus grosses choisissent davantage les charges plus lourdes. Cette hypothèse correspond à la théorie du « *size matching* » qu'on pourrait traduire par « correspondance de taille ». Chez la fourmi granivore *Messor barbarus* il a été observé que le *size matching* devenait plus important à mesure que les fourmis transporteuses observées étaient proches du nid. Effectivement, lorsqu'elles se trouvent à la fin de la piste au niveau des agrégats de graines, les fourmis se saisissent des premières graines qu'elles trouvent, indépendamment de leurs dimensions (Bernadou et al., 2011; Reyes & Fernández Haeger, 1999; Reyes-López & Fernández-Haeger, 2001). Ceci étant, elles les lâchent plus rapidement si elles sont imposantes. Ainsi, les grosses fourmis sont plus probablement observées avec de lourdes charges à proximité du nid que les petites fourmis. Cette règle simple consistant à lâcher plus tôt si l'objet est relativement lourd (pour les petites fourmis) a été aussi observée chez une autre espèce de fourmi moissonneuse proche de *Messor barbarus*, *Messor bouvieri* (Arnan et al., 2011).

Si le transport séquentiel chez les fourmis du genre *Messor* est assez indirect (« je lâche vite si c'est lourd »), le transport séquentiel peut être chez certaines espèces beaucoup plus direct en impliquant des interactions sociales. Chez *Pachycondyla tarsata* par exemple, les fourmis se transfèrent les charges lorsqu'elles se rencontrent, formant ainsi des chaînes d'approvisionnement (López et al., 2000). Les bénéfices supposés du transport séquentiel sont encore discutés, car il est parfois plus lent que le transport individuel et ne semble pas mieux répartir l'effort sur les individus les plus imposants (Reyes & Fernández Haeger, 1999). Il a été proposé que chez les fourmis coupeuses de feuilles des genres *Atta* et *Acromyrmex* la séquentialité du transport puisse avoir une fonction d'échange d'information car les ressources plus riches pourraient bénéficier ainsi d'un nombre de porteuses plus important (Nickele et al., 2015; Röschard & Roces, 2003, 2011).

### 1.4.2.2. Transport collectif simultané

En dehors du cas du transport séquentiel, on considère plus généralement le transport collectif comme étant un transport par un ensemble de fourmis simultanément positionnées autour d'une charge qu'elles

déplacent activement. Lorsque les fourmis réalisent un transport collectif elles peuvent effectivement soulever des masses importantes, dépassant de loin la somme de leurs capacités individuelles (Cerdá et al., 1998). Cependant, à l'image de nos vécus personnels plus ou moins douloureux lors de déménagement de tables, canapés et autres machines à laver, il est aisé de comprendre que l'enjeu de la coordination est primordial pour qu'un transport collectif soit efficace (Buffin et al., 2018; Sudd, 1965). On conçoit facilement que plusieurs fourmis saisissant un même objet de manière simultanée ne soient pas forcément capables de se coordonner. De plus, selon les espèces de fourmis, le nombre d'individus peut aller d'une simple paire, à plusieurs dizaines d'individus simultanément en prise mandibulaire sur un objet (Gelblum et al., 2015; Moffett, 1988). Comment distinguer alors un transport collectif coordonné d'un simple ensemble de prises simultanées ? Notons que le fait qu'un objet se dirige dans la bonne direction n'est pas un gage de coordination (car pouvant résulter d'un comportement « moi je tire par-là », identiquement biaisé dans la même direction sans réelle communication) (Chauvin, 1968). Par contre, le fait qu'un objet soit tirailé de plusieurs côtés et avance peu ou pas vers son objectif suggère un manque de coordination entre les fourmis.

Une des stratégies de transport collectif observée chez les fourmis consiste à saisir l'objet sur toute sa périphérie en l'encerclant (Feinerman et al., 2018; Gelblum et al., 2015). Par construction, cette règle simple provoque une différence dans l'orientation des fourmis lors du déplacement vers l'objectif. Effectivement, certaines fourmis progressent vers l'avant dans la direction du nid alors que d'autres se déplacent vers le nid à reculons. Il a été observé que les fourmis qui se déplacent à reculons exercent une traction sur l'objet (comme lors du transport individuel) alors que les fourmis qui avancent vers le nid maintiennent l'objet au-dessus du sol pour éviter des frottements avec celui-ci (Feinerman et al., 2018). Effectivement, un des avantages du transport collectif est de dépasser les capacités individuelles, et de passer d'une situation de traction sur le sol à une situation de port, s'affranchissant ainsi des forces de friction. Une autre stratégie consiste à ce que tous les individus saisissant l'objet avancent dans le même sens. C'est typiquement le cas pour le transport de vers ou autre objet fin pouvant se glisser sous les pattes des fourmis. Elles enjambent alors l'objet et le maintiennent au-dessus du sol en le saisissant par le dessus (Czaczkes & Ratnieks, 2013). Plus impressionnant encore, les fourmis peuvent parfois s'agripper entre elles pour former des chaînes de traction leur permettant de tirer des proies très volumineuses (Peeters & De Greef, 2015).

## **1.5. Problématiques et plan**

### **1.5.1. Problématiques**

Comme on l'a vu précédemment, chez les fourmis des comportements simples et pertinents peuvent être adoptés pour répondre à des problèmes complexes. L'efficacité des comportements défensifs, alimentaires, ou encore de construction, est bel et bien l'œuvre d'un collectif en constante interaction.

Des règles d'interactions simples entre individus peuvent suffire à produire ces comportements. On peut effectivement s'attendre à ce que des règles simples soient privilégiées par des organismes prenant des décisions sous contraintes temporelles ou cognitives.

On a vu d'autre part que le transport jouait un rôle important dans une grande variété de tâches dans les colonies de fourmis. Chaque décision d'amener un objet d'un point A à un point B doit être motivée par le bénéfice apporté par ce transport. Une des particularités des insectes sociaux est que, si le coût du transport peut avoir un impact négatif sur l'individu, il se doit d'être bénéfique à l'échelle collective.

On pourrait s'attendre à ce que les fourmis aient développé au cours de l'évolution un ensemble de stratégies permettant de réguler leurs efforts et leur dépense énergétique. Les tâches de transport, du fait de leur importance et de leur caractère ubiquiste, devraient ainsi être, elles aussi, sujettes à la régulation comportementale et énergétique. Étonnamment, alors que le comportement de transport et l'estimation de ses coûts énergétiques chez les fourmis ont été bien étudiés (Bernadou et al., 2016; Czaczkes & Ratnieks, 2011; Schilman & Roces, 2005), l'étude de l'impact du coût énergétique dans la prise de décision lors d'une tâche de transport a par contre fait l'objet d'assez peu de travaux. Les fourmis optent-elles pour des décisions de transport minimisant les coûts énergétiques ? C'est-à-dire, prennent-elles de bonnes décisions de transport ? et si oui, sur quoi se basent-elles ?

Afin de répondre à ces questions, il est important de comprendre qu'une prise de décision de transport couvre en réalité plusieurs comportements. Il peut s'agir autant du choix de prendre un objet (quoi et où ?), que de le lâcher (où et quand ?). On distinguera donc les comportements d'initiative du transport d'une part, et les comportements de persistance dans la tâche de transport d'autre part. Ces deux composantes du comportement de transport ont chacune des enjeux différents.

On supposera dans le travail exposé ici que les heuristiques utilisées par les fourmis concernant l'initiative et la persistance du transport peuvent être différentes, ce qui nécessite qu'elles soient dissociées. On supposera que la fourmi obtient des informations sur le coût et la difficulté d'une tâche de transport d'un objet durant sa prise mandibulaire, ce qui pourrait signifier que la persistance sur la tâche de transport est fonction de la difficulté de celle-ci. L'évaluation du coût du transport se ferait donc en parallèle de son exécution. Or, si un individu réalise deux tâches simultanément, son efficacité dans la réalisation de ces deux tâches sera moins bonne que si elle les avait réalisées séparément. La distribution des ressources attentionnelles lors de la réalisation d'un transport pourrait donc impliquer l'utilisation d'heuristiques frugales cognitivement et temporellement. On pourrait donc s'attendre à ce que la persistance sur la tâche de transport dépende de métriques frugales basées sur sa difficulté. À l'inverse, comme la fourmi peut ne pas avoir d'informations sur le coût énergétique d'une tâche avant de s'y atteler, on pourrait s'attendre à ce que les comportements d'initiative du transport soient plus naïfs que ceux qui sous-tendent sa persistance.

Plus formellement : quelle est la place de la régulation énergétique dans l'initiative et la persistance des décisions de transport chez les fourmis ?

Cette thèse cherche à distinguer les comportements d'initiative du transport, que la fourmi effectue en amont du transport lui-même, et les comportements d'adaptation au transport qui se déroulent durant celui-ci. Les comportements d'initiative du transport seront étudiés *via* l'observation des prises mandibulaires effectuées par les fourmis sur les objets à transporter (fréquences, orientations, positions, etc.) alors que l'adaptation à la tâche de transport sera étudiée *via* la persistance du comportement de prise mandibulaire lors du transport.

Nous nous intéresserons à la pertinence des décisions qui sous-tendent les transports individuels et collectifs. Nous caractériserons la pertinence des décisions de transport en estimant les forces nécessaires pour initier un mouvement depuis une prise mandibulaire. Dans le cas de transport individuel les forces à appliquer varieront en fonction de l'orientation de la prise mandibulaire, alors que dans le cas collectif elles varieront en fonction de la disposition des fourmis autour de la charge.

Des modèles mécaniques simples seront développés pour estimer les forces appliquées par chaque fourmi. La mesure de ces forces, ou plutôt leur estimation *via* un modèle, nous permettra de quantifier le coût investi par chaque individu mobilisé sur la tâche de transport, sans utiliser d'outillage lourd et coûteux comme la respirométrie.

On notera que la place des modèles dans l'analyse des forces en jeu lors des transports chez les fourmis, notamment collectifs, n'est pas nouvelle. Rémi Chauvin, il y a plus de 50 ans, disait déjà à propos de l'analyse du transport collectif :

*« Il me semble toutefois que l'analyse de Sudd s'oriente dans une voie sans espoir : le processus de la combinaison d'efforts partiellement aléatoires et de leur résultat n'est pas élucidable par la seule analyse éthologique. Il relève plutôt des techniques de simulation et doit employer les ordinateurs. C'est d'ailleurs dans cette direction que j'ai orienté mon collaborateur Meyer »* (Chauvin, 1968)

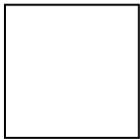
### 1.5.2. Plan

Cette thèse se compose de deux études constituant deux chapitres successifs.

La première étude s'intéresse à la désobstruction de galeries souterraines chez *Messor barbarus*. Ce contexte permet d'étudier le comportement des fourmis face à un choix binaire dans une tâche de transport (vers le haut ou vers le bas) dans un environnement simple à une dimension (une galerie) mais qui conserve toutefois une pertinence écologique. Nous nous demanderons si les fourmis choisissent entre deux options la solution la moins coûteuse énergétiquement.

La seconde étude traite de la disposition collective des individus autour d'un objet lors du transport collectif chez la fourmi *Aphaenogaster senilis*. Nous nous demanderons si les fourmis optent pour des dispositions réduisant l'effort à appliquer pour soulever une charge lourde et si elles régulent leurs comportements en ce sens. Nous étudierons notamment le cas où l'objet proposé pour le transport est immobile, induisant une absence de retour d'information motrice sur le comportement de prise.

Les deux études traitent de l'analyse des prises mandibulaires observées sur les charges à transporter, et plus spécifiquement de leur positionnement et de leur persistance.



## 2. Désobstruction de galeries

*« Il faut imaginer barbarus heureuse. »*

- Albert Camus (à peu près)

### 2.1. Introduction

Comme on l'a vu, le paradigme de l'optimalité a été utilisé pendant plus de quarante ans en écologie comportementale. Il s'est avéré pertinent pour étudier les processus de prises de décisions et de résolutions de problèmes sous contraintes, impliquant un équilibre entre des coûts et des bénéfices. Cependant, ce paradigme d'optimalité a parfois été appliqué sur des tâches trop complexes, induisant alors sur des attentes irréalistes concernant les réelles capacités cognitives des animaux étudiés. Les études concernant les insectes sont moins sujettes à ce problème, car leurs limitations cognitives font d'avantage partie des présupposés méthodologiques. Il est donc possible de s'intéresser aux mécanismes de prises de décision dans des tâches simples, impliquant des quantités d'informations (supposées) gérables par l'insecte. Les hypothèses émises seront donc prioritairement parcimonieuses, à la recherche de comportements simples et frugaux cognitivement parlant. Comme vu précédemment, le simple permet parfois d'optimiser le complexe, et c'est spécialement le cas chez les insectes sociaux et les fourmis (Mhatre & Robert, 2018).

L'optimalité des comportements a été largement testée chez les insectes sociaux, à la recherche de comportements simples à l'échelle individuelle, mais judicieux à l'échelle collective. Reproduction, allocation des tâches (Gordon, 2016), défense de la colonie (Passera et al., 1996), construction (Franks & Deneubourg, 1997; Khuong et al., 2016), choix du nid (Visscher, 2007), ou encore choix alimentaires et fourragement (Csata & Dussutour, 2019; Detrain & Deneubourg, 2008; Fourcassié et al., 2010; Traniello, 1989) sont effectivement autant de problèmes qui peuvent être résolus par les fourmis à l'aide de mécanismes locaux et frugaux qui sont à la base de comportements émergents. Une des composantes fondamentales de ces comportements est le transport d'objets divers d'un point A à un point B. Les objets transportables sont divers, et couvrent divers contextes. Lors du fourragement, par exemple il peut s'agir de proies, de graines ou de fragments de feuilles (Hölldobler & Wilson, 1990). Il peut aussi s'agir de congénères, comme lors du transport de couvain ou d'ouvrières entre les différentes calies de colonies polycaliques, ce qu'on appelle le « transport social ». Ou encore, lors des tâches d'aménagement de l'environnement entourant le nid, cela peut être des items dits "neutres" (cailloux,

sable, bâtons) qui peuvent être déplacés, autant pour la construction du nid (Franks et al., 1992) que pour le déblaiement d'une piste (Middleton et al., 2019).

Dans cet article, nous nous concentrerons sur un type particulier de transport qui se produit chez les fourmis ayant des nids souterrains. Chez ces fourmis, il arrive qu'une galerie étroite reliant leur nid au monde extérieur soit partiellement obstruée par un objet, par exemple une petite pierre ou un fragment de végétation, qui est tombé de la surface du sol ou qui a été apporté par les fourmis elles-mêmes. Dans ce cas, afin de déboucher la galerie, les fourmis doivent déplacer l'objet jusqu'à une des sorties de la galerie. Le coût énergétique nécessaire au transport de l'objet dépend de l'inclinaison de la galerie et de la distance à parcourir pour atteindre l'une ou l'autre de ses extrémités. Le bénéfice du transport réside en revanche dans le rétablissement du flux de fourmis dans la galerie. Dans cette situation, comment les fourmis parviennent-elles à extraire l'objet de la galerie ? Se comportent-elles de manière optimale et extraient-elles l'objet dans la direction associée au coût énergétique le plus faible ? Et sur quelle base décident-elles de déplacer l'objet dans l'une ou l'autre des directions ? Dans l'étude présentée ici, nous avons reproduit cette situation en laboratoire et étudié les mécanismes par lesquels les fourmis, tant au niveau individuel que collectif, parviennent à extraire un objet d'une galerie étroite ayant différentes inclinaisons. Nous avons utilisé la mesure du travail mécanique réalisé lors du déplacement de l'objet comme une approximation de la mesure de l'énergie métabolique dépensée. Comme le déplacement de l'objet ne peut se faire que dans deux directions, le coût relatif des deux solutions peut être facilement calculé. Nous avons fait l'hypothèse que si les fourmis se comportaient de manière optimale lors du déplacement de l'objet, elles devraient choisir, tant au niveau individuel qu'au niveau de la colonie, la direction nécessitant la plus faible quantité d'énergie métabolique.

Nous avons structuré notre étude en trois parties distinctes. Tout d'abord, nous avons analysé l'orientation des extractions de l'obstacle de la galerie afin de vérifier si les fourmis atteignent des solutions énergétiquement optimales au niveau de la colonie. Pour ce faire, nous avons effectué une série d'expériences afin de calculer la position de l'obstacle dans la galerie pour laquelle la probabilité d'extraction gauche/droite était la même et nous l'avons comparée à la position pour laquelle une quantité égale de travail mécanique était nécessaire pour extraire l'obstacle jusqu'à une des deux extrémités de la galerie. L'extraction de l'obstacle étant le résultat d'une séquence d'actions individuelles de traction, nous avons donc ensuite analysé le comportement des fourmis au niveau individuel et examiné si la décision de chaque fourmi de saisir et de tirer l'objet était également optimale sur le plan énergétique. Enfin, nous présenterons un modèle simple implémenté par simulation qui vise à reproduire le comportement de désobstruction observé au niveau de la colonie à partir de la séquence d'actions de traction observée au niveau individuel.

## 2.2. Matériel et méthode

### 2.2.1. Espèce étudiée

L'étude a été menée sur *Messor barbarus* (Linnaeus, 1767), une espèce de fourmi récoltant des graines et qui est assez abondante dans les régions méditerranéennes (Blanco-Moreno et al., 2014; Cerdan, 1989; Plowes et al., 2013). Cette espèce construit de grands nids souterrains et ses colonies peuvent être composées de plusieurs milliers d'individus (Cerdan, 1989). La caste des ouvrières de *M. barbarus* présente un polymorphisme de taille continu, avec des individus dont la longueur varie de 2 à 15 mm et le poids de 1 à 40 mg (Bernadou et al., 2016; Heredia & Detrain, 2000). Ce polymorphisme de taille peut être grossièrement discrétisé en trois classes de taille : *minor*, *media* et *major*. Les *majors* se distinguent particulièrement bien par leur tête rougeâtre beaucoup plus grosse que celle des *medias* et *minors*.

Au total, sept colonies expérimentales composées de 300 ouvrières (150 individus *minors*, 100 individus *medias* et 50 individus *majors*) prélevées dans cinq colonies collectées à Saint-Hippolyte (France) entre 2018 et 2020 ont été utilisées dans les expériences. La masse corporelle moyenne d'un échantillon d'ouvrières prélevées dans les colonies expérimentales était de 21,40, 9,66 et 3,60 mg, respectivement pour les ouvrières *major*, *media* et *minor*.

### 2.2.2. Description du dispositif expérimental

Chaque colonie expérimentale a été installée dans deux boîtes en plastique transparent de taille identique (H x L x L : 54 x 119 x 173 mm) recouvertes d'un couvercle et reliées entre elles par un tube rigide (pipette Falcon® de 5 ml, diamètre interne : 6 mm, longueur : 300 mm) (Figure 12). Une boîte contenait le nid et l'autre servait de zone de fourragement. Deux tubes en plastique ont été placés dans chaque boîte. Les deux tubes de la boîte contenant le nid étaient utilisés comme sites de nidification par les fourmis. Ils étaient recouverts de papier opaque et comportaient à leur extrémité un réservoir d'eau retenu par un bouchon de coton pour fournir de l'eau aux fourmis. Les deux tubes de la boîte de fourragement étaient entièrement remplis d'eau. En outre, les fourmis avaient à leur disposition un mélange de graines et de petites coupelles remplies d'un régime mixte d'aliments enrichis en vitamines (Bhatkar & Whitcomb, 1970). Pour éviter la condensation de l'eau dans le tube reliant les deux boîtes, ce dernier a été percé à 18 mm d'intervalle de trous de 2 mm de diamètre qui ont été recouverts d'un fin grillage métallique pour empêcher les fourmis de s'échapper. Chaque boîte a été placée sur une plateforme réglable afin que l'inclinaison du tube entre les deux boîtes puisse être réglée à l'angle désiré. Dans toutes les expériences, la boîte contenant le nid était placée à gauche de l'expérimentateur et la boîte de fourragement à droite. En outre, dans les expériences où le tube n'était pas horizontal, la boîte contenant le nid était toujours placée plus bas que l'aire de fourragement. En dehors des sessions expérimentales, les colonies étaient maintenues à une température moyenne de 22°C et à une humidité relative de 40% selon un cycle 12:12 L:D.

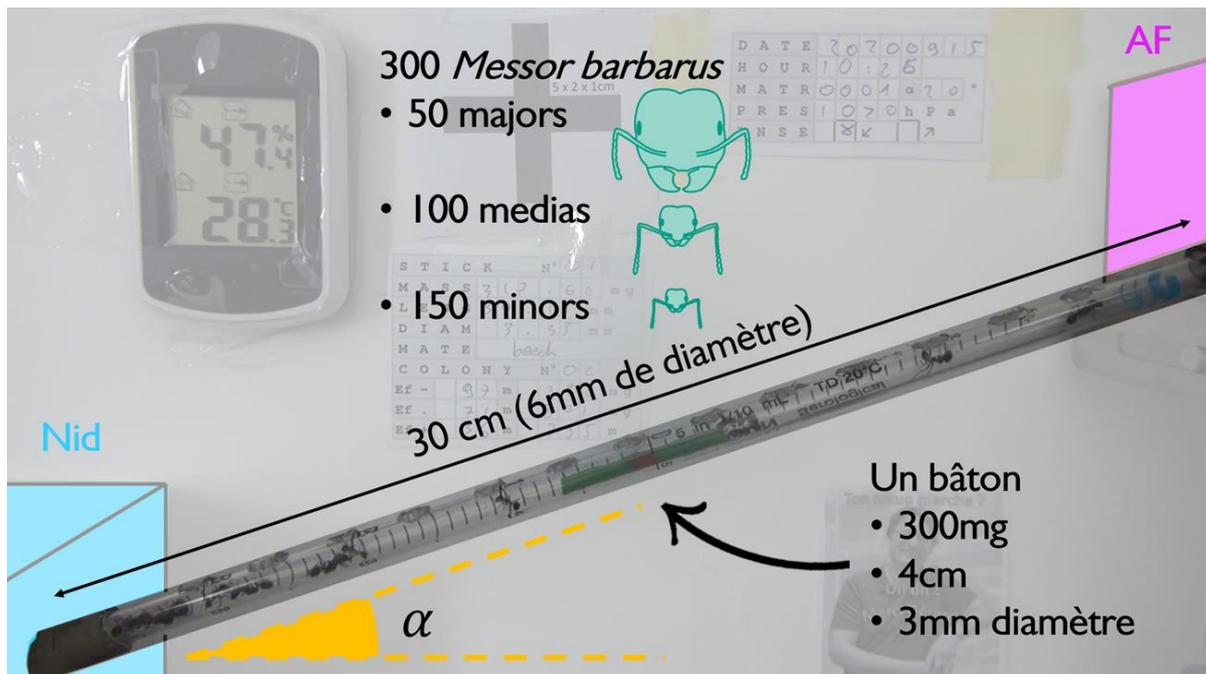


Figure 12 Dispositif de désobstruction de galeries artificielles

### 2.2.3. Protocole expérimental

Les expériences consistaient à insérer un obstacle à l'intérieur du tube reliant la boîte contenant le nid et la boîte de fourrage et à attendre que les fourmis le retirent du tube par l'une de ses extrémités (Figure 12). L'obstacle était un petit morceau de bois (diamètre : 3mm, longueur : 40mm, masse : 300mg) qui était inséré dans le tube par l'une de ses extrémités (soit celle de la boîte contenant le nid, soit celle de la boîte de fourrage, choisie au hasard). La position initiale de l'obstacle et l'angle d'inclinaison du tube ont été modifiés d'une expérience à l'autre. Chaque répétition de l'expérience se terminait lorsque l'obstacle était extrait du tube par l'une de ses extrémités ou après une heure au maximum. Le tube reliant les deux boîtes était remplacé à la fin de chaque session quotidienne d'expériences afin d'éviter une trop grande usure de sa surface intérieure due à la friction de l'obstacle et au déplacement des fourmis.

Nous avons d'abord cherché à déterminer le point d'équiprobabilité de l'extraction gauche-droite de l'obstacle. Pour le trouver, l'obstacle a été inséré à cinq positions possibles à l'intérieur du tube, c'est-à-dire à 5, 10, 15, 20 ou 25 cm de l'extrémité gauche (nid) du tube. L'inclinaison du tube a elle aussi été variée suivant quatre angles différents, c'est-à-dire 0, 10, 20 ou 30°. Pour déterminer le point d'équiprobabilité de l'extraction à gauche (vers le bas) ou à droite (vers le haut) pour chaque angle d'inclinaison du tube, nous avons ajusté une régression logistique avec une fonction de lien *logit*. La variable réponse était la destination finale de l'obstacle dans les expériences (fixée à 1 lorsque la destination finale était l'extrémité droite du tube, c'est-à-dire l'aire de fourrage, et à 0 lorsqu'il s'agissait de l'extrémité gauche, c'est-à-dire le nid) et les variables indépendantes l'angle d'inclinaison du

tube, la position initiale de l'obstacle et l'interaction entre ces deux variables. Nous avons ensuite utilisé l'équation de ce modèle pour calculer, pour chaque angle d'inclinaison, la position de l'obstacle pour laquelle les fourmis ont la même probabilité d'extraire l'obstacle à droite ou à gauche du tube. Nous avons considéré cette position comme le point d'équiprobabilité de l'extraction gauche/droite.

Pour minimiser l'erreur dans la localisation du point d'équiprobabilité, nous avons adopté un plan expérimental à la fois rapide et exhaustif en travaillant avec quatre colonies expérimentales en parallèle. Pour chaque colonie, un total d'au moins 200 répétitions de l'expérience ont été effectuées, couvrant différents angles d'inclinaisons et positions initiales de l'obstacle. L'angle d'inclinaison du tube a été choisi de manière pseudo-aléatoire, de sorte qu'à tout moment, chaque colonie était testée avec un angle différent. Au total, 851 expériences ont été réalisées sur les quatre colonies. Parmi ces 851 répétitions, l'obstacle a été extrait du tube en moins d'une heure dans 792 répétitions (93%).

Pour étudier le comportement individuel des fourmis vis-à-vis de l'obstacle en fonction de sa position dans le tube et de l'angle d'inclinaison de ce dernier, nous avons utilisé un plan expérimental différent dans lequel une seule colonie était testée à la fois. Tout d'abord, nous avons réalisé 144 répétitions de l'expérience dans laquelle la position initiale de l'obstacle était toujours fixée au milieu du tube dont l'inclinaison était changée aléatoirement toutes les 10 répétitions de l'expérience parmi les angles 0°, 10°, 20° et 30°. Deuxièmement, pour créer le plus de variabilité possible dans la position initiale de l'obstacle, nous avons changé systématiquement la position initiale de l'obstacle entre chaque répétition, en fonction du résultat des répétitions précédentes. Le résultat de chaque répétition était noté 1 si la destination finale de l'obstacle était l'aire de fourragement et 0 si c'était le nid. Ensuite, pour chaque angle d'inclinaison, nous avons ajusté les résultats avec une régression logistique, nous permettant d'obtenir la position théorique de l'obstacle dans le tube pour laquelle l'obstacle a autant de chance d'être extrait à gauche qu'à droite. Cette position a été utilisée dans la répétition suivante comme nouvelle position initiale de l'obstacle. Toutes les répétitions de l'expérience réalisées avec ce plan expérimental ont été filmées à 50 images par seconde à l'aide d'une caméra JVC GZ-MG505 (résolution : 2560 x 1920 pixels) sur trois colonies expérimentales. Chaque colonie expérimentale a été testée au moins six fois avant de changer l'angle d'inclinaison du tube. Au total, 120 répétitions ont été effectuées sur les trois colonies expérimentales avec cette méthode.

Pour acquérir des données sur le comportement des fourmis face à l'obstacle, nous avons utilisé le logiciel Boris (Friard & Gamba, 2016)(<https://www.boris.unito.it/>). Pour chaque événement de saisie, nous avons noté la classe de taille de l'ouvrière (*major* ou *media* - la détection de la saisie par *minor* sur les vidéos était trop incertaine et a donc été omise), sa position par rapport à l'obstacle (sur son côté gauche ou droit), ainsi que le moment auquel elle a commencé à saisir l'obstacle avec ses mandibules et la durée de la prise mandibulaire.

## 2.2.4. Mesures des forces en présence

### 2.2.4.1. Diagramme du corps libre

Pour déterminer la position pour laquelle un travail mécanique égal est nécessaire pour extraire l'obstacle des deux côtés du tube, il faut calculer les forces qui s'exercent sur l'obstacle. Ces forces dépendent du fait que l'obstacle est en mouvement ou non.

Lorsque l'obstacle *n'est pas en mouvement*, il est soumis à trois forces physiques (Figure 13A) :

- son poids  $F_g = m \cdot g$
- la force de réaction du tube  $F_N = m \cdot g \cdot \cos(\alpha)$
- une force de friction statique  $F_s$  qui empêche l'obstacle de glisser le long du tube lorsque celui-ci n'est pas horizontal

avec  $m$  la masse de l'objet,  $g$  le vecteur de gravité et  $\alpha$  l'angle d'inclinaison du tube.

Lorsqu'une fourmi applique une force  $F_A$  sur l'obstacle, la force de friction statique augmente dans une direction opposée au mouvement jusqu'à atteindre une valeur maximale  $F_{s\ max}$  juste avant que l'objet ne commence à bouger (Figure 13 B). Cette force peut être calculée comme le produit du coefficient de friction  $\mu_s$  du tube par sa force de réaction  $F_N$ . Ensuite, lorsque l'obstacle commence à se déplacer (Figure 13C), on entre dans un régime de friction dynamique dans lequel le coefficient de friction  $\mu_s$  devient légèrement moins important, diminuant ainsi l'intensité de la force de friction  $F_s$ . Par souci de simplicité dans notre étude, nous avons estimé la force de friction comme étant la force de friction statique maximale (donc sous l'hypothèse que l'objet a une vitesse constante).

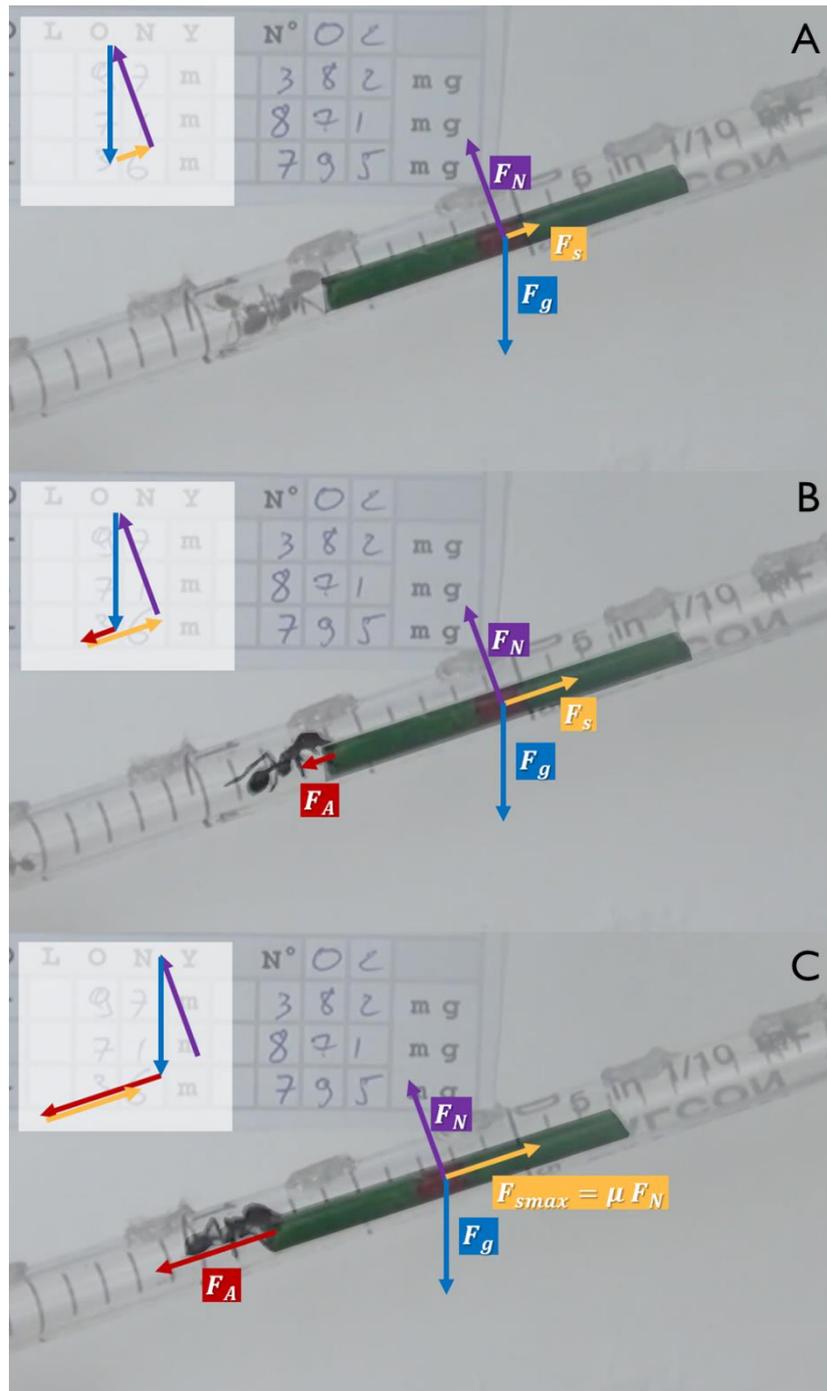


Figure 13 Diagramme des corps libre et somme des forces dans les trois situations observées. A) L'objet est immobile et est retenu par les frictions avec le tube, s'opposant à sa chute. B) l'objet est tiré par une fourmi sur la gauche, ne provoquant pas de mouvement. Les forces de friction augmentent et compensent celles de la fourmi, s'opposant au mouvement. C) La fourmi parvient à faire bouger le bâton avec une certaine accélération (la somme des forces n'est plus nulle). Les forces de frictions saturent à une valeur  $F_{smax}$ . La phase de prise d'accélération est négligée, on déterminera  $F_A$  tel que la somme des forces soit nulle (et  $F_s = F_{smax}$ ).

#### 2.2.4.2. Estimation du coefficient de friction

Pour estimer le coefficient de friction  $\mu_s$ , nous avons utilisé la méthode suivante. Nous avons pris chaque tube utilisé dans les expériences et nous l'avons collé à une surface verticale avec de la pâte adhésive à l'une de ses extrémités tandis que l'autre extrémité était tenue par l'expérimentateur pour maintenir le

tube en position horizontale. L'obstacle a ensuite été inséré dans le tube près de l'extrémité attachée et l'extrémité libre du tube a été relâchée de manière à ce qu'il tombe lentement. Une caméra a été placée devant le tube pour filmer la chute du tube et déterminer avec précision l'angle d'inclinaison auquel l'obstacle a commencé à glisser le long du tube. Cet angle,  $\theta_i^{thresh}$  correspond à l'angle d'inclinaison pour lequel la force de friction appliquée sur l'obstacle n'est pas suffisante pour l'empêcher de glisser. Cette opération a été répétée 10 fois pour chaque tube et nous avons estimé le coefficient de friction  $\mu_s$  par la valeur moyenne de la tangente des angles d'inclinaison  $\theta_i^{thresh}$ . Nous avons ensuite calculé la force de friction maximale exercée sur l'obstacle comme suit :  $F_{smax} = \mu_s \times F_N$ .

Nos données montrent que la valeur du coefficient de friction diminue avec l'augmentation du temps d'exposition du tube aux fourmis (Figure 14), allant de 1,5 pour un tube neuf à 1 pour un tube utilisé pendant un total de 9 heures. Le coefficient de friction dans chaque répétition de l'expérience a ensuite été estimé à partir de l'équation d'une régression linéaire de la valeur du coefficient de friction en fonction de la durée d'exposition du tube aux fourmis.

A partir de l'estimation du coefficient de friction  $\mu_s$  on peut alors calculer la force minimale  $F_{Amin}$  qu'une fourmi doit appliquer sur l'obstacle pour le mettre en mouvement pour tous les angles d'inclinaison du tube (0, 10, 20, 30°) et les deux directions de traction (vers le haut ou vers le bas). Lorsque le tube n'est pas horizontal,  $F_{Amin}$  est égale à la somme de la force de friction maximale  $F_{smax}$  plus (si l'obstacle est tiré vers le haut) ou moins (si l'obstacle est tiré vers le bas) la projection de la force gravitationnelle sur l'axe du tube  $F_{g||} = m \cdot g \cdot \sin(\alpha)$ :

$$F_{Amin} = F_{smax} + \varepsilon F_{g||} = m \cdot g \cdot (\mu_s \cdot \cos(\alpha) + \varepsilon \sin(\alpha)) \quad (1)$$

Avec  $\varepsilon = 1$  si l'obstacle est tiré vers le haut et  $\varepsilon = -1$  si l'obstacle est tiré vers le bas.

Lorsque le tube est horizontal, on obtient  $\alpha = 0$  et donc  $\sin \alpha = 0$ . Par conséquent, la force qui doit être appliquée sur l'obstacle pour le mettre en mouvement est simplement égale à la force de friction.

$$F_{Amin} = F_{smax} = m \cdot g \cdot \mu_s \cdot \cos(\alpha) \quad (2)$$

Le travail mécanique réalisé par les fourmis pour extraire l'obstacle du tube correspond au produit de la force qu'elles doivent appliquer sur l'obstacle par la distance qu'elles doivent parcourir pour atteindre l'extrémité du tube vers laquelle elles se dirigent. Le point d'égalité du travail mécanique pour une extraction vers le haut ou vers le bas est donc donné par l'équation suivante

$$F_{A\swarrow} \cdot \gamma d = F_{A\nwarrow} (1 - \gamma) d \quad (3)$$

où  $F_{A\downarrow}$  est la force que les fourmis doivent appliquer pour déplacer l'obstacle vers le bas (nid) du tube, et  $F_{A\uparrow}$  pour le déplacer vers le haut (aire de fourragement), et  $\gamma d$  est la position de l'obstacle dans le tube ( $\gamma$  étant compris entre 0 et 1 comme une proportion de la longueur du tube  $d = 30\text{cm}$ )

L'équation (3) donne

$$\gamma = \frac{F_{A\uparrow}}{F_{A\downarrow} + F_{A\uparrow}} = \frac{1}{2} \left( 1 + \frac{\tan(\alpha)}{\mu_s} \right) \quad (4)$$

La position du point d'égalité du travail mécanique peut alors être exprimée comme la distance  $\tilde{x}_{mecha}$  du nid :

$$\tilde{x}_{mecha} = \frac{d}{2} \left( 1 + \frac{\tan(\alpha)}{\mu_s} \right) \quad (5)$$

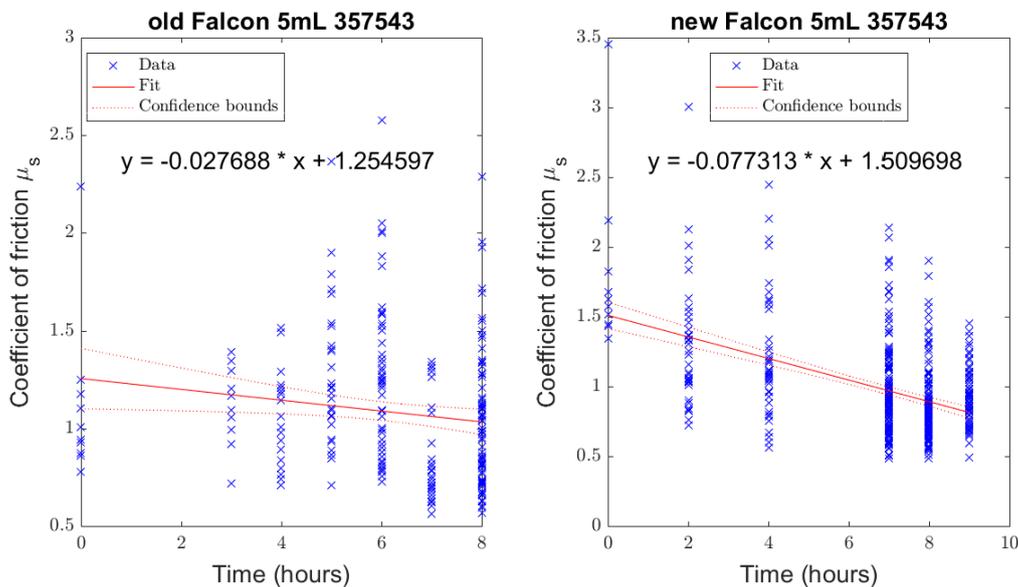


Figure 14 Détermination du coefficient de friction du tube  $\mu_s$  en fonction du nombre d'heures d'exposition du tube aux fourmis dans l'expérience. La ligne rouge montre les prédictions d'une régression linéaire. Les régressions ont été effectuées respectivement pour des tubes Falcon anciens (A) et neufs (B) de référence 357543.

### 2.2.5. Analyse des données

Nous avons effectué toutes les analyses de données avec R 4.2.1 (2022-06-23 ucrt) (Therneau, 2023)(RCore team, 2022) sous RStudio (v. 2022.07.0). Le package *MuMIn* (Bartoń, 2023) a été utilisé pour choisir le modèle le plus pertinent parmi plusieurs modèles de régression. Dans la présentation des résultats, les coefficients des modèles de régression sont suivis de la valeur de la borne inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95 % indiqué entre crochets. Nous avons utilisé un modèle de hasard proportionnel de Cox pour analyser le taux de lâcher de l'obstacle par les fourmis. L'analyse de survie a été réalisée avec les fonctions du package *survival*

(Therneau, 2023) et les courbes de survie ont été tracées avec les fonctions du package *survminer* (Kassambara et al., 2021).

## 2.3. Résultats expérimentaux

### 2.3.1. Comportement collectif

L'angle d'inclinaison du tube ainsi que la position initiale de l'obstacle dans celui-ci ont une influence sur la probabilité d'observer une extraction vers le haut dans les expériences (Figure 15A, Table 1). Lorsque l'obstacle se trouve au milieu du tube et que celui-ci est horizontal, les fourmis ont les mêmes chances de l'extraire dans les deux directions ( $\hat{p} = 0.49, N = 41, P = 0.438$ ). L'extraction vers le bas est de plus en plus probable lorsque l'angle d'inclinaison du tube augmente, même lorsque l'obstacle est initialement placé près de l'extrémité supérieure du tube.

La ligne d'équiprobabilité de l'extraction vers le haut ou vers le bas est représentée par une ligne violette continue sur la Figure 15A. La ligne pour laquelle un travail mécanique égal est nécessaire pour extraire l'obstacle vers l'une ou l'autre extrémité du tube est représentée en jaune (Figure 15A). L'absence de superposition entre les deux courbes montre que, sauf lorsque le tube est horizontal, la direction d'extraction est le plus souvent sous-optimale d'un point de vue mécanique, c'est-à-dire qu'elle ne correspond pas au travail mécanique minimum requis pour extraire l'obstacle. Ce biais sous-optimal est illustré dans la Figure 15B dans laquelle la probabilité d'extraction vers le haut est représentée en fonction de la qualité mécanique de cette solution. Sur l'axe des abscisses, une valeur de 0.5 signifie que les travaux mécaniques sont égaux dans les deux directions. Or, dans cette situation, et en suivant la ligne jaune pointillée, on remarque que les fourmis choisissent encore majoritairement une extraction vers le nid (seulement 20% d'extractions vers le haut). Au niveau de la colonie, les fourmis ont donc un comportement d'extraction mécaniquement sous-optimal puisqu'elles ont tendance à extraire l'obstacle vers le bas, même si cela demande plus de travail mécanique que l'extraction vers le haut.

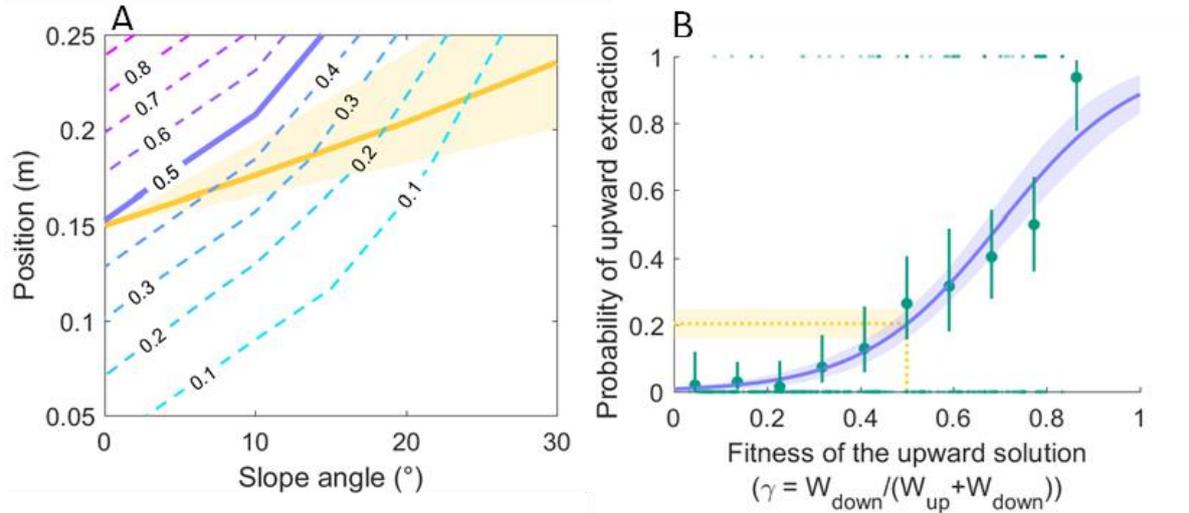


Figure 15 **Extraction de l'obstacle au niveau de la colonie.** (A) Probabilité d'extraction de l'obstacle vers le haut en fonction de l'angle d'inclinaison du tube et de la distance initiale de l'obstacle par rapport à l'extrémité inférieure du tube (0 m = extrémité inférieure, 0,3 m = extrémité supérieure). Les lignes bleues en pointillés sont les lignes d'isoprobabilité d'extraction vers le haut. La ligne violette pleine est la ligne d'équiprobabilité d'extraction vers le bas/vers le haut. La ligne jaune correspond à la ligne d'isotravail, c'est-à-dire aux valeurs d'inclinaison du tube et de distance à l'extrémité inférieure du tube pour lesquelles le travail mécanique nécessaire à l'extraction de l'obstacle vers le haut ou vers le bas est le même. La zone jaune autour de la ligne est l'intervalle de confiance à 95% (basé sur l'intervalle de confiance à 95% de l'estimation du coefficient de friction,  $\mu_s$ ). (B) Probabilité d'extraction de l'obstacle vers le haut en fonction de la qualité mécanique de la solution d'extraction vers le haut. Les probabilités empiriques moyennes d'extraction vers le haut (ainsi que leur intervalle de confiance à 95 %, calculées pour 10 intervalles de 0,1, sont représentées par des points verts. La ligne violette représente les prédictions du modèle de régression logistique avec son intervalle de confiance à 95 % (zone violette). La ligne horizontale jaune en pointillés indique la valeur de la probabilité d'extraction vers le haut pour laquelle un travail mécanique égal est nécessaire pour extraire l'obstacle par l'une ou l'autre des extrémités du tube. La zone jaune autour de la ligne est l'intervalle de confiance à 95 % (basé sur l'intervalle de confiance à 95 % du coefficient de friction  $\mu_s$ ). N = 792 extractions.

Table 1 Résumé des résultats des modèles de régression logistique.

*Probabilité d'extraction vers le haut (niveau colonie)*

Variable	$\beta$	IC <sub>95%</sub>	z	P	N
					792
Angle	-0.08	[-0.16 -0.00]	-1.947	0.052	
Position	23.91	[18.45 29.86]	8.273	<0.001	
Angle x Position	-0.43	[-0.87 0.01]	-1.926	0.054	

*Probabilité qu'une traction effective soit orientée vers le haut (niveau individuel)*

Variable	$\beta$	IC <sub>95%</sub>	z	P	N
					579
Angle	-0.11	[-0.18 -0.03]	-2.644	0.008	
Position	16.69	[11.28 22.48]	8.858	<0.001	
Angle x Position	0.33	[-0.13 0.80]	1.379	0.167	

*Probabilité qu'une traction soit effective après avoir saisi l'objet (niveau individuel)*

Variable	$\beta$	IC <sub>95%</sub>	z	P	N
					3257
Distance	-18.68	[-26.54 -10.97]	4.706	<0.001	
Force	-943.70	[-1255.34 -622.17]	-5.842	<0.001	
Distance x Force	3629.97	[364.267 5912.783]	3.129	<0.001	
Classe de taille	0,427	[-0,612 -0,242]	-4,531	<0.001	

<sup>1</sup> Le coefficient indiqué correspond à la différence entre media et major.

## 2.3.2. Comportement individuel

### 2.3.2.1. Initiative de prise

Toutes les tractions ne conduisent pas nécessairement à un déplacement important de l'obstacle, car les fourmis relâchent parfois leur prise prématurément. On peut donc faire une distinction entre les *tractions avortées*, qui ont conduit à un très petit déplacement de l'obstacle ( $\leq 1$  cm), et les *tractions effectives* qui ont conduit à un déplacement plus important ( $> 1$  cm). Dans la suite de l'analyse, seules les tractions effectives seront prises en compte.

L'angle d'inclinaison du tube et la position de l'obstacle ont eu une influence sur la probabilité d'observer une traction effective vers le haut (Figure 16A :Table 1). Les comportements de traction vers le haut ont été correctement répartis d'un point de vue mécanique, c'est-à-dire que les fourmis ont tiré l'obstacle vers le haut lorsque l'extraction vers le haut nécessitait moins de travail mécanique que l'extraction vers le bas. En outre, lorsque les deux options nécessitaient la même quantité de travail, les fourmis réagissaient de manière aléatoire (Figure 16B: lignes pointillées et zone jaunes).

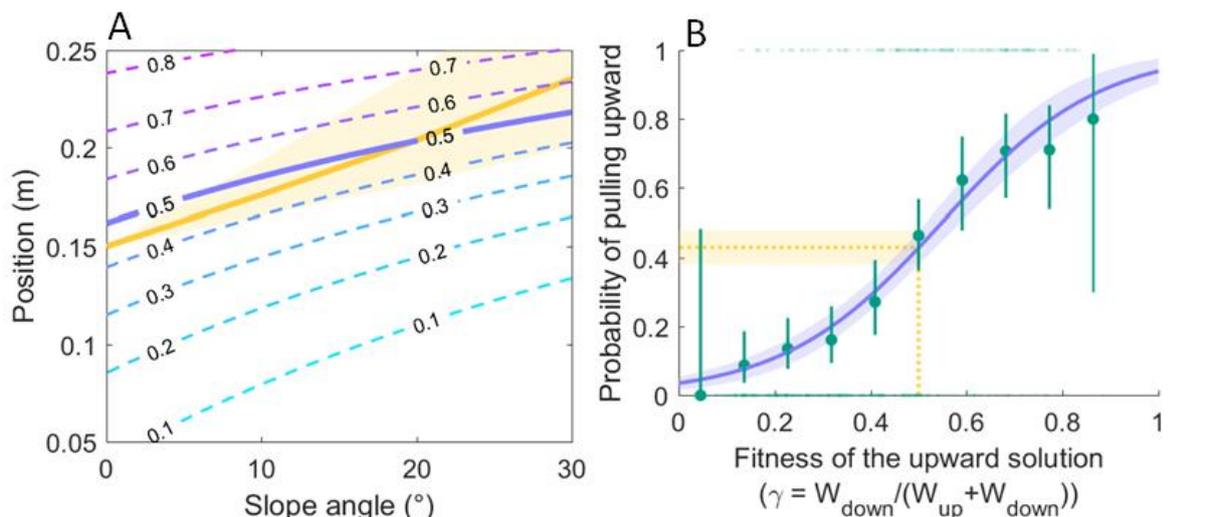


Figure 16 **Comportement individuel de traction.** (A) Probabilité d'observer une traction effective de l'obstacle vers le haut en fonction de l'angle d'inclinaison du tube et de la distance de l'obstacle par rapport à l'extrémité inférieure du tube (0 m = extrémité inférieure, 0,3 m = extrémité supérieure). Les lignes en pointillés sont les lignes d'isoprobabilité de la traction vers le haut. La ligne violette pleine est la ligne d'équiprobabilité de la traction vers le bas ou vers le haut. La ligne jaune correspond à la ligne d'isotravail, c'est-à-dire aux valeurs d'inclinaison du tube et de distance à son extrémité inférieure pour lesquelles le travail mécanique nécessaire à l'extraction de l'obstacle vers le haut ou vers le bas est le même. La zone jaune autour de la ligne est l'intervalle de confiance à 95% (basé sur l'intervalle de confiance à 95% du coefficient de friction  $\mu_s$ ) (B) Probabilité d'observer une traction effective vers le haut sur l'obstacle en fonction de la qualité mécanique de la solution ascendante. La ligne violette est la prédiction du modèle de régression logistique avec son intervalle de confiance à 95% (zone violette). Les probabilités empiriques moyennes d'extraction vers le haut (ainsi que leur intervalle de confiance à 95%), calculées pour 10 intervalles de 0,1, sont représentées par des points verts. La ligne horizontale jaune en pointillés indique la valeur de la probabilité des tractions effectives vers le haut pour lesquelles un travail mécanique égal est nécessaire pour extraire l'obstacle par l'une ou l'autre des extrémités du tube.  $N=579$  tractions.

### 2.3.2.2. Persistance

Quel type de proxy les fourmis pourraient-elles utiliser pour décider de continuer à tirer sur l'obstacle une fois qu'elles l'ont saisi, c'est-à-dire pour effectuer une traction effective ? On peut penser à deux types d'informations : la distance à l'extrémité du tube vers laquelle elles se dirigent et la force qu'elles doivent appliquer sur l'obstacle pour le mettre en mouvement. Nous avons utilisé une régression logistique pour tester dans quelle mesure ces deux critères, considérés indépendamment ou en combinaison, pouvaient influencer la probabilité de tirer l'obstacle. Le modèle comprend donc comme variables indépendantes la force appliquée sur l'obstacle, la distance à l'extrémité du tube et le terme d'interaction entre ces deux variables. Nous avons constaté que la probabilité de continuer à tirer dépendait d'une combinaison de la force qui doit être appliquée sur l'obstacle et de la distance jusqu'à l'extrémité du tube (Table 1,

interaction force x distance). Par conséquent, les fourmis doivent en quelque sorte intégrer les deux métriques pour prendre la décision de continuer à tirer sur l'obstacle une fois qu'elles l'ont saisi.

Des fourmis de tailles différentes utilisent-elles les mêmes critères de décision pour décider de continuer à tirer sur l'obstacle ? Nous avons testé cette hypothèse en ajoutant la classe de taille des ouvrières (media vs. major) comme variable catégorielle dans la régression logistique ci-dessus. Les résultats montrent qu'il y a bien un effet de la taille des ouvrières : toutes choses égales par ailleurs, les fourmis majors ont une probabilité plus élevée de continuer à tirer l'obstacle que les fourmis medias (Table 1).

Une fois que les fourmis ont décidé de tirer l'obstacle, elles peuvent décider de le relâcher à tout moment. On peut émettre l'hypothèse que la décision des fourmis de relâcher l'obstacle peut dépendre de la durée de la traction, de la distance parcourue en tirant, ou du travail mécanique réalisé en tirant. Nous avons donc testé trois modèles de survie différents pour expliquer le taux de lâcher de l'obstacle. Dans le premier modèle, nous avons analysé le taux de lâcher de l'obstacle en fonction du temps écoulé depuis le début de la traction, dans le deuxième en fonction de la distance parcourue en tirant et dans le troisième en fonction de la distance parcourue et de la force appliquée sur l'obstacle, ce qui équivaut au travail mécanique exercé. Afin d'étudier dans quelle mesure le taux de lâcher pouvait dépendre de la taille des ouvrières (major vs. media) et de la direction de la traction (vers le bas vs. vers le haut - les expériences avec des tubes horizontaux n'ont pas été prises en compte dans ces analyses), ces deux variables ont été introduites en tant que variables indépendantes dans les trois modèles de survie.

En ce qui concerne l'effet de la taille des ouvrières, nous avons constaté que, indépendamment des directions de traction, les fourmis medias tenaient l'obstacle en moyenne pendant des durées plus courtes (Figure 17A, Table 2), des distances plus courtes (Figure 17B, Table 2) et pour un travail mécanique moindre (Figure 17C, Table 2) que leurs congénères majors. En ce qui concerne l'effet de la direction de la traction, nous avons constaté que, indépendamment de la taille des ouvrières, lorsque les fourmis tirent vers le bas (et appliquent donc une force plus faible que lorsqu'elles tirent vers le haut), elles ont tendance à tirer pendant des durées plus courtes (Figure 17A, Table 2) et sur des distances plus longues (Figure 17A, Table 2) par rapport à la traction vers le haut. Cependant, les fourmis ont libéré l'obstacle après avoir appliqué en moyenne la même quantité de travail mécanique dans les deux différentes directions de traction (Figure 17C, Table 2).

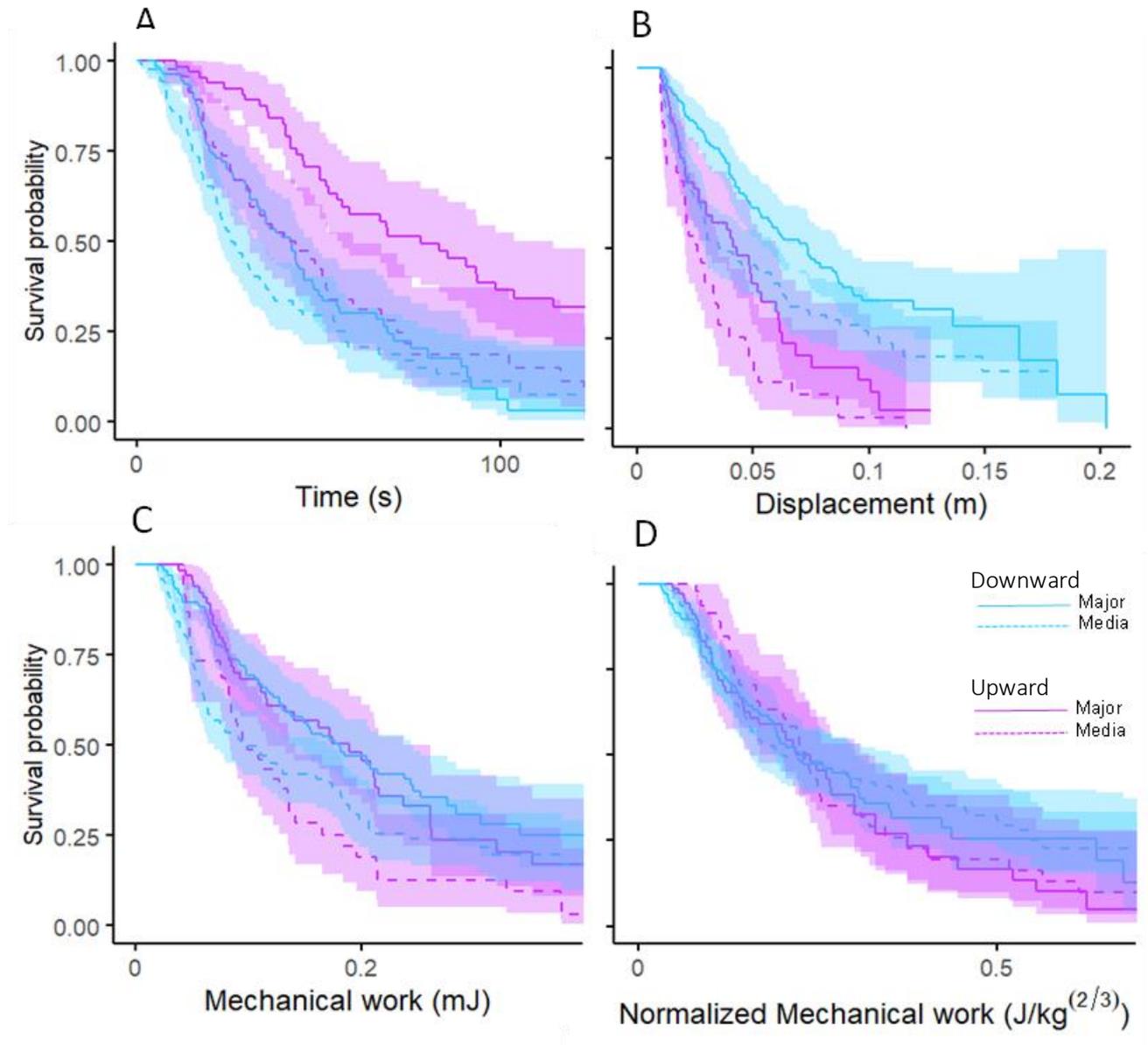


Figure 17 Courbes de survie de Kaplan-Meier du comportement de traction, réparties selon la catégorie de taille des ouvrières (media/major) et la direction de traction (vers le haut/vers le bas), en fonction (A) du temps écoulé depuis le début de la traction, (B) de la distance parcourue en tirant et (C) du travail mécanique réalisé. (D) le travail mécanique normalisé par la masse<sup>2/3</sup> des ouvrières. N = 579 tractions.

Table 2 Résultats des analyses de hasard proportionnel de Cox sur le taux de lâcher de l'objet. Le rapport de risque (HR) est le rapport entre le taux de lâcher de l'objet observé pour les ouvrières média et les ouvrières major pour la classe de taille, et entre la traction vers le bas et la traction vers le haut pour la direction de la traction. N= 579 tractions.

Variable	HR [CI <sub>95%</sub> ]	z	P
<i>Calculé en fonction du temps</i>			
Classe de taille	1.657 [1.288 2.131]	3.931	<0.001
Direction de traction	0,486 [0,370 0,638]	-5,190	<0.001
<i>Calculé en fonction de la distance parcourue</i>			
Classe de taille	1.513 [1.175 1.949]	3.213	<0.001
Sens de traction	1.916 [1.443 2.544]	4.498	<0.001
<i>Calculé en fonction du travail mécanique</i>			
Classe de taille	1.627 [1.266 2.090]	3.798	<0.001
Direction de traction	0.875 [0,670 1,142]	-0,985	0.324
<i>Calculé en fonction du travail mécanique normalisé par la masse corporelle<sup>2/3</sup></i>			
Classe de taille	0.885 [0.692 1.132]	-0.913	0.331
Direction de traction	0.856 [0.673 1.089]	-1.263	0.207

### 2.3.3. Modèle

Notre étude montre qu'au niveau individuel, en moyenne, les fourmis se comportent de manière optimale d'un point de vue mécanique, c'est-à-dire que la plupart des fourmis tirent l'obstacle dans la direction qui nécessite le moins de travail mécanique pour l'extraire du tube (Figure 16A). En revanche, le comportement d'extraction au niveau de la colonie est mécaniquement sous-optimal avec un biais vers le bas (Figure 15B). La question se pose donc : comment un comportement de traction mécaniquement pertinent au niveau individuel peut conduire à un comportement d'extraction sous-optimal au niveau de la colonie ? Nous pensons que cela peut s'expliquer par la nature séquentielle de la tâche, c'est-à-dire par le fait que de nombreuses fourmis doivent tirer et relâcher l'obstacle avant de l'extraire du tube. Admettons que chaque fourmi produit une même quantité de travail à chaque traction, indépendamment de la direction, et que la probabilité de saisir l'objet vers le bas dépende de sa position et de l'angle du tube. Dans ce cas, pour chaque traction de l'obstacle vers le bas, l'objet va descendre davantage et la probabilité que la traction suivante se fasse à nouveau vers le bas augmente plus rapidement que si la traction s'était faite vers le haut. Effectivement, pour la même quantité de travail, l'obstacle est déplacé sur une plus grande distance lorsqu'il est tiré vers le bas que lorsqu'il est tiré vers le haut, influençant d'avantage la prise suivante.

Pour vérifier si cette explication est correcte, nous avons modélisé le comportement d'extraction comme une séquence de tractions successives vers le bas ou vers le haut sur une certaine distance jusqu'à ce que l'obstacle soit extrait du tube. Chaque déplacement du bâton se déroule en deux temps. Premièrement, on détermine d'abord l'orientation de la traction puis la distance sur laquelle le bâton est tirée. La décision de l'orientation de la traction est donnée par l'équation de la régression logistique dont les résultats sont représentés sur la Figure 16A. Cette équation donne la probabilité d'observer une traction effective vers le haut en fonction de l'angle d'inclinaison du tube et de la position de l'objet dans le tube. Deuxièmement, la distance à laquelle les fourmis lâchent l'obstacle est basée sur le travail mécanique qu'elles ont réalisé. Notre modèle est basé sur les données observées. Par conséquent, le travail mécanique exercé par les fourmis est tiré aléatoirement parmi les valeurs de travail mécanique observées dans l'expérience (indépendamment de l'orientation de la traction et de l'angle d'inclinaison du tube). A partir de l'angle d'inclinaison du tube et de la direction de traction, on peut alors calculer la force exercée par les fourmis en tirant l'obstacle et donc déduire de la valeur du travail mécanique la distance parcourue avant de relâcher l'obstacle. C'est cette distance qui est utilisée pour déplacer l'obstacle dans les simulations.

Pour comparer les résultats des simulations à ceux des expériences, nous avons reproduit dans les simulations les mêmes conditions initiales que dans les expériences (angle d'inclinaison de  $0^\circ$ ,  $10^\circ$ ,  $20^\circ$  ou  $30^\circ$  et position initiale de l'obstacle allant de 5 à 25 cm de l'extrémité inférieure du tube). Pour chaque combinaison d'angle et de position initiale de l'obstacle, la simulation a été répétée 1000 fois. Nous avons ensuite comparé la probabilité d'extraction vers le haut dans nos simulations pour chaque combinaison d'angle et de position initiale de l'obstacle à celle trouvée dans les expériences.

Les résultats des simulations sont présentés dans la Figure 18. L'adéquation du modèle avec les données observées est relativement bonne, sauf pour l'angle d'inclinaison le plus élevé de  $30^\circ$ .

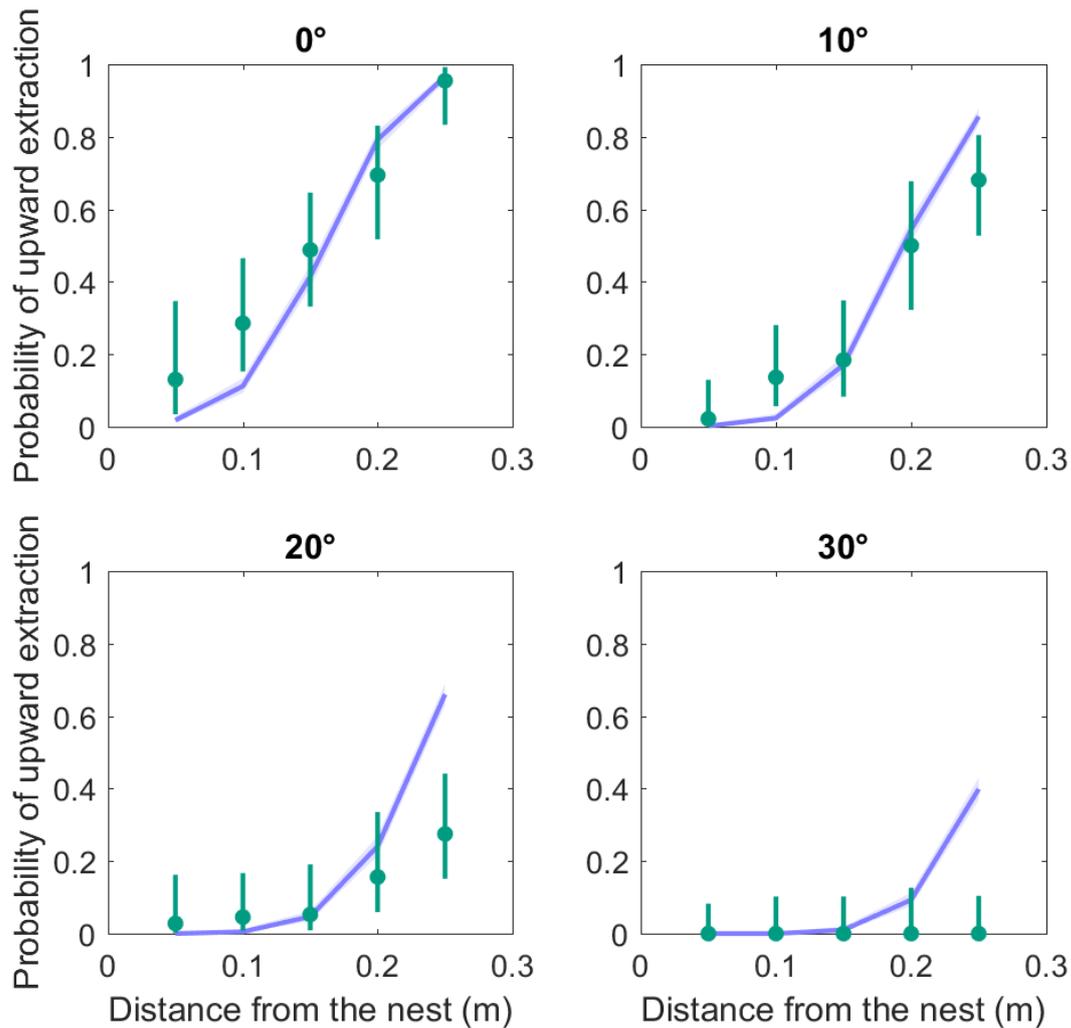


Figure 18 Comparaison des probabilités d'extraction vers le haut, issues des expériences et des résultats des simulations, en fonction de la distance par rapport à l'extrémité inférieure (nid) du tube et de son angle d'inclinaison. Les points verts indiquent la valeur des probabilités empiriques moyennes (ainsi que leur intervalle de confiance à 95 %) calculées pour cinq tranches de 5 cm de distance. Les probabilités calculées dans les simulations sont indiquées en violet. 1000 simulations ont été réalisées pour chaque combinaison d'angle et de position initiale de l'obstacle dans le tube.

## 2.4. Discussion

Pour se déplacer entre leur nid souterrain et leur aire de fourragement, de nombreuses espèces de fourmis utilisent des galeries étroites qui peuvent être temporairement obstruées par toutes sortes d'objets. Ces objets doivent être rapidement enlevés pour rétablir le flux de fourmis fourrageuses entre le nid et la surface du sol. Nous avons reproduit cette situation en laboratoire et montré qu'au niveau individuel, les fourmis se comportaient de manière optimale en extrayant l'obstacle dans la direction nécessitant le moins de travail mécanique dans 75% des situations (Figure 16). Cependant, au niveau de la colonie, un fort biais vers le bas dans l'extraction de l'obstacle a été observé, conduisant à des solutions mécaniquement non optimales (Figure 15). Nos expériences montrent que ce biais est issu d'une préférence pour le bas et non pour le nid en tant que tel. Effectivement, lorsque le tube était horizontal et que l'obstacle était positionné en son milieu, l'extraction de l'obstacle par les fourmis se faisait aussi

bien du côté du nid que de l'aire de fourragement. Le biais vers le bas observé dans nos expériences n'est donc pas dû au fait que les fourmis préfèrent extraire l'obstacle dans la direction du nid, mais plutôt, comme le suggère notre modèle, à la nature séquentielle de la tâche d'extraction.

Quels sont les critères utilisés par les fourmis pour prendre la décision de tirer et ensuite relâcher l'obstacle dans la galerie ? Sur la base de notre analyse du comportement des fourmis, on peut imaginer un scénario dans lequel chaque traction de l'obstacle effectuée par les fourmis est le résultat de deux décisions successives : i) la décision de saisir l'obstacle et de le tirer vers l'une ou l'autre extrémité de la galerie, ii) la décision de relâcher l'obstacle à un nouvel endroit après un certain temps. Notre analyse nous permet de faire les hypothèses suivantes concernant les critères utilisés par les fourmis pour prendre ces deux décisions. Premièrement, les fourmis décident de continuer à tirer l'obstacle une fois qu'elles l'ont saisi en considérant à la fois la distance qu'elles doivent parcourir pour atteindre l'extrémité de la galerie *et* la force qu'elles ont appliquée sur l'obstacle pour le mettre en mouvement. Cela revient en fait à dire qu'elles basent leur décision sur une évaluation du travail mécanique total nécessaire pour extraire l'obstacle de la galerie. Deuxièmement, le résultat de notre analyse de survie des tractions nous permet de faire l'hypothèse que, quelle que soit la force qu'elles appliquent sur l'obstacle pour le mettre en mouvement, les fourmis basent leur décision de libérer l'obstacle sur le travail mécanique appliqué depuis le début de leur traction. Par conséquent, les fourmis doivent être capables d'évaluer deux types d'information pour prendre des décisions mécaniquement optimales : la position de l'obstacle dans la galerie et la force qu'elles doivent appliquer sur l'obstacle pour le mettre en mouvement. Nous verrons ci-dessous comment ces deux types d'information peuvent être évalués.

Dans notre expérience, une fourmi peut estimer la position de l'obstacle dans la galerie de deux manières. La première consiste à évaluer sa position en 3D en se basant sur les repères visuels environnants qui peuvent être vus à travers la paroi transparente du tube utilisé comme galerie. Cependant, cette hypothèse peut être rejetée car les repères visuels présents dans la salle d'expérimentation étaient trop éloignés pour permettre une évaluation précise de l'emplacement de l'obstacle dans le tube par triangulation. Le second mécanisme qui pourrait être utilisé par une fourmi pour estimer la position de l'obstacle est l'odométrie, c'est-à-dire l'évaluation de la distance parcourue entre l'entrée de la galerie et l'endroit de la galerie où l'obstacle a été rencontré. En effet, il est maintenant bien établi que les fourmis peuvent évaluer les distances à l'aide d'un podomètre qui agit comme un intégrateur de pas (Wittlinger et al., 2006; Wolf, 2011), y compris lorsqu'elles marchent sur une surface inclinée comme dans notre expérience (Wohlgemuth et al., 2001, 2002). Bien que la plupart des études sur l'odométrie des fourmis aient été réalisées sur des distances de plusieurs mètres, l'estimation des distances chez les fourmis peut également être très précise sur de courtes distances (Sommer & Wehner, 2004), même dans l'obscurité

totale (Thiélin-Bescond & Beugnon, 2005). Par conséquent, les fourmis ont pu utiliser leur podomètre pour évaluer la distance de l'obstacle à chaque extrémité de la galerie dans notre expérience.

Outre la position de l'obstacle dans la galerie, le deuxième élément que les fourmis doivent prendre en compte pour évaluer le travail mécanique nécessaire pour retirer l'obstacle de la galerie est la force qu'elles doivent appliquer sur l'obstacle pour le mettre en mouvement. Les insectes possèdent différents types de mécanorécepteurs répartis sur leurs pattes afin de contrôler précisément la position et le mouvement de leurs membres lors de la locomotion et d'ajuster leur marche aux caractéristiques du substrat sur lequel ils se déplacent (pente, terrain accidenté, franchissement d'obstacles...). Certains de ces mécanorécepteurs comme les *sensilles campaniformes* sont connus pour encoder les forces exercées par les muscles des pattes sous forme de tensions cuticulaires (Zill et al., 2004). Bien que principalement étudié chez les blattes et les phasmes, ce type de mécanorécepteurs est probablement aussi présent chez les hyménoptères. Ils pourraient fournir aux fourmis un retour proprioceptif sur l'activité accrue des muscles de leurs pattes lorsqu'elles traînent un objet, ce qui leur permettrait d'évaluer la force qu'elles doivent exercer sur celui-ci pour le mettre en mouvement.

Comme mentionné précédemment, indépendamment de la pente de la galerie et du fait qu'elles tirent vers le bas ou vers le haut, les résultats de l'analyse de survie sur les durées de traction suggèrent que les fourmis basent leur décision de libérer l'obstacle sur la quantité de travail mécanique réalisée depuis le début de leur traction. Pour expliquer ce résultat, on peut émettre l'hypothèse que le facteur limitant la poursuite de la traction est soit la quantité d'énergie qui peut être mobilisée par unité de temps, c'est-à-dire la puissance métabolique, soit que les fourmis disposent d'une certaine quantité limitée d'énergie pour tirer l'obstacle et qu'elles relâchent leur prise avant d'avoir épuisé cette énergie. Ces deux hypothèses sont examinées ci-dessous.

La puissance mécanique nécessaire aux fourmis pour tirer l'objet est égale au produit de la force qu'elles appliquent sur l'objet pour le mettre en mouvement par la vitesse à laquelle elles se déplacent. Cela correspond dans nos expériences à environ  $4,52\mu\text{W}$  [4,11 4,94] et  $4,30\mu\text{W}$  [3,97 4,63] pour les ouvrières medias et majors, respectivement. En supposant que l'efficacité du travail des muscles des pattes de fourmis est à peu près la même que celle de la blatte *Periplaneta americana*, c'est-à-dire environ 1% (Full & Tu, 1991), cela équivaut à une puissance métabolique de  $452,0\mu\text{W}$  [411,0 494,0] et  $430,0\mu\text{W}$  [397,0 463,0] pour les ouvrières medias et les ouvrières majors, respectivement. La puissance métabolique spécifique est donc de  $46790,89\mu\text{W}\cdot\text{g}^{-1}$  [42 546,58 51 138,72] et de  $20 093,46\mu\text{W}\cdot\text{g}^{-1}$  [18 551,40 21 635,51] pour les ouvrières medias et majors, respectivement. En comparaison, la puissance métabolique spécifique requise pour qu'une ouvrière de l'espèce granivore *Pogonomyrmex maricopa* se déplace à une vitesse de  $3\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  est d'environ  $10 000,00\mu\text{W}\cdot\text{g}^{-1}$  (Weier & Feener, 1995), ce qui représente respectivement 21% et 50% de la puissance métabolique spécifique des ouvrières medias et

majors lorsqu'elles tirent l'objet. Par conséquent, au moins dans le cas des ouvrières medias, la quantité d'énergie métabolique par unité de temps pourrait bien être un facteur limitant pour continuer à tirer l'obstacle.

La deuxième hypothèse pour expliquer pourquoi les fourmis décident de relâcher l'obstacle est qu'elles disposeraient d'une quantité d'énergie limitée. Mais quelle quantité d'énergie les fourmis dépensent-elles lorsqu'elles tirent sur l'obstacle et que représente réellement cette quantité d'énergie ? Dans nos expériences, les fourmis ont relâché leur prise après avoir produit en moyenne 0,124mJ [0,112 0,137] et 0,157mJ [0,144 0,171] de travail mécanique, respectivement pour les fourmis medias et les fourmis majors. En supposant, comme ci-dessus, que l'efficacité des muscles de la patte de la fourmi est d'environ 1%, cela se traduirait par l'utilisation de 12,40mJ [11,20 13,70] et 15,70mJ [14,40 17,10] d'énergie métabolique pour les fourmis medias et les fourmis majors, respectivement. Notons que ces valeurs de coût métabolique sont probablement quelque peu sous-estimées car elles ne sont pas basées sur le travail mécanique total réalisé par les fourmis qui inclut le coût mécanique de la locomotion, c'est à dire l'accélération du centre de masse des fourmis (Merienne et al., 2021) ainsi que l'énergie interne qu'elles utilisent pour accélérer leurs membres pendant la locomotion. Ici, seul est considéré le travail mécanique nécessaire pour tirer l'obstacle. Néanmoins, il est probable que le coût métabolique de la locomotion ne représente qu'une petite fraction du coût de la traction de l'obstacle. Si l'on fait l'hypothèse que le coût métabolique de la locomotion chez *M. barbarus* est à peu près le même que celui de *Pogonmyrmex maricopa*, soit environ  $129 \text{ J}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$  (Weier & Feener, 1995), une ouvrière de *M. barbarus* pesant 9,66 mg, soit le poids moyen d'une ouvrière média dans notre expérience, pourrait marcher en moyenne 9,95 m [8,99 11,00] avec la quantité d'énergie métabolique nécessaire pour tirer l'obstacle. Et pour une ouvrière major, pesant en moyenne 21,4 mg, la distance parcourue serait en moyenne de 5,68 m [5,20 6,18]. Ces chiffres sont inférieurs de quelques mètres à la longueur moyenne des pistes d'approvisionnement de *M. barbarus* (Detrain et al., 2000). Cependant, il n'y a pas de données disponibles dans la littérature sur la distance maximale que les ouvrières de *M. barbarus* peuvent parcourir en une heure. Comme chez la plupart des espèces de fourmis, elles peuvent probablement effectuer au cours d'une même heure plusieurs allers-retours entre leur nid et un agrégat de graines et qui plus est avec une charge dans les mandibules sur le chemin du retour au nid, ce qui demande plus d'énergie que la locomotion à vide (Nielsen & Baroni-Urbani, 1990). Cependant, chez *M. barbarus* (Reyes & Fernández Haeger, 1999) comme chez d'autres espèces de fourmis portant des charges externes (Anan et al., 2011; López et al., 2000; Nickle et al., 2015; Röschard & Roces, 2011), l'existence de chaînes de transport, c'est-à-dire le transfert de nourriture entre les ouvrières le long des pistes d'approvisionnement, est bien documentée. Cela signifie que les fourmis chargées ne parcourent pas nécessairement toute la longueur des pistes avec leur charge, ce qui peut être une stratégie pour économiser de l'énergie ou pour communiquer la direction à prendre (Röschard & Roces, 2011). Il est

particulièrement intéressant de noter que chez *M. barbarus*, les premières ouvrières de la chaîne portent des charges élevées par rapport à leur masse corporelle (*load ratio*) (Reyes & Fernández Haeger, 1999). Par conséquent, bien que la quantité d'énergie métabolique dépensée par les fourmis lorsqu'elles tirent l'obstacle ne soit pas négligeable, elle peut néanmoins être un facteur qui pourrait contribuer à limiter la durée de traction de l'obstacle.

En conclusion, la distance à laquelle les fourmis libèrent l'obstacle peut dépendre à la fois de la puissance métabolique et de la quantité d'énergie nécessaire pour tirer l'obstacle. Cependant, les fourmis n'ont aucun moyen de mesurer directement la puissance métabolique ou l'énergie métabolique. Quels sont les critères qu'elles pourraient utiliser pour décider de lâcher l'obstacle ? L'un des critères auxquels on pourrait penser est l'effort relatif qu'elles perçoivent en tirant. Cet effort relatif est lié à la force relative exercée par les fourmis lorsqu'elles tirent. La force exercée par un muscle dépend de sa section transversale. Or, celle-ci augmente avec la masse corporelle élevée à la puissance  $2/3$  (Evans & Forsythe, 1984). Par conséquent, si la décision de lâcher l'obstacle dépendait de l'effort relatif perçu par les fourmis, on pourrait s'attendre à ce que les différences de taux de lâcher entre major et media s'annulent dès lors que l'on tient compte de leurs capacités musculaires. Lorsqu'on normalise le travail mécanique réalisé (Figure 17C) par la masse corporelle élevée à la puissance  $2/3$ , on observe effectivement une disparition des différences entre morphes (Table 2, Figure 17D). Cela suggère donc que les fourmis pourraient utiliser l'effort relatif qu'elles perçoivent en tirant sur l'objet comme une heuristique pour décider à quel moment elles doivent le lâcher. L'utilisation d'une heuristique similaire a été montrée chez la fourmi *Pheidole pallidula* dont les ouvrières éclairseuses modulent leur comportement de dépôt de piste chimique utilisée pour recruter des congénères en fonction de la résistance à la traction des proies qu'elles découvrent (Detrain & Deneubourg, 1997). De la même manière, il est probable que la corrélation entre la masse corporelle et la masse de la charge observée chez plusieurs espèces de fourmis transportant des charges externes (*size matching*) puisse être expliquée sur la base d'une évaluation de l'effort relatif. D'autres expériences seraient nécessaires pour tester cette hypothèse. Par exemple, on pourrait penser à manipuler la force nécessaire pour tirer l'obstacle en utilisant un substrat rugueux pour augmenter le coefficient de friction du tube ou en attachant un fil à ses deux extrémités afin que l'expérimentateur puisse diminuer ou augmenter la force que les fourmis doivent appliquer pour mettre l'obstacle en mouvement. On pourrait également placer des fourmis dans une chambre respirométrique et utiliser la respirométrie à flux continu pour mesurer les échanges gazeux pendant la traction afin d'évaluer le coût métabolique de la traction.

Dans nos expériences l'extraction complète de l'obstacle du tube par une seule fourmi a été très rarement observée. C'est donc la nature séquentielle de la tâche d'extraction qui explique le biais vers le bas observé au niveau de la colonie. Les simulations que nous avons effectuées et qui modélisent le

comportement d'extraction comme une séquence de tractions successives vers le bas ou vers le haut confirment cette explication. L'ajustement le moins bon entre les données observées et les prévisions de notre modèle a été observé lorsque la pente du tube était de 20° ou 30° et que l'obstacle était très proche de l'extrémité supérieure du tube. Nous faisons l'hypothèse suivante peut expliquer cette mauvaise adaptation. Dans notre modèle, la décision de tirer l'obstacle à chaque étape d'une séquence est basée sur la probabilité des fourmis d'effectuer une traction *effective* vers le haut, c'est-à-dire de continuer à tirer une fois qu'elles ont saisi l'obstacle et commencé à le tirer. Cependant, lorsque la force requise pour déplacer l'obstacle était maximale, c'est-à-dire lors de la traction vers le haut pour la valeur la plus élevée d'angle d'inclinaison de la galerie, il est probable que de nombreuses fourmis, en particulier les fourmis médias qui ont moins de force, aient rapidement relâché l'obstacle juste après l'avoir saisi. La capacité des fourmis à tirer l'obstacle vers le haut pour des inclinaisons élevées du tube a donc été probablement surestimée dans notre modèle, ce qui a conduit à une surestimation de la probabilité d'extraction vers le haut.

En conclusion, notre étude sur le comportement de désobstruction de galeries chez les fourmis montre qu'une réponse mécaniquement optimale au niveau individuel peut parfois conduire, par un processus d'amplification, à une réponse mécaniquement non optimale au niveau collectif. Ceci fait écho aux réponses inadaptées résultantes d'une cascade d'informations négatives qui est parfois observée chez les animaux vivant en groupe et qui se produit par le biais d'un processus de transfert d'informations direct (Laland & Williams, 1998) ou indirecte (Beckers et al., 1990). Cependant, la situation que nous avons étudiée ici est singulière. Alors que chaque individu prend une décision correcte basée sur l'effort qu'il doit exercer pour déplacer l'objet, la réponse inadaptée au niveau collectif est la conséquence d'actions strictement gouvernées par les lois de la physique.

# 3. Transport collectif

*“Donnez-moi un point fixe et un levier et je soulèverai ce morceau de papier qui sent le jambon !”*

- Archimède (à peu près)

## 3.1. Introduction

### 3.1.1. Pourquoi réaliser un transport collectivement ?

Le transport collectif est une méthode de transport impliquant plusieurs porteurs et porteuses simultanément sur une charge. Aussi rare qu'impressionnant dans le monde animal, le transport collectif sur de longues distances est une des spécificités les plus connues des fourmis. Constamment exposées à la compétition pour de nouvelles ressources, le transport collectif s'avère être une méthode simple permettant de ramener rapidement une source alimentaire à leur nid (Cerdá et al., 1998; Czaczkes & Ratnieks, 2013; Detrain, 1990). Il est aussi évoqué que le transport collectif permettrait de minimiser les forces de rotation ou bien les forces de friction avec le sol lors du déplacement d'une charge (Czaczkes & Ratnieks, 2013), ce qui augmenterait la rapidité avec laquelle les sources de nourriture sont acheminées au nid et réduirait le coût énergétique associé au transport. Ainsi les fourmis pourraient tendre vers un transport plus optimal sur le plan énergétique. Historiquement, la place de l'optimalité dans le fourragement a été très étudiée en écologie comportementale (Houston et al., 1993; Houston & McNamara, 2014; McNamara & Houston, 1986). Cependant, peu d'études se sont concentrées sur les mécanismes qui sous-tendent cette optimalité. Existe-t-il des mécanismes qui permettent aux fourmis de se comporter de façon optimale lors d'un transport collectif ? Quels sont les réels avantages mécaniques du transport collectif par rapport au transport individuel ? Les fourmis se coordonnent-elles et exploitent-elles les meilleures options de transport collectif, ou celui-ci est-il plus une somme de comportements individuels indépendants ? Et enfin, les fourmis sont-elles capables de déterminer les dispositions autour de la charge qui sont optimales sur le plan mécanique ? Si oui, comment ? sur quelles métriques se basent-elles ?

### 3.1.2. Pourquoi l'étude de l'avantage mécanique ?

Le transport collectif peut permettre aux fourmis de ramener au nid des charges très volumineuses, allant bien au-delà la capacité de transport individuel des fourmis. Il a par exemple été observé qu'une centaine

d'ouvrières de l'espèce *Pheidologeton diversus* pouvait porter des charges équivalentes à 5000 fois la masse d'un individu, ce qui multiplie par 10 leurs capacités de port individuel (Moffett, 1988). Quelle est la particularité du transport collectif qui pourrait permettre aux individus de s'affranchir de leurs limites physiques ? Nous proposons ici que non seulement la participation de plusieurs individus, mais aussi et surtout leurs dispositions autour de la charge jouent ce rôle et facilitent le port d'une charge importante. Par exemple, chez l'humain, la bonne disposition des porteurs et porteuses autour d'un objet lourd et/ou encombrant permet (ou non) son transport avec plus ou moins d'aisance. Imaginons le cas concret du transport d'une longue table lors d'un déménagement. Si deux personnes portent la table en se faisant face, chacune à une extrémité de la table, elles devront exercer peu de forces pour maintenir la table à l'horizontale. Si une troisième personne s'ajoute au transport, sur le côté de la table, sa participation sera nulle ou presque. Il conviendrait alors de l'inviter à se positionner différemment autour de l'objet à transporter, ou bien tout simplement à participer à une autre tâche de transport. Et enfin, si deux personnes se tiennent du même côté de la table, elles devront exercer une force importante pour la maintenir à l'horizontale. La disposition autour de la charge a donc un fort impact sur les forces individuelles et sur la somme des forces à exercer pour porter l'objet (c'est-à-dire le maintenir horizontalement au-dessus du sol).

Le transport collectif chez les fourmis permettrait donc, si la disposition autour de la charge est adéquate, d'augmenter l'avantage mécanique du transport. Pour un même poids à porter, les forces exercées par les fourmis pourraient être plus faibles dans le transport collectif que dans le transport solitaire (Franks, 1986). Ce qui revient à dire qu'une fourmi ayant une capacité musculaire donnée (c'est-à-dire une force maximale) pourrait porter des masses bien plus importantes lors d'un transport collectif que lors d'un transport individuel. La stratégie de transport des fourmis, notamment via leurs dispositions autour de la charge, est donc en un sens ce qui distingue l'ensemble (le transport) de la somme de ses parties (les capacités individuelles des fourmis) (Franks et al., 2001).

Le choix de la disposition ainsi que du nombre d'individus à mobiliser autour de la charge est hautement stratégique et dépend d'une multitude de facteurs optimisables par les fourmis. De plus, les mécanismes de prise de décision concernant la disposition autour de la charge sont pour le moment inconnus. On peut supposer néanmoins qu'ils reposent sur des processus d'auto-organisation, en se basant sur une combinaison de multiples décisions individuelles prises au cours du temps. Un des enjeux importants de la compréhension du transport collectif réside donc dans l'étude de son caractère adaptatif et de l'avantage mécanique qu'il procure. Dans l'exemple de la longue table à déménager par exemple, il serait attendu du porteur inutile qu'il lâche l'objet de lui-même, ce qui constituerait un comportement adapté sur le plan mécanique. On sait déjà par exemple que les dispositions autour de la charge sont non aléatoires et que les coins sont par exemple préférés aux bords (Czaczkes et al., 2011). L'orientation de

la charge peut être elle aussi modifiée par les fourmis afin de minimiser les frictions avec le sol (Czaczkes & Ratnieks, 2011). On sait aussi que certaines fourmis abandonnent une tâche de transport si elles ne sont pas utiles sur le plan mécanique (Franks et al., 2001).

### 3.1.3. Quelles sont les règles comportementales connues au niveau individuel ?

Il est clairement discutable d'imaginer que les fourmis possèderaient les capacités pour percevoir et intégrer des stimuli physiques fins lors du transport d'une charge, leur permettant d'adapter leur comportement pour aller vers un transport plus optimal sur le plan mécanique. Ceci étant, les fourmis pourraient utiliser quelques raccourcis cognitifs, des « heuristiques », afin d'estimer le bon accomplissement d'une tâche. Par exemple, une méthode possible pour les fourmis serait de conserver une stratégie (une disposition autour de la charge) dès lors que la charge est déplaçable (Detrain & Deneubourg, 1997) ou atteint une vitesse suffisante (Cerdá et al., 2009; Franks, 1986).

Les fourmis peuvent adopter différents rôles lors du transport collectif d'une charge, se divisant en porteuses et tireuses (Anderson, 2001; Buffin & Pratt, 2016; Feinerman et al., 2018). Dans le cas d'un item alimentaire par exemple, les tireuses se situent entre l'item et le nid et tirent celui-ci pour le rapprocher du nid. Les porteuses quant à elles maintiennent l'objet au-dessus du sol afin de réduire les forces de friction. On sait aussi que les fourmis ont une préférence pour saisir les objets au niveau des coins (Czaczkes et al., 2011). Si un objet n'est pas transportable individuellement, la fourmi recrute des congénères afin de participer à sa découpe ou à son transport (Detrain & Deneubourg, 1997).

### 3.1.4. Modélisation physique au service de l'étude du transport collectif chez les fourmis

Différents modèles de transport collectif, se basant sur divers types de formalisation mathématique, ont été proposés chez les fourmis. Historiquement, les mouvements d'une charge portée par plusieurs fourmis ont par exemple été comparés à une marche aléatoire biaisée vers le nid (Chauvin, 1968). Les modèles les plus récents se basent plutôt sur des modèles d'Ising (aussi nommés modèles de spins) solvables théoriquement. Ils distinguent les rôles de tireuses et de porteuses, et implémentent la quantité d'information apportée par de nouvelles tireuses s'ajoutant à la tâche (Gelblum et al., 2015, 2016; Ron et al., 2018). Le déplacement de la charge est grossièrement considéré comme la somme des forces de fourmis tireuses qui « oublient » graduellement la direction à suivre et qui peuvent transiter entre tireuses et porteuses. Dans ces études, les taux de prises et de lâcher des fourmis sur l'objet sont supposés et estimés constants, ne dépendant ni de la masse de l'objet, ni de l'efficacité mécanique de son maintien à l'horizontale, ni de sa vitesse. L'ajout de variabilité dans les taux de prise et de lâcher compliquerait largement la tâche de résolution théorique de ce genre de système, et il est compréhensible qu'elle soit négligée lorsque le transport implique un nombre très important de fourmis comme c'est le cas chez la fourmi *Paratrechina longicornis* utilisée dans ces modèles. Pour autant, l'importance des mouvements de

la charge n'est pas négligeable car on sait que les comportements de recrutement en sont notamment fonction (Detrain & Deneubourg, 1997). De plus, les variations de coûts mécaniques (la force individuelle à appliquer) sont bien plus importantes lorsque, par exemple, une fourmi sur quatre lâche la charge plutôt qu'une fourmi sur dix. Ce qui importe alors c'est non seulement le pourcentage de poids de la charge qui n'est plus porté par la fourmi lâchant l'objet, mais aussi et surtout l'impact du changement de disposition des fourmis autour de la prise.

Franks décrit en 1986 les prémises d'une approche biomécanique du comportement de transport (Franks, 1986) que Green et associés appelleront plus tard « mécanoéthologie » (Green et al., 2021). Pour Franks (1986), quand deux individus se positionnent sur des points éloignés autour d'une charge ils cherchent à « annuler les forces de rotation et le moment de flexion » de la charge. Il parlera plus tard aussi de la place du « travail mécanique restant à effectuer » dans la prise de décision, et de son lien avec les capacités physiques des fourmis via leur morphes (« major » ou « minor » notamment) (Franks et al., 2001). Bien que Franks ne quantifie ni le travail mécanique, ni les moments de forces appliqués à la charge, il suggère néanmoins que ces paramètres pourraient avoir une place dans la prise de décision ou dans la division des tâches. Ces hypothèses, bien que souvent évoquées, ont rarement été testées expérimentalement (Czaczkes & Ratnieks, 2013; McCreery & Breed, 2014). Le problème réside dans les dimensions de la tâche : comment mesurer des forces et des travaux aussi petits en temps réel, le tout, sur du matériel vivant rendant les mesures d'autant plus délicates ? Certaines approches ont tenté d'estimer les forces appliquées par les fourmis sur la charge, mais impliquent l'ajout de ressorts sur la charge, forçant la fourmi à saisir l'objet à l'extrémité de ces ressorts (Berman et al., 2011).

### 3.1.5. Problématique et objectifs du travail

Le premier objectif de ce travail est d'étudier en quoi la mobilité d'une charge influe sur le comportement de prise et de lâcher des fourmis lors d'un transport collectif, en se basant sur le taux et la durée de leurs prises/lâchers. Plus une charge est mobile, plus elle renvoie une information pour un même effort de traction. Nous cherchons à tester en quoi ce feedback moteur influence les prises mandibulaires individuelles et les dispositions collectives autour de la charge. Afin de tester cela, nous offrirons aux fourmis trois types de charge ayant des capacités de mobilité croissante : charge fixée en deux points sur le substrat et ne pouvant pas bouger, charge fixée en un seul point central et pouvant tourner sur elle-même et enfin charge non fixée (libre) pouvant être déplacée librement par les fourmis. Les charges offertes auront aussi différentes formes (cercle, triangle, carré, rectangle<sup>2</sup>) afin d'étudier l'influence de la géométrie des charges transportées sur le comportement de prise/lâcher des fourmis. Il a été rapporté par exemple que pour les formes géométriques comportant des coins, le taux de lâcher des fourmis qui

---

<sup>2</sup> La condition où l'objet est de forme rectangulaire est en cours de traitement, et ne sera donc pas présentée dans ce manuscrit.

s'agrippent au niveau de ces coins serait plus faible que celui des fourmis s'agrippant ailleurs sur la charge (Czaczkes et al., 2011).

Le deuxième objectif de ce travail est d'étudier si et comment les fourmis se coordonnent dans une tâche de transport collectif pour aller vers un transport plus efficace. Nous aborderons cette question en étudiant la façon dont les fourmis se disposent autour de l'objet à transporter. Nous décomposerons le transport en deux phases successives pour lesquelles nous formulerons deux critères d'efficacité différents. La première phase consiste à soulever l'objet au-dessus du sol, la deuxième à le déplacer. Le soulèvement de l'objet au-dessus du sol est efficace lorsque les forces exercées par les fourmis sont faibles et proches des forces minimales requises pour le soulever alors que le déplacement est efficace lorsque l'objet est déplacé à une vitesse importante vers le nid. Nous nous focaliserons ici sur la première phase du transport, celle du soulèvement de l'objet.

Comme nous l'avons vu plus haut, suivant la façon dont les fourmis se disposent autour de l'objet, le transport sera plus ou moins efficace. Nous utiliserons un modèle physique qui, appliqué à un objet rigide et plat, permet de mesurer l'efficacité des fourmis lorsqu'elles se trouvent disposées d'une certaine façon autour de l'objet par une mesure d'«avantage mécanique». Dans un premier temps, nous calculerons la fréquence à laquelle apparaisse les différentes dispositions des fourmis autour de l'objet dans les expériences. Nous comparerons ces fréquences à celles observées dans des simulations basées sur un modèle nul dans lequel les fourmis se positionnent aléatoirement autour de l'objet avec les mêmes taux de prise/lâcher que ceux observés dans les expériences. Si les fourmis n'agissent pas de façon indépendante mais se coordonnent pour aller dans le sens d'une plus grande efficacité du transport collectif, on devrait s'attendre à observer les dispositions plus efficaces plus souvent dans les expériences que dans les simulations. Dans un second temps, nous nous intéresserons aux transitions entre dispositions. S'il existe une forme de coopération entre fourmis, on devrait s'attendre à ce que les transitions d'une disposition  $d_i$  ayant un certain avantage mécanique, vers une disposition  $d_j$  ayant un avantage mécanique plus élevé, soient plus fréquentes ou plus rapides dans les expériences que dans les simulations et que les fourmis passent moins de temps dans la disposition  $d_i$  ayant un avantage mécanique moins élevé. Cette tendance devrait être d'autant plus marquée que la masse de l'objet est importante. Néanmoins ceci ne devrait être vrai que pour les expériences où l'objet n'est pas fixé et peut être déplacé. En effet, dans le cas où l'objet est fixé sur le substrat ou n'est mobile qu'autour d'un point central, aucune disposition n'est plus efficace qu'une autre pour soulever l'objet. Les fréquences des différentes dispositions et les transitions entre dispositions observées dans les expériences ne devraient donc pas différer de celles observées dans les simulations. Enfin, si aucune préférence pour les coins n'est observée au niveau individuel, on devrait s'attendre à ce que les résultats ne diffèrent pas en fonction de la forme de l'objet transporté collectivement.

## 3.2. Matériel & Méthodes

### 3.2.1. Espèce étudiée

*Aphaenogaster senilis* (Mayr, 1853) est une espèce commune de l'ouest du bassin méditerranéen. C'est une espèce monogyne qui ne possède pas de polymorphisme de la caste ouvrière. Les ouvrières mesurent approximativement 6mm de long et pèsent en moyenne 9mg. Elle construit des nids souterrains peu profonds (<50cm), le plus souvent localisés sous des pierres et contenant en moyenne un millier d'individus (Boulay et al., 2007).

Cette étude a été menée sur 6 colonies d'*A. senilis* récoltées à Argelès-sur-Mer (Pyrénées Orientales, 42°31'44.3"N 3°03'26.2"E) en Novembre 2021 et Septembre 2022. Les trois colonies récoltées en 2021 ont été utilisées pour étudier le comportement de transport collectif de charges de formes carré, triangulaire et circulaire alors que les trois colonies récoltées en 2022 ont été utilisées pour étudier ce même comportement sur des charges de forme rectangulaire.

### 3.2.2. Pourquoi *Aphaenogaster senilis* ?

*Aphaenogaster senilis* porte individuellement des charges de 8mg en moyenne, pouvant aller jusqu'à 130mg au maximum (Cerdá et al., 1998). Pour des proies de tailles plus importantes, allant au-delà de 130mg, cette espèce tend cependant à favoriser le transport collectif. Le rôle des informations mécaniques dans la transition comportementale entre transport individuel et collectif est peu connu. Malgré les capacités importantes de mobilisation décrites chez *A. senilis* (20 individus pour des charges de 320mg, jusqu'à plus de 40 pour des charges de 870mg (Cerdá et al., 2009)) nous avons délibérément choisi dans nos expériences d'offrir aux fourmis des charges pesant entre 50 et 150mg, mobilisant en général moins de 6 individus, et permettant ainsi d'étudier la transition entre transport individuel et collectif. De plus, *A. senilis* est une espèce pertinente pour notre étude car de taille moyenne (7mm) et réalisant un recrutement rapide (moins de 5 minutes) pour des effectifs peu importants (Cerdá et al., 1998). Sa taille permet de pouvoir bien discerner les prises mandibulaires de chaque ouvrière, sans pour autant perdre de vue le comportement des autres ouvrières et le déplacement de la charge. Le recrutement rapide permet de répéter les expériences un grand nombre de fois et de garder un niveau de motivation élevé pour le transport de charges vers le nid. De plus, les faibles effectifs mobilisés lors du transport permettent de réduire les temps de traitement des vidéos. Enfin, s'agissant d'une espèce méditerranéenne que l'on trouve sur la côte de la région Occitanie, la récolte des colonies peut se faire aisément à partir de Toulouse.

### 3.2.3. Condition d'élevage

Chaque colonie est installée dans une boîte en PVC transparente aux parois couvertes de Fluon® afin d'éviter que les fourmis puissent s'échapper. Les colonies établissent leur nid dans des tubes à essai

recouverts de papier noir contenant une petite réserve d'eau bloquée par un coton à leur extrémité. Les fourmis peuvent s'abreuver sur un coton qui ferme un tube entièrement rempli d'eau disposé dans la boîte en PVC, ainsi que sur le coton d'un autre tube rempli d'eau sucrée. Elles sont nourries 3 fois par semaine avec des vers de farine coupés en deux, ainsi qu'avec une solution gélatineuse préparée au laboratoire, spécialement adaptée aux besoins nutritionnels des fourmis, et qui contient des œufs, du sucre, des protéines et du miel (Bhatkar & Whitcomb, 1970). La température (22°), l'humidité (40%) et la photopériode (12h de lumière, 12h d'obscurité) sont contrôlées dans les pièces d'élevage ainsi que dans les pièces expérimentales. Les colonies étaient mises à jeun 48h avant chaque expérience afin de motiver les fourmis à sortir et à recruter des congénères sur les items alimentaires trouvés.

#### 3.2.4. Dispositif expérimental

Les tâches de transport sont réalisées en dehors de la boîte contenant le nid, dans une aire expérimentale constituée d'une boîte ronde (diamètre : 12,6cm) en plastique accessible par un pont métallique (27x5cm). Le fond de cette boîte est constitué d'une couche de carton plume dans lequel sont plantées des épingles afin de fixer les charges. Une feuille de papier (75g/m<sup>2</sup>) recouvre le fond de la boîte et est changée entre chaque réplicat de l'expérience. Ceci permet de s'assurer que l'aire expérimentale ne possède pas de marquages phéromonaux au début de chaque réplicat.

Durant les expériences plusieurs charges de formes (carré, triangle, rond, rectangle) et de masses (50, 100, 150mg) différentes sont proposées aux fourmis après avoir été imprégnées de l'odeur de jambon blanc (Figure 19). Les charges sont réalisées en découpant des feuilles dans du papier Bristol (grammage : 205g/m<sup>2</sup>). Leurs masses sont ajustées en collant du sable à l'aide de colle forte sur la face côté sol. Elles ont toutes un périmètre de 5,34cm, ce qui permet de marquer sur leur périphérie 12 points équidistants (Figure 19, distance entre deux points : 0,4451cm). Ces 12 points servent à repérer la position des prises mandibulaires sur les films réalisés pendant les expériences. Des marques de trois couleurs différentes sont dessinées sur les charges afin de pouvoir repérer la position des prises.

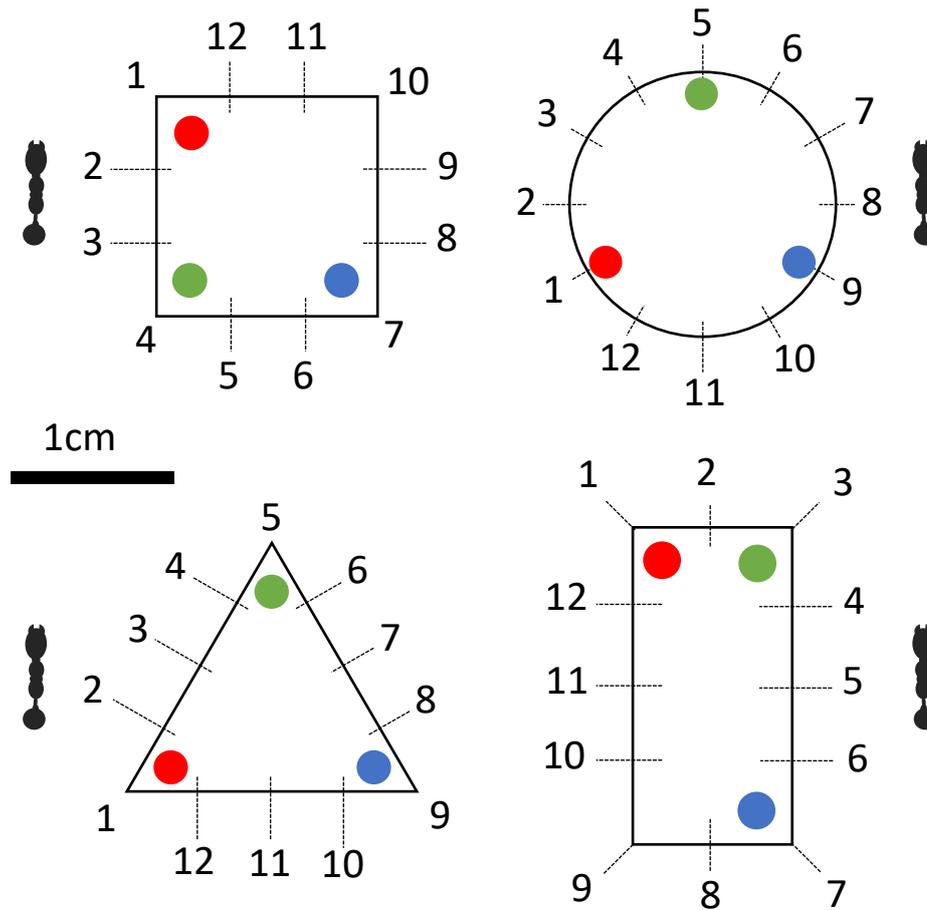


Figure 19 Schéma représentant les différentes formes de charges utilisées dans les expériences. Les points de prise possibles à la périphérie des charges sont numérotés de 1 à 12. La distance entre chaque point de prise est de 0,445 cm, le périmètre de chaque charge fait donc 5,34 cm. L'identifiant de chaque point de prise peut être retrouvé au moment de l'analyse des vidéos grâce aux repères de couleur sur l'objet (le point rouge étant toujours le point numéro 1, suivie du point vert puis du point bleu). La taille d'une ouvrière d'*Aphaenogaster senilis* (~6.5 mm) a été représentée au côté de chaque forme pour échelle. Dimensions des différentes formes : carré : côté 1,34 cm, cercle : diamètre 1,7 cm, triangle équilatéral : côté 1,78 cm, rectangle : 0,89 x 1,78 cm.

### 3.2.5. Protocole expérimental

Afin d'analyser le comportement de prise mandibulaire de chaque fourmi lors du transport collectif de charge, nous avons d'abord voulu étudier l'influence de la mobilité de la charge. Pour cela nous avons testé trois conditions de mobilité : i) la charge peut être déplacée librement (condition libre), ii) la charge est fixée au sol de l'aire expérimentale à l'aide d'une seule épingle plantée en son centre (condition rotation), ou bien iii) la charge est fixée à l'aide de deux épingles (condition fixe). Fixées ou non, les charges sont toujours disposées dans l'aire expérimentale à l'opposé du point d'entrée des fourmis. Pour les deux conditions dans lesquelles la charge était fixée au sol (condition fixée-rotation et condition fixée-immobile), les charges utilisées étaient toutes de 50 mg. Pour la condition libre nous avons également

étudié l'influence du poids de la charge sur les comportements de prise en utilisant des charges de trois masses différentes : 50, 100 et 150mg. Dix réplicats de l'expérience ont été réalisés pour chaque condition expérimentale, chaque forme et chaque colonie testée, donnant un total de 120 réplicats par condition (Table 3 Nombre de réplicats réalisés pour chaque condition expérimentale, forme de charge testée et colonie.). L'ordre des conditions testées dans chaque réplicat était tiré aléatoirement et était identique pour les trois colonies testées sur les formes carré, circulaire et triangulaire et pour les trois colonies testées uniquement sur la forme rectangulaire.

Table 3 Nombre de réplicats réalisés pour chaque condition expérimentale, forme de charge testée et colonie.

Condition\Forme	Carré	Cercle	Triangle	Rectangle	TOTAL
Fixe	10 réplicats × 3 colonies = 30	10 × 3 = 30	10 × 3 = 30	10 × 3 = 30	120
Rotation	10 × 3 = 30	10 × 3 = 30	10 × 3 = 30	10 × 3 = 30	120
Libre	10 × 3 × 3 masses = 90	10 × 3 × 3 = 90	10 × 3 × 3 = 90	10 × 3 × 3 = 90	360
TOTAL	150	150	150	150	600

Chaque réplicat est filmé à l'aide d'un appareil photo (Canon Power Shot G9, fréquence d'acquisition : 15 images/sec, 1024x768 pixels) placée au-dessus de l'aire expérimentale. L'enregistrement vidéo débute lorsque la première fourmi entre dans un cercle de 3cm de diamètre au centre duquel se trouve l'objet à transporter et perdure 5 minutes après un comportement déclencheur. Pour les conditions fixée-rotation et fixée-immobile le comportement déclencheur correspond à *la première prise mandibulaire sur l'objet*. Pour la condition libre, le comportement déclencheur correspond au *déplacement de l'objet* en dehors du cercle de 3cm de diamètre tracé autour de sa position initiale. Pour les conditions libres, toutes les prises mandibulaires précédant le mouvement (l'élément déclencheur) sont conservées dans l'analyse. Afin de ne pas perdre de vue la charge et les fourmis, le pont qui donne accès à l'aire expérimentale est retiré au moment où l'objet sort de ce cercle. A la fin de chaque réplicat, quelle que soit la condition testée, les fourmis présentes dans l'aire expérimentale sont remises dans le nid. Un délai de 5 minutes est respecté entre chaque réplicat.

### 3.2.6. Acquisition des données à partir des vidéos

#### 3.2.6.1. *Analyse des comportements de prises*

Afin d'étudier les comportements individuels de prise mandibulaires des fourmis, les vidéos issues des expériences ont été analysées en utilisant le logiciel Boris (Friard & Gamba, 2016) en considérant des pas de temps correspondant à  $1/5^{\text{ème}}$  de seconde. Pour chaque vidéo, le temps de début et de fin de chaque prise mandibulaire est noté. Chaque prise mandibulaire est associée au point d'ancrage qui lui est le plus proche sur la périphérie de l'objet, sauf si ce point d'ancrage a déjà été associé à une fourmi qui lui est plus proche. Dans ce cas la prise mandibulaire de la fourmi est associée à l'autre point d'ancrage. Lorsqu'une fourmi effectue une prise mandibulaire entre deux points et qu'il est difficile de déterminer le point le plus proche de la prise, le point choisi est celui le plus proche du reste du corps de la fourmi. A l'issue de cette analyse, on obtient une base de données comportant le début, la fin, et la position de chaque prise sur l'objet pour chaque pas de temps. Le traitement de ces données permet ensuite de connaître, pour chaque pas de temps, le nombre de fourmis qui participent au transport de la charge ainsi que la localisation des prises, et donc de déterminer la disposition des fourmis autour de la charge. Les fourmis n'étant pas individuellement marquées, il est impossible de savoir si les mêmes fourmis sont observées plusieurs fois au cours du même réplicat. Cependant c'est probablement le cas.

#### 3.2.6.2. *Tracking video*

Afin de pouvoir étudier l'impact de la mobilité de l'objet transporté sur l'organisation du transport en condition libre, un système de tracking automatique a été développé en Matlab (MATLAB, 2016). Il permet d'obtenir la position de l'objet transporté dans l'aire expérimentale, ainsi que son orientation. Ce tracking est basé sur des transformations de Hough (Duda & Hart, 1972), permettant la détection des trois cercles de couleur se trouvant sur la charge (Figure 19). La calibration pixel par centimètre est effectuée en détectant les bords de l'aire expérimentale sur les images des vidéos à l'aide d'une autre transformée de Hough. La position des 12 points d'ancrage sur l'objet est issue du tracking des trois points de couleur, de la calibration des vidéos, ainsi que de la connaissance théorique exacte de leur emplacement sur l'objet. La position de chaque point est trackée toutes les 0,2s (une image sur trois est analysée sur une vidéo initialement à 15ips) et les positions intermédiaires sont interpolées linéairement et lissées à l'aide d'un filtre médian. Les erreurs de tracking sont recensées si la distance entre les points trackés dépasse un certain seuil ( $\pm 20\%$  de la distance attendue) et elles sont corrigées en prenant en compte la géométrie de l'objet tracké. L'application du tracking sur les vidéos est en cours, les résultats ne seront pas présentés dans ce document.

### 3.2.7. Modèle mécanique des moments de force en 2D

#### 3.2.7.1. Introduction et avant-propos

Ce modèle mécanique a pour but de répondre aux questions : « quelles sont les forces exercées par chaque fourmi dans chaque disposition possible ? » ainsi que « quelles sont les dispositions les plus efficaces pour porter l'objet ? ». Ce modèle à deux dimensions a été utilisé afin d'estimer les forces verticales exercées par chaque fourmi lors d'une prise mandibulaire sur la charge afin de la maintenir horizontale (c'est-à-dire parallèle au sol). Le modèle correspond à une situation où un objet (la charge) pivote autour d'un axe de rotation et où des forces verticales sont appliquées (par les fourmis) afin de compenser la rotation vers le bas de ce corps (due à la gravité) (Figure 20). Si ce modèle n'a pas nécessairement prétention à mesurer l'intensité (en Newtons) des forces exercées, il permet d'estimer les forces qui *seraient* exercées par les fourmis si les conditions et hypothèses du modèle étaient vérifiées. Ce modèle, bien que simple, permet donc d'estimer le rôle de chaque fourmi dans le transport ainsi que leur participation dans le maintien de la charge à l'horizontale, notamment lorsque le transport se fait collectivement.

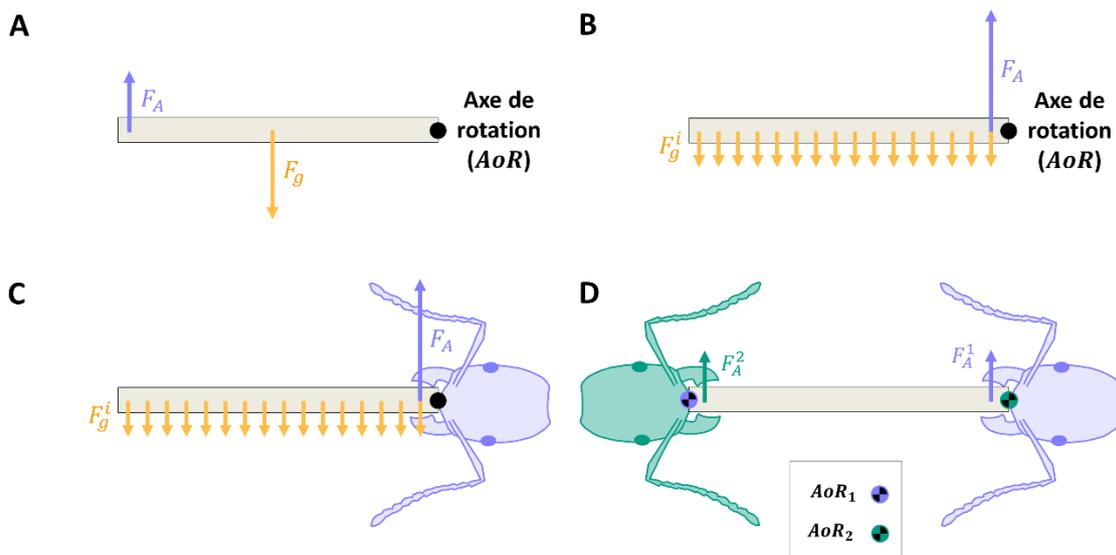


Figure 20 Calcul des forces individuelles exercées par les fourmis dans le cas d'un objet (tige) de densité uniforme à deux dimensions. (A) Afin de compenser le poids de l'objet et maintenir l'objet à l'horizontale, la force  $F_A$  à exercer doit être plus importante si son point d'application se situe proche de l'axe de rotation (AoR). (B) On peut décomposer la force de gravité  $F_g$  s'exerçant sur l'objet en plusieurs forces  $F_g^i$  s'exerçant sur différents éléments  $i$  tout le long de l'objet. (C) La fourmi 1, à droite de l'objet, exerce une force  $F_A^1$  pour maintenir l'objet à l'horizontale. La distance entre le point d'application de la force  $F_A^1$  se situant au fond de ses mandibules et l'axe de rotation AoR de l'objet étant faible, il faut qu'elle exerce une force importante pour maintenir l'objet à l'horizontale quand elle est seule sur la charge. (D) La fourmi 1 ainsi que la fourmi 2 exercent des forces qui sont faibles pour maintenir l'objet à l'horizontale. L'axe de rotation de la fourmi 1 est le point situé au fond de la prise mandibulaire de la fourmi 2, ce qui signifie que le point d'application de la force de la fourmi 1  $F_A^1$  est loin de son axe de rotation AoR<sub>1</sub>. La force  $F_A^1$  à exercer pour maintenir l'objet à l'horizontale est donc faible. On détermine  $F_A^2$  de la même manière.

### 3.2.7.2. Les forces et les moments

#### 3.2.7.2.1. Moment d'une force

La force exercée par la fourmi lorsqu'elle maintient l'objet à l'horizontale compense la capacité qu'a le poids de l'objet de le faire pivoter autour de son axe, mais comment la mesurer ? Afin de présenter le fonctionnement du modèle, imaginons d'abord qu'une tige parfaitement rigide soit fixée par une de ses deux extrémités à un axe de rotation. Si la tige est horizontale, la gravité va la faire tomber jusqu'à qu'elle reste pendue verticalement à son axe de rotation. La capacité qu'a une force (ici le poids  $F_g$ ) à faire tourner un objet (ici une tige) autour d'un axe de rotation correspond à ce qu'on appelle le moment d'une force, qu'on notera ici  $M\Delta(F_g)$ . Lorsqu'une force  $F_A$  est appliquée sur la tige afin de la maintenir immobile, il n'y a plus de mouvement, et par conséquent les moments des forces qui s'appliquent vers le bas (poids) et vers le haut (maintien) s'annulent. On a donc :

$$M\Delta(F_g) = M\Delta(F_A) \quad (1)$$

avec  $M\Delta(F_A)$  le moment de la force de maintien appliquée sur la tige.

Un moment de force se calcule par le produit de la distance entre son point d'application et l'axe de rotation de l'objet sur lequel elle s'applique. On a donc ici  $M\Delta(F_A) = F_A d$ , avec  $d$  la distance entre le point d'application de la force et l'axe de rotation de la tige. C'est l'effet levier qui explique, entre autres, pourquoi une porte est plus facile à ouvrir si on exerce une force de poussée loin de ses gonds plutôt que proche de ceux-ci (Figure 20A & B).

Afin de mesurer le moment de la force de gravité s'exerçant sur les objets testés dans nos expériences, nous avons décomposé ces objets en  $n$  éléments  $i$  (Figure 20B), chaque élément ayant une masse  $m_i$  (induisant un poids  $F_g^i = m_i g$ ) et étant situé à une certaine distance  $d^i$  de l'axe de rotation tel qu'on puisse mesurer la capacité qu'a le poids de cet élément à faire tourner l'objet autour de son axe, c'est-à-dire le moment de sa force. On peut calculer le moment de la force de gravité totale  $F_g$  en faisant la somme des moments des forces  $F_g^i$ :

$$M\Delta(F_g) = \sum M\Delta(F_g^i) = \sum F_g^i d^i$$

Grâce à la décomposition sur laquelle s'appuie notre calcul, si on connaît la densité locale des  $n$  éléments on peut calculer le moment de la force de gravité, même si l'objet n'est pas uniformément dense. Imaginons par exemple que la tige soit en bois et que son extrémité soit en plomb, elle n'aurait pas le même comportement qu'une tige entièrement en bois. Notre décomposition, bien que rudimentaire, permet d'en tenir compte.

Dans nos expériences, chaque objet a été lestée à l'aide de colle et de sable sur une zone se situant au centre de l'objet, à une distance d'environ 1.5mm de ses bords (Figure 21). La décomposition en  $n$  petits éléments permet donc de tenir compte de la densité plus importante de la charge dans la zone centrale (Table 4). On fait l'hypothèse que la densité dans cette zone centrale, ainsi que celle de la zone sans lest sur les bords de l'objet, est uniforme.

Ces zones uniformément denses sont visibles sur la Figure 21 ainsi que la distribution spatiale des éléments représentée pour deux nombres d'éléments différents (1225 et 41616). Nous avons choisi de décomposer les objets en 41616 éléments (Table 4), nombre respectant les exigences d'un maillage régulier carré (avoir une racine carrée entière, ici 204), et les exigences d'un maillage régulier triangulaire (pouvoir diviser la périphérie du triangle en  $d$  parties entières tel que  $n = (d^2 + d)/2 + d + 1$  dans notre cas, le côté du triangle est décomposé en  $d=287$  sections). La distribution spatiale des éléments sur la forme circulaire n'a pas de requis particuliers. Nous ne sommes pas parvenus à trouver un nombre d'éléments raisonnable pour nos simulations de moments de forces permettant de respecter la géométrie du rectangle en plus de celle du carré et du triangle. Par conséquent, le nombre d'éléments est légèrement inférieur (41472 au lieu de 41616) pour le rectangle.

La décomposition en  $n$  éléments est nécessaire pour calculer les forces individuelles des fourmis car la distance entre les axes de rotations de l'objet et chaque élément « dense » et « non-dense » qui le compose va varier en fonction de la position des fourmis autour de la charge. Le calcul des moments des forces, et donc de la force exercée par la fourmi, est effectivement dépendant du poids et de la distance aux axes de rotation de chacun des éléments. Ainsi par exemple, une fourmi qui agrippe le triangle par un de ses coins (e.g. Figure 21) doit soulever beaucoup d'éléments denses éloignés de son axe de rotation, alors que ces éléments sont beaucoup plus proches de l'axe de rotation pour une fourmi qui agrippe le triangle par un de ses côtés

Afin de déterminer la densité des  $n$  éléments considérés dans la décomposition que nous effectuons, il faut connaître la densité de l'objet sans lest et calculer de combien celle-ci est augmentée en présence du lest. Il faut pouvoir déterminer également quels sont les éléments qui sont lestés ou non en fonction de leur position sur l'objet. La densité de l'objet sans lest est donnée par la densité du papier bristol (200g/m<sup>2</sup>) et l'accroissement de celle-ci liée au lest varie en fonction des conditions expérimentales (charge de 50, 100 ou 150mg).

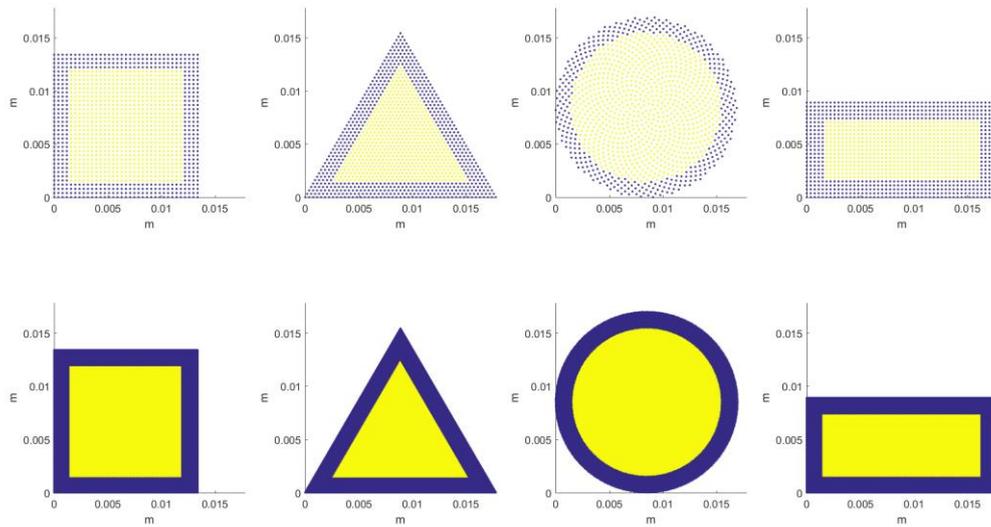


Figure 21 Exemples de décomposition en  $n$  éléments des quatre formes testées dans les expériences. Première ligne : décomposition en 1225 éléments. Deuxième ligne : décomposition en 41616 éléments. Les éléments jaunes sont les éléments se trouvant dans la zone qui a été lestée pour que la masse de l'objet atteigne la valeur souhaitée (50, 100 ou 150mg). Les éléments sont disposés sur un maillage carré pour les charges carrées et rectangulaires, sur un maillage triangulaire pour les charges triangulaires, et suivant la distribution des graines dans les cœurs de tournesol pour les charges circulaires. Ces distributions ont été choisies afin d'homogénéiser la surface couverte par chaque élément sur l'objet, malgré leurs géométries variées. Chaque élément couvre donc en moyenne  $0.004\text{mm}^2$  pour une masse de l'ordre du  $\mu\text{g}$  (Table 4).

Table 4 Décomposition par éléments de la surface des objets pour chaque forme et chaque masse de charge testées.

	Masse totale de la charge lestée (mg)	Surface totale de la charge (cm <sup>2</sup> )	Nombre d'éléments	Surface de chaque élément (mm <sup>2</sup> )	Masse de la charge sans lest (mg)	Masse du lest (mg)	Surface lestée (cm <sup>2</sup> )	densité du lest (mg/cm <sup>2</sup> )	Masse de chaque élément lesté ( $\mu\text{g}$ )	Masse de chaque élément non lesté ( $\mu\text{g}$ )
Carré	50	1.78	41616	0.0043	35.64	14.36	1.07	13.40	1.52	0.94
	100	1.78	41616	0.0043	35.64	64.36	1.07	60.06	3.52	0.94
	150	1.78	41616	0.0043	35.64	114.36	1.07	106.71	5.51	0.94
Triangle	50	1.37	41616	0.0033	27.44	22.56	0.89	25.34	1.56	0.73
	100	1.37	41616	0.0033	27.44	72.56	0.89	81.51	3.41	0.73
	150	1.37	41616	0.0033	27.44	122.56	0.89	137.68	5.27	0.73
Cercle	50	2.27	41616	0.0055	45.40	4.60	1.54	2.99	1.37	1.20
	100	2.27	41616	0.0055	45.40	54.60	1.54	35.48	3.14	1.20
	150	2.27	41616	0.0055	45.40	104.60	1.54	67.97	4.91	1.20
Rectangle	50	1.58	41472	0.0038	31.68	18.32	0.87	20.97	1.64	0.84
	100	1.58	41472	0.0038	31.68	68.32	0.87	78.21	3.83	0.84
	150	1.58	41472	0.0038	31.68	118.32	0.87	135.45	6.02	0.84

### 3.2.7.2.2. Cas d'une seule fourmi portant une charge

Si l'objet est horizontal et à l'équilibre on a  $M\Delta(F_g) = M\Delta(F_A)$  et par conséquent :

$$\sum F_g^i d^i = F_A d \quad (2)$$

Comme on connaît la densité de chaque élément  $i$  de l'objet ainsi que sa distance  $d^i$  par rapport à l'axe de rotation de l'objet et la distance  $d$  à laquelle est appliquée la force pour maintenir l'objet horizontal,

la seule inconnue dans l'équation (2) est la force appliquée verticalement sur l'objet,  $F_A$ . On peut calculer  $F_A$  tel que :

$$F_A = \frac{1}{d} \sum F_g^i d^i$$

Nous considérons dans ce modèle que lorsqu'une fourmi porte seule un objet à l'horizontale en l'agrippant par son extrémité, elle applique une force  $F_A$  à l'extrémité de ses mandibules, la base de ses mandibules correspondant à l'axe de rotation. La distance  $d$  de l'axe de rotation à laquelle la force  $F_A$  est appliquée correspond donc dans notre cas à la profondeur de la prise mandibulaire dont la mesure est détaillée ci-dessous.

### 3.2.7.2.3. Mesure de la profondeur mandibulaire

La profondeur mandibulaire a été estimée sur une photographie à la loupe binoculaire d'une tête de fourmi serrant une épingle de 0.5mm entre ses mandibules. En se plaçant sous la tête de la fourmi, on peut mesurer la profondeur des mandibules (Figure 22) que nous évaluons dans le cas des ouvrières d'*A. senilis* à 0,44mm. Notons qu'une erreur dans l'estimation de ce paramètre, bien que mesurant des éléments biologiquement pertinents, n'affectera pas nos résultats. En effet, la valeur exacte de la force exercée par une fourmi ou un groupe de fourmis sur l'objet transporté est directement proportionnelle à la valeur de la profondeur mandibulaire des fourmis, mais un biais dans la mesure de ce paramètre n'aura pas d'impact sur les comparaisons entre les résultats obtenus dans les différentes conditions expérimentales testées et sur les conclusions en découlant. Nous tenons à souligner que le modèle mécanique que nous avons utilisé sert avant tout à estimer un ordre de grandeur de l'intensité relative des forces à exercer sur l'objet pour le soulever et le transporter, et non à estimer l'intensité absolue de ces forces.

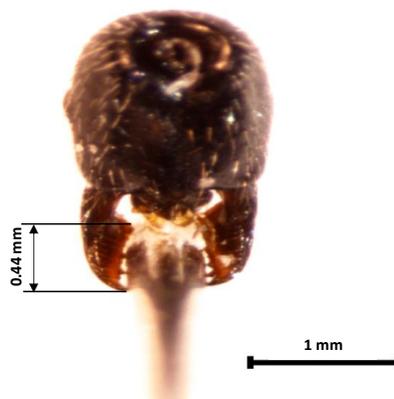


Figure 22 Photographie d'une prise mandibulaire d'une ouvrière d'*Aphaenogaster senilis* artificiellement provoquée sur une épingle de 0,5mm de diamètre. La profondeur d'une prise mandibulaire est estimée à 0,44mm.

#### 3.2.7.2.4. Cas de deux fourmis portant une charge

Imaginons que deux fourmis agrippent par leurs mandibules une tige rigide par chacune de ses extrémités (Figure 20D). Si la première fourmi lâche, l'objet tombe, comme si l'axe de rotation était la deuxième fourmi. Le calcul de la force que la première fourmi exerce pour maintenir l'objet à l'horizontale doit donc se faire sachant que l'axe de rotation de l'objet n'est pas localisé à la base de ses propres mandibules, mais à la base des mandibules de l'autre fourmi. La même approche est applicable à la deuxième fourmi. On peut donc écrire :

$$F_A^j = \frac{1}{d_j} \sum F_g^i d_j^i$$

Avec  $F_A^j$  la force exercée par la fourmi j,  $d_j$  la distance entre la prise mandibulaire de la fourmi j et son axe de rotation,  $F_g^i$  le poids de l'élément i, et  $d_j^i$  la distance entre l'élément i et l'axe de rotation de la fourmi j.

#### 3.2.7.2.5. Cas de trois fourmis portant une charge

Dans nos expériences nous avons proposé à nos fourmis non pas des tiges, mais des objets plats à transporter. Ces objets à deux dimensions peuvent être décomposés en un grand nombre de petits éléments (Figure 21), rigoureusement de la même manière que pour une tige (Figure 20). Chacun de ces éléments est alors non plus un point sur une ligne, mais une section de l'objet avec une densité connue (Table 4). Néanmoins, les deux dimensions de l'objet font que les axes de rotation ne sont pas des points mais des droites. Ainsi, lorsque trois fourmis portent une charge (Figure 23B), on peut calculer la force exercée par chaque fourmi en partant du principe que la droite qui passe par les points de prises des deux autres fourmis constitue un axe de rotation (Figure 23C-E). Pour évaluer la distance entre chaque élément de surface de l'objet et la droite définissant l'axe de rotation, nous avons calculé la distance de chaque élément avec son projeté orthogonal sur cette droite. Ce raisonnement est valable pour chaque fourmi et la force à appliquer par chaque fourmi dépend donc du positionnement des deux autres. Chaque fourmi possède donc un rôle à l'échelle individuelle, en exerçant une force pour maintenir l'objet à l'horizontale, et un rôle à l'échelle collective, en définissant les axes de rotation pour les autres fourmis.

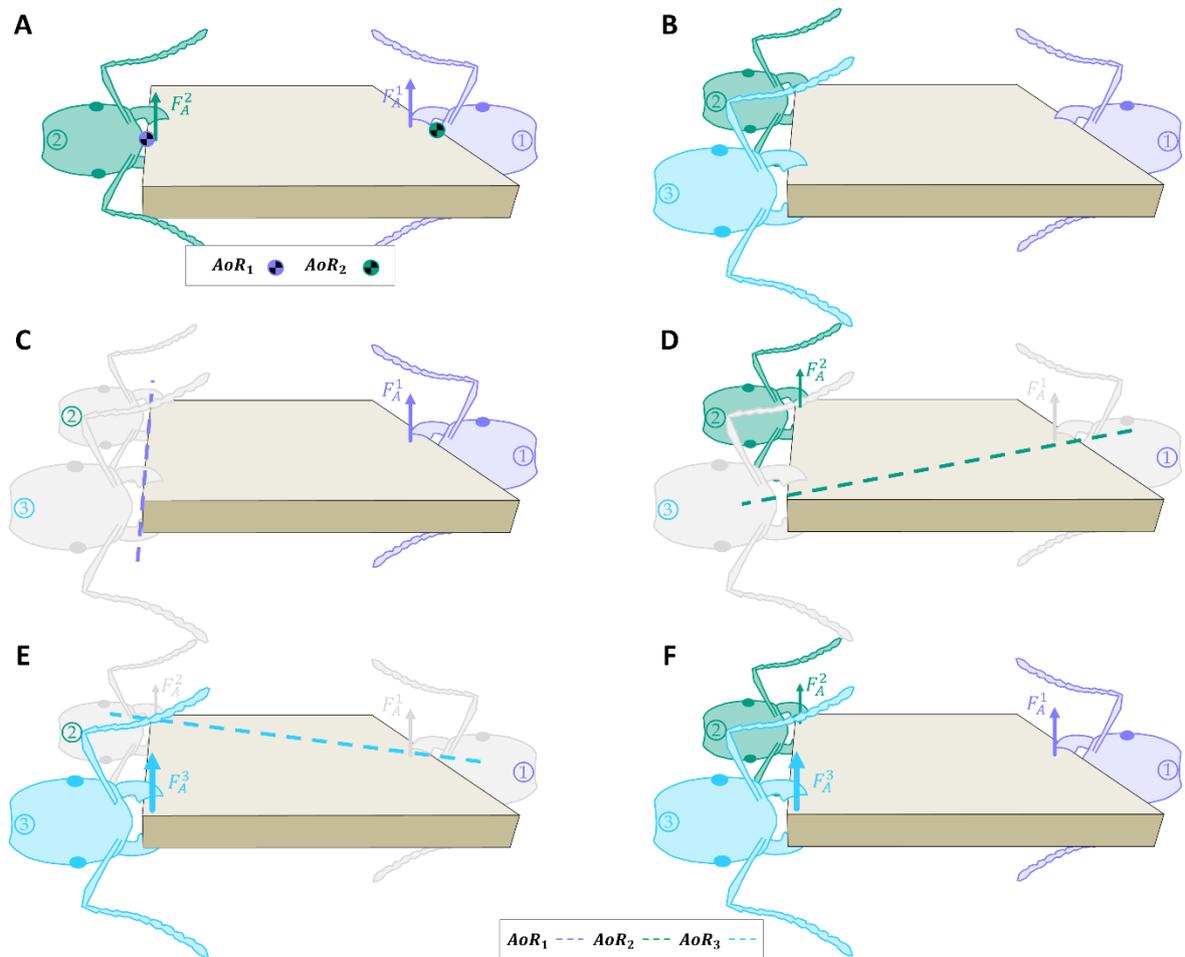


Figure 23 Exemples de détermination d'axes de rotations dans le cas où un objet est porté à l'horizontale par deux (A) ou trois fourmis (B-F). (A) Dans le cas où l'objet est porté par deux fourmis, l'axe de rotation de l'objet pour chaque fourmi, AoR, est le point se situant au niveau des mandibules de l'autre fourmi portant l'objet. (B-F) A partir de 3 individus les axes de rotation de l'objet pour chaque fourmi sont déterminés par la droite passant par le point d'application de la force exercée par les deux autres fourmis présentes sur la charge. Ainsi on peut déterminer la force  $F_A^1$  que doit appliquer la fourmi 1 en considérant qu'elle maintient l'objet à l'horizontale sachant qu'il pivote autour de l'axe de rotation AoR<sub>1</sub> déterminé par la droite joignant les points de prise des fourmis 2 et 3 (C). On peut appliquer le même raisonnement et obtenir les forces exercées par la fourmi 2 (D) et 3 (E). (F) On calcule l'avantage mécanique d'une disposition des fourmis autour de l'objet en divisant le poids de l'objet par la somme des forces exercées par toutes les fourmis  $F_A^j$ . Une bonne disposition autour de la charge amène à un avantage mécanique de 1 (toutes les forces exercées participent au port de l'objet) et une mauvaise disposition amène à un avantage mécanique qui tend vers 0 (plus de forces exercées que nécessaires pour soulever l'objet).

### 3.2.7.2.6. Cas de plus de trois fourmis portant une charge

Dans le cas où plus de trois fourmis sont mobilisées sur une charge, il est difficile de déterminer le ou les axes de rotations sur lesquels se baser pour calculer les forces individuelles. Nous avons pris le parti ici de calculer la force exercée sur la charge par chaque fourmi en faisant la moyenne des forces appliquées dans toutes les configurations à trois fourmis (1 seul axe de rotation) dans lesquelles elle peut être impliquée (Figure 24). Pour chaque fourmi il s'agit donc de considérer tous les couples possibles qui peuvent être formés par les autres fourmis présentes sur la charge, de trouver l'axe de rotation formé

par chaque couple, de calculer la force exercée par la fourmi dans cette situation et d'en faire la moyenne sur toutes les configurations à trois fourmis dans lesquelles elle peut être impliquée. Ainsi, Dans la figure Figure 24, le calcul de la force de la fourmi 1  $F_A^1$  se fait en se basant sur les forces à exercer via l'axe de rotation A)  $AoR_1^{(2,3)}$  formé par le couple de fourmis 2 et 3, puis B)  $AoR_1^{(2,4)}$  formé par le couple de fourmis 2 et 4, puis C)  $AoR_1^{(3,4)}$  formé par le couple de fourmis 3 et 4. Enfin, D) on estime la force  $F_A^1$  en faisant une moyenne des forces de  $F_A^1$  dans les 3 cas de figure précédent. Pour 4 fourmis simultanément sur une charge, il suffit de calculer les forces de 3 couples de fourmis. Pour 5 fourmis sur la charge, il faudrait en calculer 6, et pour 6 fourmis 10. Le nombre de couple se calcule comme le nombre de combinaisons de 2 (couple formant un axe) parmi n-1 fourmis (coefficient binomial), c'est-à-dire  $\binom{n-1}{2} = \frac{(n-1)!}{2(n-3)!}$  pour n fourmis simultanément sur la charge. Ce qui donne 55 forces issus de 55 axes de rotations pour calculer les forces d'une seule fourmi dans le cas où 12 fourmis sont simultanément sur la charge, méthode à répéter 12 fois donc. Ce choix méthodologique pour des effectifs importants est arbitraire et fortement discutable. Une autre approche possible consisterait par exemple à considérer que seul l'axe de rotation le plus proche de la fourmi soit pris en compte. Cependant, le biais hypothétique de cette méthode serait à minimiser car au total dans nos expériences on observe 4 fourmis ou plus simultanément sur une charge dans 0.1% seulement du temps expérimental.

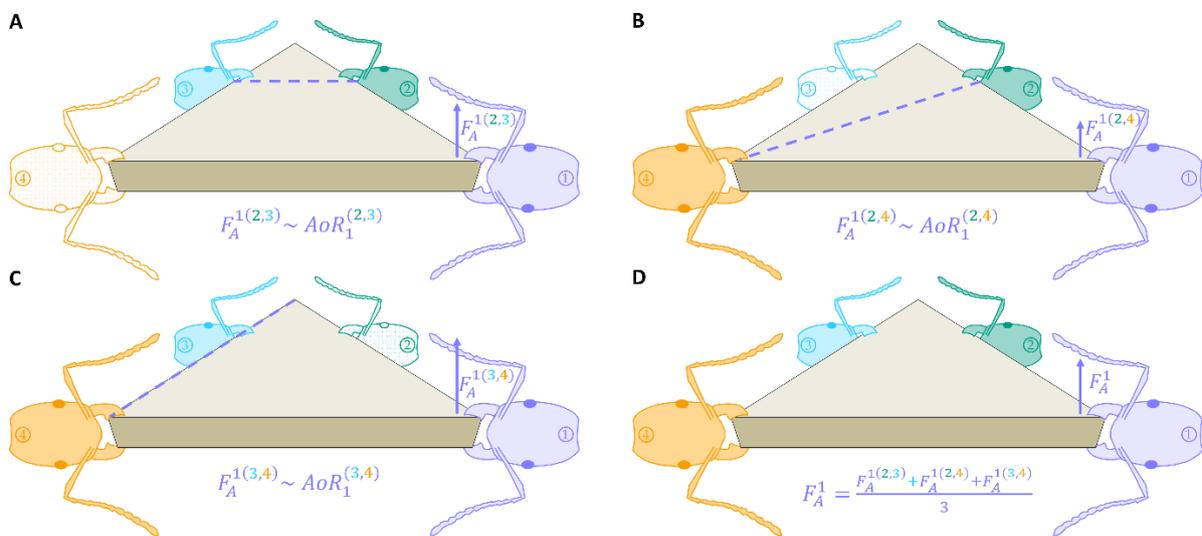


Figure 24 Calcul de la force exercée par la fourmi 1, basée sur la moyenne des forces à exercer pour chacun des 3 couples de fourmis formant un axe de rotation. La même méthode est appliquée pour plus de 4 fourmis, allant jusqu'à 12 fourmis.

### 3.2.7.3. L'efficacité du port

#### 3.2.7.3.1. Avantage mécanique collectif

Comment mesurer l'efficacité du transport d'un objet ? Nous proposons ici de la mesurer par une métrique que nous appellerons avantage mécanique, basée sur le rapport entre le poids de l'objet et les forces exercées par les fourmis pour le soulever. Si chaque fourmi sert d'axe de rotation à l'autre, on

notera qu'en comparaison avec le cas individuel, on a une augmentation des distances avec l'axe de rotation dans le cas à deux fourmis (si la tige est assez grande). Les fourmis ont donc besoin de moins de force pour maintenir l'objet à l'horizontale individuellement et collectivement (si on fait la somme des forces individuelles). On peut quantifier la « facilité » avec laquelle les fourmis portent collectivement, et donc l'efficacité du transport collectif, en calculant un avantage mécanique  $AM$  tel que  $AM = \frac{F_g}{\sum F_A^j}$  avec  $F_A^j$  la force exercée par chaque fourmi  $j$  et  $F_g$  le poids de l'objet. L'avantage mécanique est donc défini comme étant le rapport entre le poids de l'objet et la somme des forces exercées par les fourmis. Sa valeur, dans notre cas, est bornée entre 0 et 1 inclus. Un avantage mécanique qui tend vers 0 signifie que la somme des forces appliquées pour maintenir l'objet à l'horizontale est beaucoup plus élevée que la force réellement nécessaire pour maintenir l'objet à l'horizontale (qui est égale au poids de l'objet). Le port n'est donc pas efficace. Un avantage mécanique tend vers 1 indique que peu de forces non-nécessaires sont exercées sur l'objet. Le port est donc efficace.

La force exercée par chaque fourmi pour soulever l'objet dépendant de la position des autres fourmis, l'avantage mécanique dépend de la disposition des fourmis autour de l'objet. Ainsi, sur la Figure 25, la disposition en A) est efficace, son avantage mécanique est de 0.9582. La disposition en B) par contre est moins efficace et possède un avantage mécanique de 0.4306, ce qui signifie que la somme des forces exercées par les fourmis est égale à plus du double du poids de l'objet. Les dispositions en C) et en D) sont équivalentes et assez efficaces, avec un avantage mécanique de 0.8538.

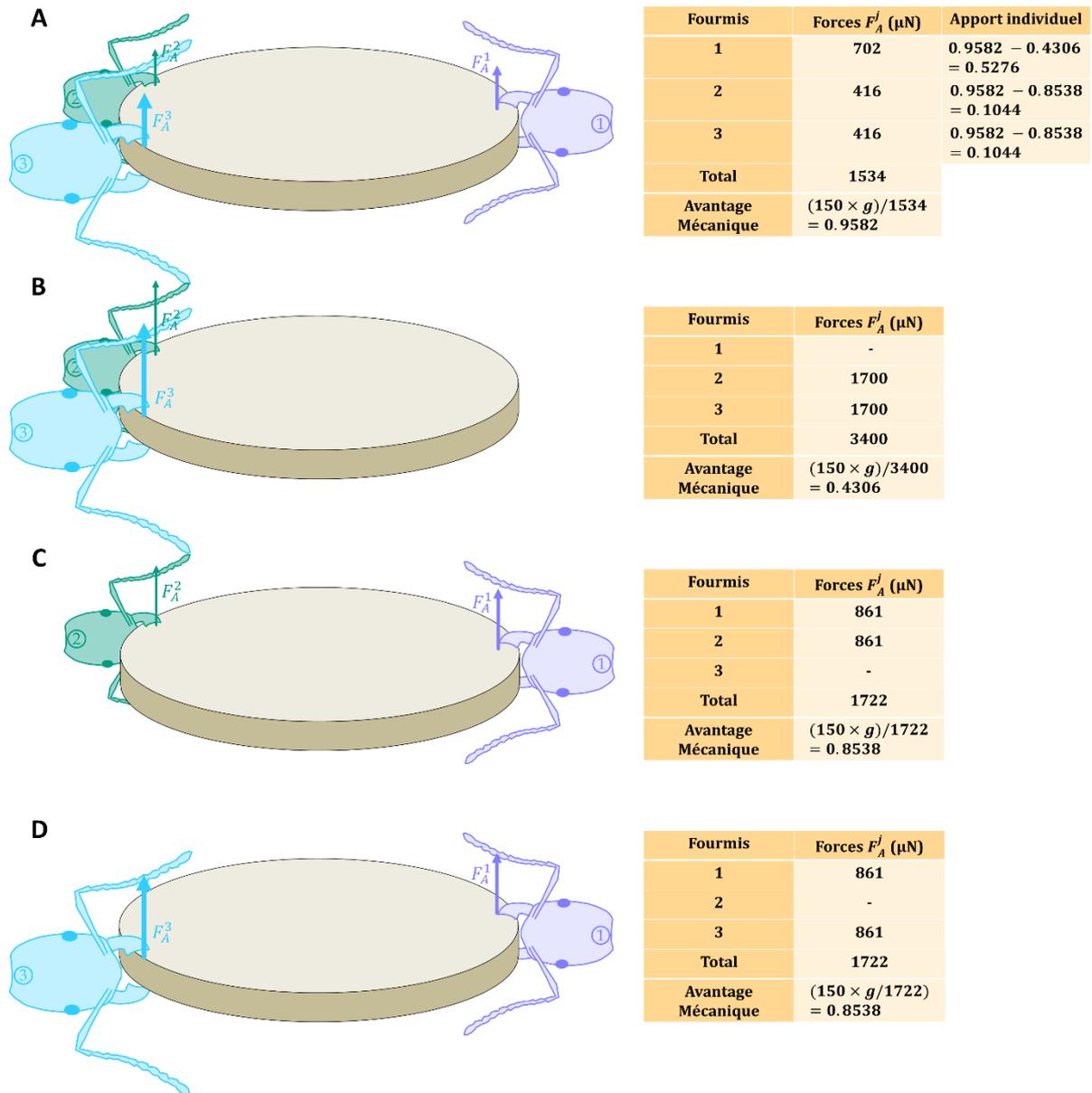


Figure 25 Exemple du calcul de l'avantage mécanique et de l'apport mécanique individuel pour des fourmis soulevant une charge circulaire d'une masse de 150mg. Les forces de chaque individu sont calculées en fonction des axes de rotations formés par les autres individus agrippant l'objet.

### 3.2.7.3.2. Apport individuel à l'avantage mécanique

À quel point chaque individu est-il crucial pour que le port de l'objet soit efficace ? Nous avons vu ci-dessus que l'avantage mécanique dépend de la disposition des fourmis autour de la charge, via la somme des forces exercées par les individus mobilisés. Ainsi, on peut mesurer l'apport de chaque individu, non pas seulement en mesurant sa contribution physique au transport, c'est-à-dire la force qu'il applique sur la charge, mais en mesurant également le changement d'avantage mécanique qui se produirait s'il venait à lâcher. Par exemple, dans la Figure 25, la disposition peu efficace en B) est obtenue si la fourmi 1 lâche l'objet dans la disposition A). Son apport individuel est important (0.5276), car, sans elle, l'avantage mécanique diminuerait fortement (de 0.9582 à 0.4306). A l'inverse, les fourmis 2 et 3 en A) ont un apport

individuel faible (0.1044), car si l'une d'elles lâche l'objet l'avantage mécanique ne diminue que de peu (de 0.9582 à 0.8538). Notons que si l'apport mécanique des individus est lié à la force exercée par celui-ci, il dépend surtout de la localisation de sa prise sur l'objet. Nous pourrions nous attendre ici à ce qu'un individu avec un apport individuel important maintienne sa prise plus longtemps toute chose égale par ailleurs.

### 3.2.8. Etude des dispositions autour de la charge

Comme nous l'avons vu plus haut, chaque disposition des fourmis autour de l'objet à transporter possède un certain avantage mécanique. Afin de déterminer si les fourmis préfèrent s'organiser autour de la charge suivant certaines dispositions, par exemple les dispositions dont l'avantage mécanique est élevé, il faut 1) recenser toutes les dispositions possibles autour de l'objet 2) identifier si certaines dispositions sont favorisées par les fourmis. Le second point soulève plusieurs questions, notamment, « comment quantifier une préférence pour une certaine disposition ? » et plus spécifiquement, « comment savoir si la fréquence à laquelle cette disposition est observée diffère de celle qui serait obtenue par un placement au hasard des fourmis autour de l'objet » ?

#### 3.2.8.1. Recensement des dispositions possibles de fourmis autour des objets

Chaque objet possède 12 points d'ancrage, chacun pouvant être occupé, ou non, par une fourmi lors d'une prise mandibulaire. Chaque objet peut donc avoir simultanément entre 0 et 12 fourmis en prise mandibulaire. Le nombre de dispositions possibles et en théorie observables s'élève donc à  $2^{12}$  soit 4096. Chaque disposition peut donc hériter d'un identifiant allant de 0 à 4095. Ainsi, si l'on sait qu'une disposition est par exemple constituée d'une prise au point 1, d'une autre au point 7 et d'une dernière au point 12, on peut connaître son identifiant comme :  $id = \sum 2^{i-1} = 2^{1-1} + 2^{7-1} + 2^{12-1} = 2113$ . Cette méthode est inversible, et permet donc de connaître les points de prises qui sont occupés dès lors qu'on connaît l'identifiant d'une disposition. Il s'agit en réalité de passer d'une valeur en base 2 (en 12 bits) à une valeur en base 10, et inversement.

Cependant, les objets proposés possèdent des axes de symétrie permettant de trouver des dispositions en réalité équivalentes. La Figure 26 montre par exemple six dispositions différentes qui sont en réalité équivalentes, car elles ont toutes un point d'ancrage proche d'un angle et un autre au centre du côté lui faisant face. Lorsque plusieurs dispositions sont équivalentes, elles sont regroupées sous le plus petit des identifiants, ici le numéro 66. Par ce procédé nous avons pu réduire drastiquement le nombre de dispositions à analyser, passant de 4096 à 224 dispositions uniques pour le cercle, 570 pour le carré et 752 pour le triangle (Table 4). Le détail du nombre de dispositions uniques par nombre de fourmis présentes simultanément sur l'objet est présenté dans la Table 5. Dans la suite de ce manuscrit, le terme « disposition » fera toujours référence aux dispositions en prenant en compte la géométrie et les

symétries. Ainsi les six dispositions de la Figure 26 seront traitées comme une unique disposition, car équivalentes.

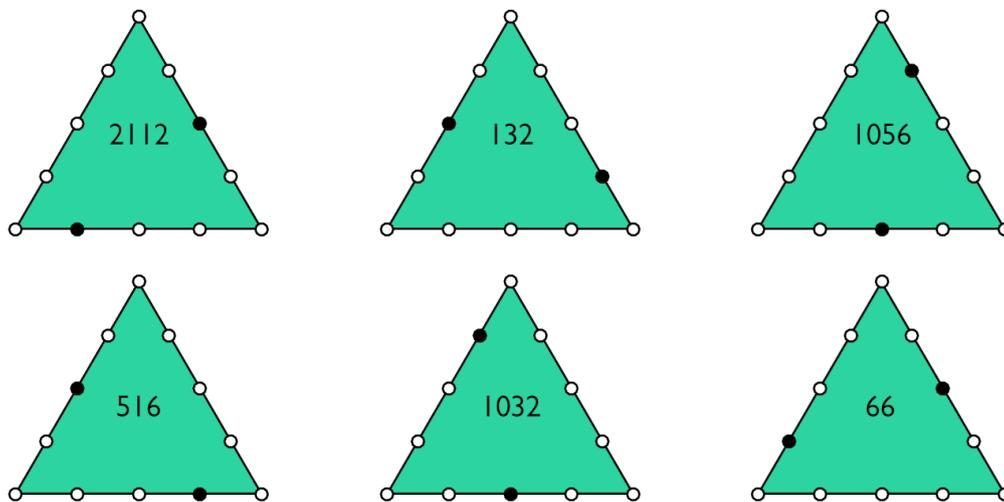


Figure 26 Exemples de dispositions équivalentes par effet de symétrie pour la forme triangle et pour 2 fourmis portant l'objet. Les points noirs correspondent à des emplacements occupés par des fourmis, les points blancs à des emplacements vacants.

Table 5 Nombre réel de dispositions par forme d'objet pour un nombre de fourmis sur l'objet allant de 0 à 12.

Nombre de fourmis	Cercle	Carré	Triangle
0	1	1	1
1	1	2	3
2	6	12	14
3	12	30	43
4	29	72	90
5	38	104	142
6	50	128	166
7	38	104	142
8	29	72	90
9	12	30	43
10	6	12	14
11	1	2	3
12	1	1	1
<b>Total</b>	<b>224</b>	<b>570</b>	<b>752</b>

### 3.2.8.2. Les dispositions autour de la charge sont-elles aléatoires ?

#### 3.2.8.2.1. Distinguer les dispositions surreprésentées

Comment distinguer des dispositions prises par les fourmis (en transport collectif) d'un ensemble de prises mandibulaires simultanées et se produisant de façon indépendante sur un objet ? Pour répondre à cette question, nous avons généré des prises mandibulaires via un modèle nul puis nous avons comparé

les fréquences d'occurrences des dispositions observées et le temps passé dans chaque disposition par les fourmis avec celles obtenues par notre modèle nul.

Le modèle nul simule des évènements de prise et de lâcher en randomisant l'ordre des prises et lâchers observés pour chaque point d'ancrage de l'objet. Pour chaque point d'ancrage, s'il est vacant, on détermine le moment où il sera occupé en tirant aléatoirement une durée observée parmi les expériences pendant laquelle un point d'ancrage a été vacant (temps écoulé entre deux prises sur un même point). Si le point d'ancrage est occupé par une fourmi, on détermine le moment où il sera à nouveau vacant en tirant aléatoirement une durée observée parmi les expériences pendant laquelle un point d'ancrage a été occupé (durée de prise, donc). Ceci revient à simuler des prises avec un « taux de prise » et un « taux de lâcher », à la différence que cette approche ne se base sur aucune hypothèse paramétrique relative à la distribution des durées d'occupation ou non des points d'ancrage. Afin de conserver les dynamiques de prises et de lâchers propres à chaque condition de mobilité, nous avons réalisé un modèle pour chaque condition de mobilité. Ainsi, les dispositions obtenues par les fourmis dans le cas où l'objet est libre seront comparées avec celles obtenues par notre modèle nul, basé sur une randomisation des évènements de prises et de lâchers observé dans le cas libre.

Chaque simulation commence par un objet sans fourmi (12 points d'ancrages vides), et s'arrête une fois qu'un nombre de prises correspondant à la moyenne du nombre de prises par réplicat est atteint (26 dans le cas de la condition libre, 16 dans le cas condition fixée avec une épingle et 13 dans la condition fixée avec deux épingles). Les simulations se font sur des objets « sans formes » c'est-à-dire que chaque point de prise est équivalent et indépendant et possède deux états à chaque instant « occupé » ou « libre ». En connaissant pour chaque point les moments où ils sont occupés et libres, on peut ensuite déterminer les différentes dispositions des fourmis autour de l'objet dans les simulations à chaque instant. Les dispositions obtenues (entre 0 et  $2^{12} = 4095$ ) peuvent alors être appliquées aux différentes formes (un des 752 triangles, 224 cercles et 570 carrés cf. Table 5) de la même façon que dans les expériences.

On mesure alors pour chaque disposition dans les expériences et les simulations : l'occurrence (le nombre de fois où la disposition est observée divisé par le nombre de dispositions observées dans les expériences/simulations) ainsi que la proportion de temps passée dans cette disposition (total du temps dans cette disposition divisé par le total du temps expérimental/simulé). Nous nous concentrerons dans ce qui suit sur la proportion de temps.

Pour chaque disposition, on mesurera un indice de surreprésentation  $RSurrep_t$  compris entre 0 et 1 par :

$$RSurrep_t = \frac{p_{obs}}{p_{Null} + p_{obs}}$$

Où  $p_{obs}$  est la proportion de temps passé dans une disposition, calculée à partir des données expérimentales, et  $p_{Null}$  est la proportion de temps passé dans cette même disposition calculée à partir des simulations. Ainsi, si pour une disposition donnée  $RSurrep_t$  tend vers 1 alors cette disposition est observée beaucoup plus fréquemment dans les expériences que dans les simulations où les prises et lâchers sont indépendantes les uns des autres, on dira qu'elle est sur-représentée. Si  $RSurrep_t = 0.5$ , alors cette disposition n'est pas plus fréquente que dans les simulations où les prises sont indépendantes les uns des autres. Et enfin si  $RSurrep_t$  tend vers 0, cette disposition est observée beaucoup moins fréquemment que dans les simulations où les prises sont indépendantes les uns des autres, on dira qu'elle est sous-représentée. La valeur de l'indice de surreprésentation pour chaque disposition indique donc si la disposition est sur-représentée (1) ou sous-représentée (0) dans les expériences par rapport à ce qui serait attendu, avec les mêmes taux de prise et de lâcher, si les prises et les lâchers de chaque fourmi étaient indépendants les uns des autres. Ceci permet de faire la part de ce qui peut être expliqué par le taux de prise et de lâcher de chaque fourmi dans les expériences et/ou par les interactions qui peuvent se produire entre fourmis lors des prises simultanées. On peut ensuite regarder si les dispositions plus fréquemment observées dans les expériences correspondent à des dispositions ayant un avantage mécanique plus élevé.

#### 3.2.8.2.2. Distinguer les transitions entre dispositions surreprésentées

Si on constate qu'une disposition est maintenue plus longtemps dans les expériences que dans les simulations, cela signifie que cette disposition est surreprésentée chez les fourmis. On peut alors se demander si cette disposition, en plus d'être maintenue plus longtemps, est recherchée par les fourmis et si elle est rejointe plus rapidement dans les expériences que dans les simulations à partir d'une même disposition. On peut donc s'intéresser au temps moyen qu'il faut pour passer d'une disposition à une autre. Notamment, certaines transitions entre dispositions sont-elles plus rapides ou plus lentes que ce qui est prévu par le modèle nul, par exemple les transitions entre dispositions permettant d'augmenter l'avantage mécanique ? Cette surreprésentation peut être calculée comme précédemment, en comparant le temps moyen de transition entre deux dispositions dans les expériences et les simulations.

Si certaines dispositions sont surreprésentées et leur temps pour y accéder est réduit, cela pourrait suggérer que les fourmis modifient collectivement leur comportement de prise (et non seulement de lâcher) en faveur (à la recherche) de ces dispositions, ce qui est cognitivement plus complexe que de conserver une disposition atteinte aléatoirement qui semble convenir.

#### 3.2.9. Analyse des données

L'analyse statistique des données a été effectuée avec R 4.2.1 (2022-06-23 ucrt) (RCore Team 2022) et l'éditeur RStudio (v. 2022.07.0). L'impact de la mobilité de l'objet, de sa masse et de sa forme sur le nombre de prises mandibulaires a été évalué en utilisant un modèle mixte (Inverse Gaussian Linear Mixed

Model) avec en effet aléatoire la colonie, ainsi que le réplicat en effet aléatoire imbriqué (« *nested* »). L'impact de la mobilité de l'objet, de sa masse et de sa forme sur l'investissement global (le temps total passé en prise) a été évalué en utilisant un modèle mixte (Gamma Linear Mixed Model). L'impact de la mobilité, de la masse et de la forme de l'objet sur les durées de prises ont été étudiées à l'aide de modèles de Cox proportionnels mixtes avec en effet aléatoire la colonie, ainsi que le réplicat en effet aléatoire imbriqué.

L'analyse des surreprésentations des dispositions et des transitions a été effectuée via un modèle mixte (Binomial Linear Mixed Model) avec la forme de l'objet en variable aléatoire.

La librairie *glme* (Weerahandi & Yu, 2020) a été utilisée pour les LMM. Les différents modèles possibles ont été comparés à partir de leur AIC en utilisant les fonctions de la librairie *MuMin* (Bartoń, 2023). Les analyses de survie ont été effectuées à l'aide des librairies *survival* (Therneau, 2023), *survminer* (Kassambara et al., 2021) et *coxme* (Therneau, 2012). Les simulations de prises issues du modèle nul, calculs des forces et des avantages mécaniques ont été réalisés à l'aide de Matlab 2016a (MATLAB, 2016).

### 3.3. Résultats

#### 3.3.1. Prise mandibulaire

Nous décrivons ici les comportements de prises mandibulaires globaux au sein des réplicats. Avant de s'intéresser à l'efficacité du transport dans la régulation du comportement des fourmis, il est effectivement important de décrire les comportements observés. Nous explorerons ici :

- 1) l'influence de la forme de l'objet, que l'on suppose négligeable, car les enjeux énergétiques et mécaniques restent les mêmes quelle que soit la forme de l'objet.
- 2) L'influence de la mobilité de la charge, que l'on suppose important si la fourmi utilise le mouvement de l'objet pour changer de stratégie.
- 3) l'influence de la masse de la charge, que l'on suppose réel, car les enjeux mécaniques et énergétiques sont proportionnels à la difficulté de la tâche.

Nous avons caractérisé les comportements de prises mandibulaires moyens via quatre mesures :

- 1) Le nombre total de prises, en tant qu'indicateur de l'initiative sur la tâche. Un nombre de prises important pourrait souligner un nombre important de tentatives de transport par exemple, ce qui pourrait être attendu dans les situations où l'objet ne peut pas bouger.
- 2) La durée des prises, en tant qu'indicateur de la persistance sur la tâche. On peut supposer que si un transport est efficace (ou du moins, a lieu !) les prises mandibulaires pourraient être plus longues. On peut s'attendre par exemple à ce que la durée des prises soient plus longues pour

les charges pouvant être déplacées (correspondant à un transport) et pour les charges plus lourdes.

- 3) La somme des durées de prises, en tant qu'indicateur de l'investissement collectif sur la tâche. La charge possède le même bénéfice nutritif, qu'elle soit mobile ou non, et qu'elle pèse 50mg ou le triple. Ainsi, il pourrait être attendu que la somme des durées de prises, proxy de l'investissement global sur la tâche, soit la même. Cependant, les objets mobiles pourraient impliquer un investissement plus important par renforcement « je tire, ça bouge, donc je continue de tirer ».
- 4) Le nombre de fourmis simultanément en prise sur l'objet, en tant qu'indicateur de la mobilisation sur la tâche. Une dynamique de transport collectif devrait effectivement se manifester par une proportion de temps importante avec au moins deux fourmis simultanément mobilisées sur la charge. Au contraire, un abandon de la tâche devrait se manifester par une proportion de temps importante sans aucune prise mandibulaire. On peut s'attendre à ce que le nombre de fourmis transportant simultanément soit plus important pour les charges transportables, notamment si celles-ci ont un poids important (car nécessitant davantage de porteuses).

Afin de déterminer une potentielle corrélation entre nos trois variables indépendantes et nos 4 variables dépendantes, nous avons comparé les AIC (Akaike Information Criterion) de modèles candidats constitués des différentes variables indépendantes. Nous aurons donc un modèle complet avec des modèles imbriqués ainsi qu'un modèle nul. Les modèles retenus seront indiqués en encadrant en gras la case « AIC ». Les modèles statistiques divers (modèle des risques proportionnels de Cox, modèles linéaire généralisé à effets mixtes) sont représentés à l'aide d'un encadré représentant la ligne de code, en R, correspondant.

### 3.3.1.1. Nombre de prises

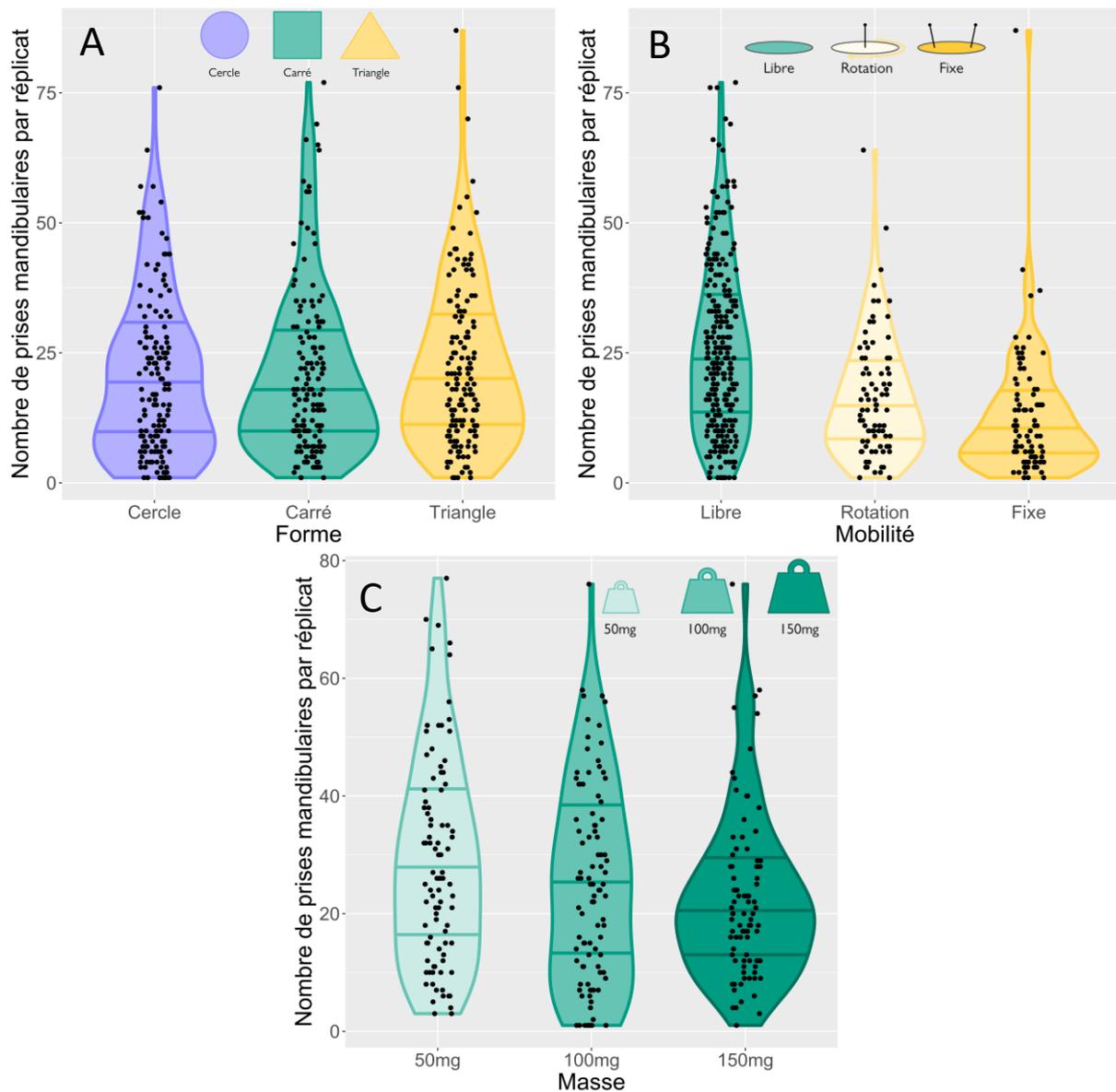


Figure 27 Distributions du nombre de prises mandibulaires par réplicats pour les différentes conditions. (A) pour chaque condition de forme d'objet. (cercle  $n = 154$ , carré  $n = 149$ , triangle  $n = 150$ ) (B) pour chaque condition de mobilité de la charge (libre  $n = 275$ , rotation  $n = 86$ , fixe  $n = 92$ ) (C) pour chaque condition de masse de charge (50mg  $n = 91$ , 100mg  $n = 95$ , 150mg  $n = 89$ ).. Les lignes horizontales correspondent aux premiers, seconds (médianes) et troisièmes quartiles.

```
glmer( nbGrasp ~ FixCondition + Shape + (1 | Colony/Réplicat),
      data = GlobalVarExperiments, family = "Inv.Gaussian")

glmer( nbGrasp ~ Mass + Shape + (1 | Colony/Réplicat),
      data = GlobalVarExperimentsFREE, family = "Inv.Gaussian")
```

Table 6 Comparaison des modèles statistiques étudiant le nombre de prises par réplicat (représenté sur la Figure 27). Les valeurs de coefficients de contrastes entre la modalité de référence et chaque modalité ainsi que leurs intervalles de confiance à 95% sont indiquées. Les modalités de références sont la condition de mobilité « Libre », la condition de masse « 50mg » (la plus légère) et la forme « rond ».

	Condition Mobilité		Masse		Forme		n	AIC		
	Rotation	Fixe	100mg	150mg	Carré	Triangle				
Tout	-0.47 [-0.64 -0.30]	-0.76 [-0.93 -0.59]			0.05 [-0.11 0.20]	0.14 [0.01 0.29]	453	3530.0		
	-0.47 [-0.63 -0.30]	-0.75 [-0.91 -0.58]							453	<b>3529.2</b>
							0.03 [-0.13 0.20]	0.1 [-0.07 0.26]	453	3605.7
									453	3602.9
Libre seulement			-0.15 [-0.35 0.04]	-0.25 [-0.47 -0.07]	-0.02 [-0.22 0.17]	0.03 [-0.17 0.22]	275	2271.2		
			-0.15 [-0.34 0.04]	-0.26 [-0.46 -0.06]			275	<b>2267.3</b>		
							-0.01 [-0.20 0.20]	0.02 [-0.17 -0.22]	275	2274.0
									275	2269.9

On suppose que le nombre de prises mandibulaires ne devrait pas varier en fonction de la forme de la charge. Le problème de la tâche de transport, tout mécanique et énergétique qu'il soit, est en effet le même que la charge soit triangulaire, circulaire ou bien carré. Cependant, la charge libre devrait susciter un plus grand nombre de prises mandibulaires qu'une charge fixée ou en rotation.

Sur la Figure 27A, on ne note graphiquement aucune différence entre les trois formes. On observe graphiquement sur la Figure 27B que le nombre de prises mandibulaires sur la charge semble être plus important si la charge est libre. Graphiquement toujours, on ne semble pas distinguer de différence entre les conditions fixe et rotation. La lecture de la Figure 27C nous indique qu'un potentiel effet de la masse des charges pourrait réduire le nombre de prises mandibulaires.

On note dans la Table 6 que, dans les cas où l'objet est libre le modèle avec le plus faible AIC est celui se basant uniquement sur la masse de l'objet (AIC 2267.3). Dans le cas où toutes les conditions de mobilités sont traitées (excluant donc la masse du modèle), on note que deux modèles sont équivalents en terme d'AIC. Le modèle basé sur les conditions de mobilité (AIC 3529,2), et le modèle complet (AIC 3530.0)

sont effectivement équivalents car la différence entre leur AIC est inférieure à 2. Dans ce contexte, il est préférable de sélectionner le modèle le plus simple, à savoir, celui se basant exclusivement sur la condition de mobilité.

Dans le cas des objets libres on peut rejeter le rôle supposé de la forme de l'objet sur le nombre de prises, et ne conserver que le rôle de la masse. C'est aussi le cas pour les autres conditions de mobilités : la forme n'apporte pas d'information supplémentaire et n'a pas d'impact sur le nombre de prises.

L'examen de la taille d'effet nous indique que la masse de l'objet n'a un effet sur le nombre de prises mandibulaires que lorsqu'elle devient supérieure à 100mg. Le nombre de prises mandibulaires diminue alors.

La condition de mobilité joue un rôle sur le nombre de prises mandibulaires qui sont plus nombreuses si l'objet est libre. L'analyse de la taille d'effet nous indique que le nombre moyen de prises est effectivement multiplié par un facteur 1.60 par rapport à la condition rotation et par un facteur 2.12 par rapport à la condition fixe. Plus étonnant, le nombre de prises en condition rotation est multiplié par un facteur 1.32 par rapport à la condition fixe.

En conclusion : Un objet libre va induire un plus grand nombre de prises, et parmi les objets libres, nous observons moins de prises mandibulaires sur les objets plus lourds.

### 3.3.1.2. Durée des prises

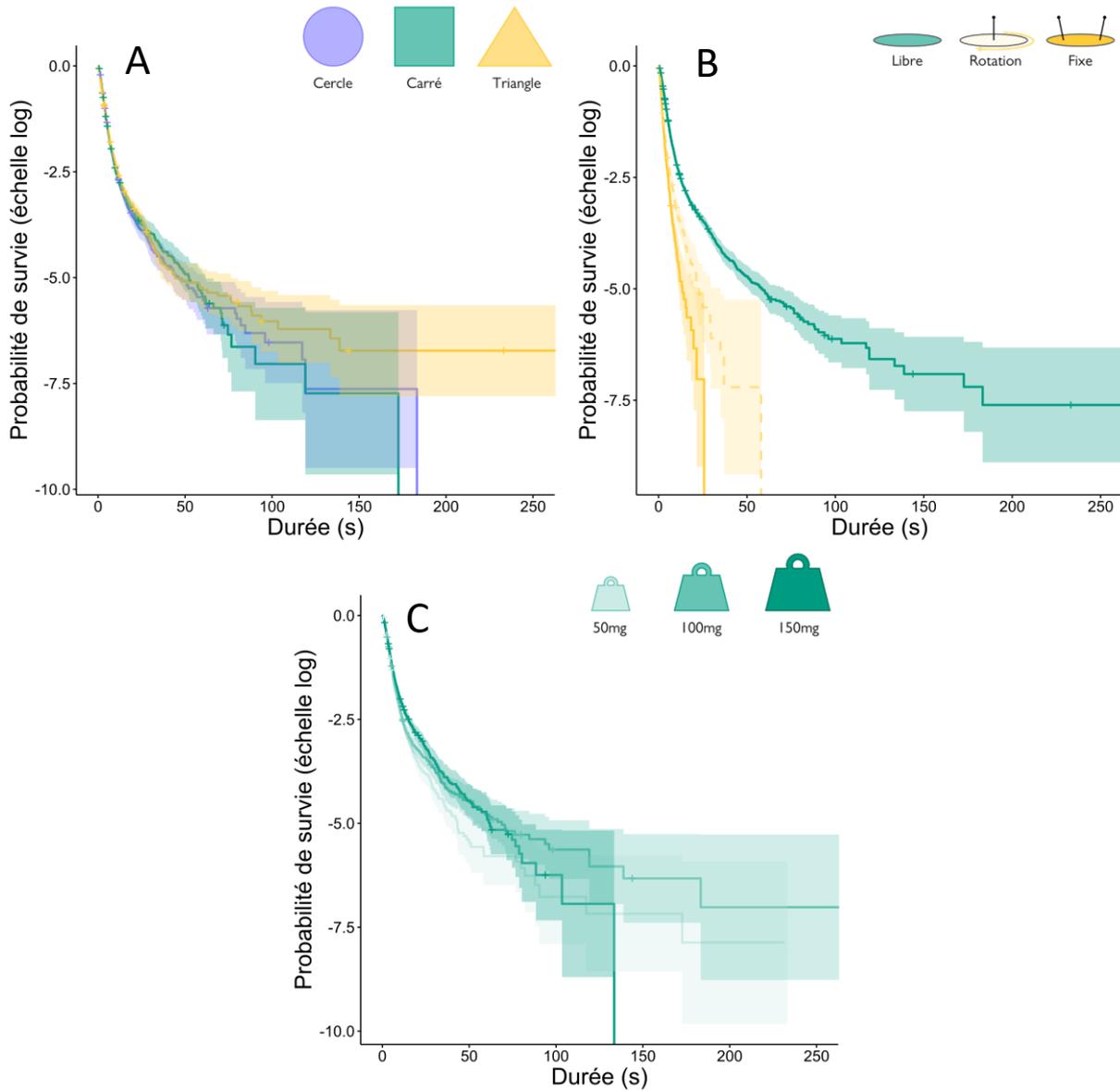


Figure 28 Analyse de survie de la durée des prises mandibulaires (Courbe de Kaplan Meier avec intervalle de confiance) (A) pour les trois conditions de formes de l'objet (cercle  $n = 154$ , carré  $n = 149$ , triangle  $n = 150$ ) (B) pour les trois conditions de mobilité de la charge (libre  $n = 275$ , rotation  $n = 86$ , fixe  $n = 92$ ) (C) pour chaque condition de masse de charge (50mg  $n = 91$ , 100mg  $n = 95$ , 150mg  $n = 89$ , ne concernant que les charges libres ( $n$  total de 275).

```
Coxme(Surv(Duration,Event) ~ FixationCondition + Shape +
      (1|Colony/Réplikat), data = MandibularGrasps)
```

```
Coxme(Surv(Duration,Event) ~ FixationCondition + Shape +
      (1|Colony/Réplikat), data = MandibularGraspsFREE)
```

Table 7 Comparaison des modèles statistiques étudiant la survie des prises (représenté sur la Figure 28). Comporte les valeurs de coefficients de contrastes entre la modalité de référence et chaque modalité ainsi que leurs intervalles de confiance à 95%.

Les modalités de références sont la condition de mobilité « Libre », la condition de masse « 50mg » (la plus légère) et la forme « rond ».

	Condition Mobilité		Masse		Forme		n	AIC
	Rotation	Fixe	100mg	150mg	Carré	Triangle		
Tout	0.67 [0.61 0.72]	0.88 [0.81 0.95]			-0.01 [-0.01 0.01]	-0.03 [-0.08 0.02]	9503	154357.8
	0.67 [0.61 0.72]	0.88 [0.81 0.94]			X		9503	<b>154354.9</b>
	X				0.01 [-0.04 0.06]	0.01 [-0.04 0.06]	9503	155255.2
	X				X		9503	155251.3
Libre seulement			-0.06 [-0.12 -0.04]	-0.14 [-0.19 -0.08]	-0.05 [-0.01 0.01]	-0.07 [-0.12 -0.01]	6958	109326.7
			-0.06 [-0.12 -0.01]	-0.13 [-0.19 -0.08]	X		6958	<b>109328.3</b>
			X		-0.04 [-0.10 0.01]	-0.07 [-0.13 -0.02]	6958	109342.7
			X		X		6958	109345.2

Nous ne nous attendons pas à des durées de prises mandibulaires plus ou moins longues en fonction de la forme. Il est attendu que les fourmis lâchent prise plus rapidement si l'objet est immobile, car celui-ci ne donne aucun feedback à la fourmi par rapport à la force qu'elle exerce. Nous pourrions supposer qu'un objet lourd entraîne des prises plus courtes, la tâche étant mécaniquement plus dure. Nous pourrions aussi supposer que les prises soient plus longues sur les charges lourdes car le poids est plus souvent partagé avec des congénères, rendant la tâche moins coûteuse.

Graphiquement, sur la Figure 28A, les courbes de survie semblent se chevaucher et aucune forme ne semble se distinguer par des prises plus ou moins longues. Ce qu'on note graphiquement sur la Figure 28B, c'est que les prises sur charges libres semblent effectivement beaucoup plus longues en moyenne que les prises sur charges fixes ou en rotation. Enfin, la lecture de la Figure 28C ne permet pas de distinguer si les prises sur des charges lourdes sont plus ou moins persistantes.

En se référant à la Table 7, dans le cas incluant toutes les expériences (libres et non libres), le modèle n'incluant que la condition de mobilité semble le plus pertinent car ayant l'AIC le plus faible, avec des différences d'AIC supérieures à 2. Dans le cas des objets libres, la différence entre le modèle complet et le modèle tronqué de la variable « Forme » n'ont une différence d'AIC que de 1.5 (109326.7-109328.3),

ce qui n'est théoriquement pas suffisant pour distinguer les modèles. Parmi ces deux modèles équivalents, nous choisirons donc le plus simple, c'est-à-dire le modèle n'incluant pas la forme de l'objet.

Ainsi, la forme ne semble pas jouer de rôle dans la durée des prises mandibulaires toutes choses égales par ailleurs. Comme observé sur la Figure 28B, dans le cas incluant toutes les expériences, la condition de mobilité joue effectivement un rôle sur la durée des prises.

Similairement, dans le cas des objets libres, la masse semble avoir un rôle sur la persistance des prises. Effectivement, on note que les taux de lâchers sur des objets de 150mg sont réduits de 41% pour les conditions rotation, et de 51% pour les conditions fixes. Une légère différence semble ressortir entre les conditions fixe et rotation.

Les prises sur les objets libres sont en moyenne plus longues, effet davantage accentué si les objets sont lourds.

### 3.3.1.3. Investissement

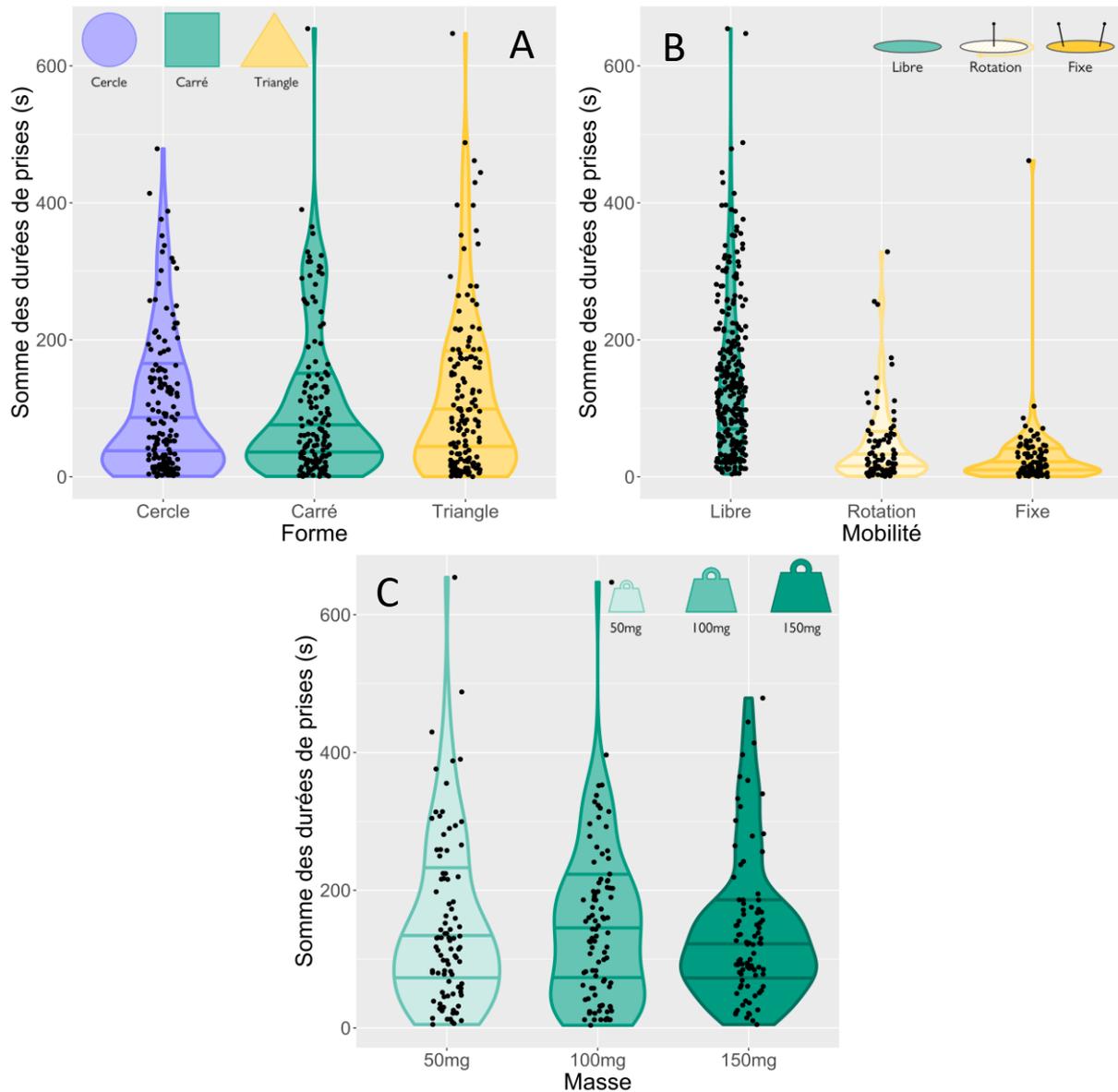


Figure 29 Analyse de l'investissement temporel total passé en prise mandibulaires par les fourmis. (A) pour chaque réplicat en secondes pour les trois conditions de formes de l'objet. (cercle  $n = 154$ , carré  $n = 149$ , triangle  $n = 150$ ) (B) pour chaque réplicat pour les trois conditions de mobilité de la charge (libre  $n = 275$ , rotation  $n = 86$ , fixe  $n = 92$ ). (C) pour chaque réplicat pour les trois masses de la charge testée (50mg  $n = 91$ , 100mg  $n = 95$ , 150mg  $n = 89$ , ne concerne que les charges libres ( $n$  total de 275)) Les lignes horizontales correspondent aux premiers, seconds (médianes) et troisièmes quartiles.

```

glmer( TotGraspTime ~ FixCondition + Shape +
(1 | Colony/Réplicat), data = GlobalVarExperiments, family = "Gamma")

glmer( TotGraspTime ~ FixCondition + Shape +
(1 | Colony/Réplicat), data = GlobalVarExperimentsFREE, family = "Gamma")

```

Table 8 Comparaison des modèles statistiques étudiant l'investissement temporel total (représenté sur la Figure 29). Comporte les valeurs de coefficients de contrastes entre la modalité de référence et chaque modalité ainsi que leurs intervalles de confiance

à 95%. Les modalités de références sont la condition de mobilité « Libre », la condition de masse « 50mg » (la plus légère) et la forme « rond ».

	Condition Mobilité		Masse		Forme		n	AIC
	Rotation	Fixe	100mg	150mg	Carré	Triangle		
Tout	-1.19 [-1.41 -0.96]	-1.72 [-1.94 -1.51]			0.06 [-0.14 0.26]	0.19 [-0.01 0.40]	453	4898.6
	-1.20 [-1.42 -1.92]	-1.70 [-0.98 -1.49]			X		453	<b>4898.2</b>
	X				0.04 [-0.20 0.28]	0.14 [-0.10 -0.38]	453	5100.6
	X				X		453	5097.9
Libre seulement			-0.04 [-0.27 0.18]	-0.06 [-0.29 0.17]	0.04 [-0.19 0.27]	0.15 [-0.08 0.38]	275	3270.4
			-0.03 [-0.26 0.19]	-0.05 [-0.27 0.19]	X		275	3267.9
			X		0.04 [-0.19 0.27]	0.14 [-0.09 0.37]	275	3266.5
			X		X		275	<b>3264.0</b>

Comme précédemment, nous ne nous attendons pas à ce que la forme de l'objet influence le temps total investi en prises mandibulaires des fourmis. On pourrait s'attendre A) à ce que l'investissement soit le même pour toutes les conditions, car la qualité de la ressource alimentaire est la même et B) à une mobilisation plus importante sur une tâche qui progresse, c'est-à-dire, à un item alimentaire qui est effectivement déplacé. On a noté précédemment que le nombre de prises était plus important pour les conditions libres, et que les durées de prises étaient elles aussi plus importantes pour les conditions libres. A ce titre, il n'est pas possible que la somme totale du temps investi en prises mandibulaires ne soit pas liée à la condition de fixation. Similairement, il est délicat de savoir si l'on doit s'attendre à un investissement plus important sur une charge plus lourde. Les fourmis pourraient montrer différents niveaux d'excitabilité en fonction du retour moteur de l'objet. C'est-à-dire, elles pourraient réaliser peu de prises mais des prises très longues (cas d'un objet libre lourd) ou bien beaucoup de prises très courtes (cas d'un objet libre léger), et pourtant avoir le même investissement total. On pourrait s'attendre à ce que l'investissement soit le même dès lors que l'objet est mobile. Effectivement, on a noté plus haut que les prises sur les charges lourdes étaient moins nombreuses et plus longues.

Graphiquement, sur la Figure 29A, comme attendu, nous ne notons pas de lien entre la forme et l'investissement temporel sur la tâche. La lecture de la Figure 29B semble confirmer un lien fort entre

l'investissement total et les conditions de fixations. Enfin, la lecture du graphique Figure 29C ne semble pas signaler un rôle de la masse sur l'investissement total, les distributions ont des formes similaires et semblent interchangeables.

En se référant à la Table 8, dans le cas incluant toutes les expériences (libres et non libres), le modèle complet (incluant forme et condition de mobilité) ainsi que le modèle n'incluant que la condition de mobilité semblent équivalents (AIC 4898.6 et 4898.2, avec une différence d'AIC de  $0.4 < 2$ ). Dans cette situation nous sélectionnerons le modèle le plus simple, à savoir, celui n'incluant que la condition de mobilité. Dans le cas des objets libres uniquement, tous les modèles ont des AIC comparables (différence d'AIC  $< 4$ ), mais le modèle au plus faible AIC est le modèle nul, n'incluant aucune de nos variables explicatives.

La forme, n'a encore une fois, aucun effet notable sur l'investissement. La mobilité semble avoir un impact sur l'investissement, comme nous aurions pu le déduire des résultats précédents. Notamment, l'analyse des effets de taille nous indique que l'investissement total sur un objet libre est multiplié par 3.33 par rapport à un objet en rotation seule, et par 5.51 par rapport à un objet fixe. L'investissement semble augmenter de 65% entre un objet fixe et un objet en rotation. Enfin, la masse ne semble jouer aucun rôle sur l'investissement total.

Les objets libres mobilisent davantage les fourmis qui investissent un temps plus important en prise mandibulaire. Sachant qu'un objet est mobile, qu'il soit lourd ou léger, les investissements temporels sont les mêmes.

### 3.3.1.4. Fourmis portant simultanément la charge

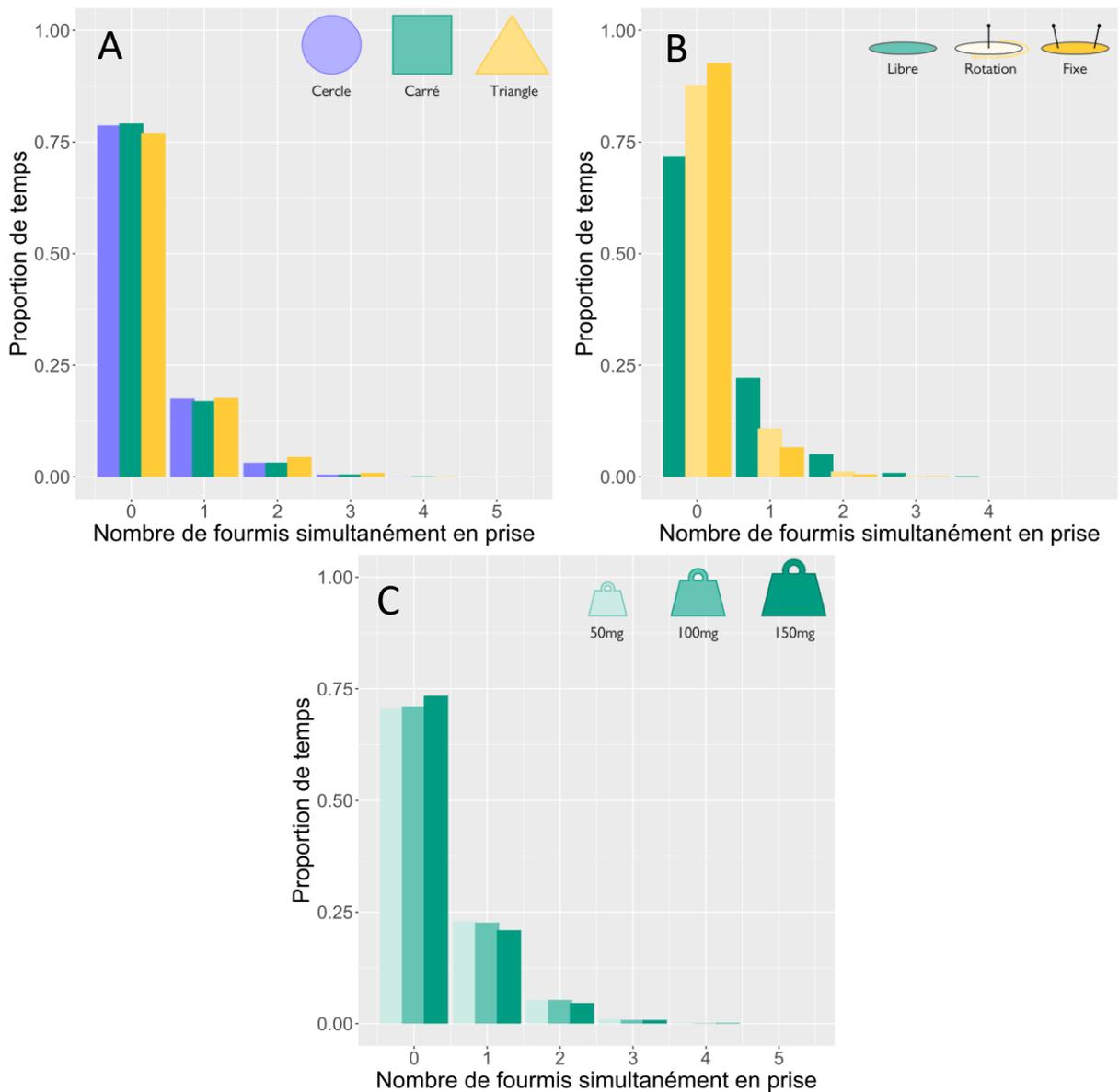


Figure 30 Distribution temporelle du nombre de fourmis portant simultanément la charge en fonction (A) de la forme de l'objet (B) de la condition de mobilité, et (C) de la masse des charges (libres).

Nous n'attendons pas de différences dans le nombre de fourmis simultanément mobilisées sur la charge en fonction de la forme de l'objet. Plusieurs prises simultanées ne sont pertinentes que si la tâche est résultante (i.e. si l'objet bouge), et si l'objet nécessite d'être porté à plusieurs. On s'attend donc à observer davantage de prises simultanées sur les charges mobiles. On pourrait s'attendre à ce que les objets lourds provoquent un port collectif, et donc un nombre plus important de fourmis en prise simultanément. De plus, nous avons observé précédemment que les fourmis effectuaient en moyenne moins de prises, mais plus longues, que pour les charges légères.

On notera graphiquement, via la Figure 30A, que la forme ne semble toujours pas jouer de rôle sur le nombre de fourmis simultanément sur la charge. On note sur la Figure 30B que les charges libres sont prises simultanément par un nombre plus important de fourmis que les charges fixes ou en rotation. Les situations rotation et fixe semblent globalement similaires comparées à la condition libre. Les conditions fixe et rotation présentent beaucoup plus de temps expérimentaux sans prises, alors que la condition libre présente davantage de temps expérimentaux avec au moins une prise, et surtout avec plus de deux prises. On note que, bien qu'elles soient groupées, la condition rotation semble se distinguer de la condition fixe en ayant davantage de prises simultanées et moins de moments sans fourmis sur la tâche. La lecture de la Figure 30C nous indique que la masse ne semble pas jouer un rôle sur le nombre de fourmis simultanément sur la charge. Les valeurs trouvées pour la proportion de temps passée en prises simultanées sont graphiquement proches.

Graphiquement, seul les objets libres (qu'on sait marqués par des prises plus fréquentes et plus longues) présentent davantage de fourmis simultanément en prise mandibulaire sur la charge.

#### *3.3.1.5. Dynamique des prises*

##### *3.3.1.5.1. Avant-propos sur les taux de mortalité*

Dans la partie descriptive précédente, nous avons montré que la durée des prises variait avec la mobilité de la charge, la durée des prises augmentant avec la mobilité que les fourmis peuvent impulser à la charge (fixe < rotation < libre). Une analyse de la survie des temps de prise nous a permis de confirmer statistiquement ces différences. On oppose en réalité les charges non-mobiles (condition fixe), donc sans feedback moteur pour la fourmi, des charges mobiles (condition rotation ou libre), qui bougent lorsque la fourmi va effectuer une traction (avec feedback moteur, donc). Il est probable que la fourmi se base effectivement sur le feedback moteur de l'objet pour persister dans son comportement de prise, ou bien justement pour changer de stratégie. Cela signifierait qu'avant d'avoir un retour moteur, les taux de lâchers devraient être les mêmes, mais qu'une fois que la fourmi possède un retour moteur, les taux de lâchers devraient augmenter si pas de retour (« je lâche car après avoir tiré, ça ne bouge pas ») et diminuer si retour (« je continue de tirer car j'ai réussi à déplacer l'objet »). Ce que l'on décrit ici peut paraître trivial, mais s'avère en réalité assez complexe à analyser quantitativement.

Avec les analyses de survie, on étudie la durée d'un phénomène, que ce soit la durée de vie d'une ampoule ou la durée d'une prise mandibulaire. Cependant, on part souvent du principe que le « taux de mortalité » du phénomène, c'est-à-dire la probabilité qu'il a de cesser à chaque instant, est constant. Cette famille de modèles est appelée modèles sans mémoire, ou exponentiels. Cette hypothèse de taux constant suffit à couvrir, non sans élégance et efficacité, un grand nombre de situations, allant de la

physique, à la pharmacologie, ou encore la datation des sédiments (Figure 39, type II). Dans notre cas, l'hypothèse comportementale « je prends dans mes mandibules, puis je tire, et je lâche si rien ne bouge » ne peut pas correspondre à un taux de mortalité constant, car le feedback moteur vient donner une information qui va déterminer si la fourmi lâche (taux de mortalité important) ou maintient sa prise (taux de mortalité faible). On dit que le taux de survie est dépendant du temps.

L'analyse de taux de survie dépendant du temps est envisageable et un des modèles les plus utilisés pour décrire un tel phénomène est le modèle de Weibull. Dans le modèle de Weibull, au lieu d'avoir un taux de mortalité  $b$  constant au cours du temps, ce taux est exprimé sous la forme  $a \times t + b$ . Le taux de mortalité peut alors diminuer (si  $a < 0$ , *type III*) ou augmenter (si  $a > 0$ , *type I*) avec le temps  $t$  (Figure 31). Le premier cas caractérise les mortalités dites « précoces » car le taux de mortalité est beaucoup plus important au début du phénomène qu'à la fin (c'est par exemple le cas concernant la durée de vie des arbres). Le second cas caractérise les « mortalité tardive » car les risques de mortalité sont plus élevés pour un temps important (c'est par exemple le cas de la durée de vie des êtres humains).

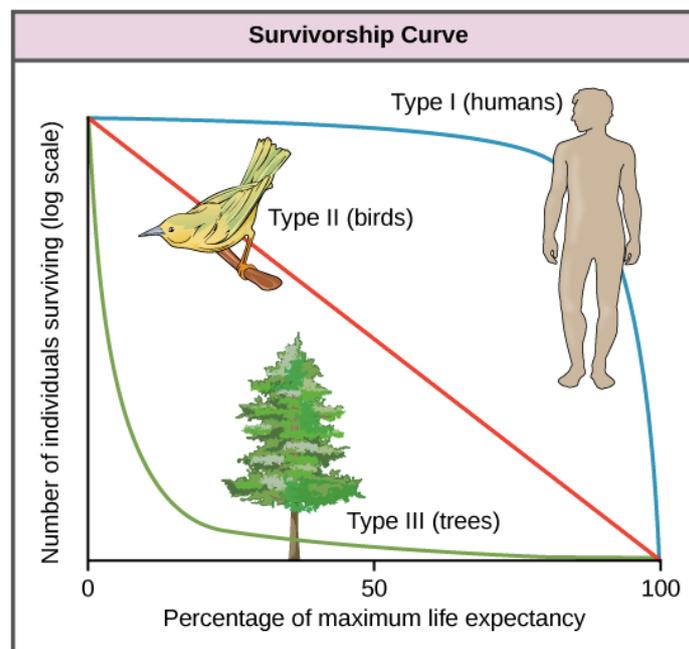


Figure 31 Illustration de taux de mortalités non-constants (crédit image Population demography: Figure 45.6 by OpenStax College, Biology, CC BY 4.0)

Dans le modèle de Weibull, le taux de mortalité varie avec le temps, mais le sens de ce changement est supposé constant (il s'agit d'une fonction dite « monotone »). C'est-à-dire que soit le taux de mortalité ne va faire qu'augmenter, soit il ne va faire que diminuer. Or, l'hypothèse comportementale que nous voulons tester « je prends dans mes mandibules, puis je tire, et je lâche si rien ne bouge », dépend certes du temps, mais ce, d'une manière non constante. Effectivement, si l'objet bouge, le taux de mortalité devrait diminuer (« je persiste »), si l'objet ne bouge pas par contre, il devrait augmenter

(« j'abandonne »). Les variations du taux de lâcher ne seraient donc pas monotones, c'est-à-dire qu'elles pourraient augmenter et diminuer au cours du temps. Pour ces raisons, nous avons souhaité explorer le taux de lâcher en fonction du temps pour les différentes conditions de fixation.

### 3.3.1.5.2. Un taux de lâcher non-constant

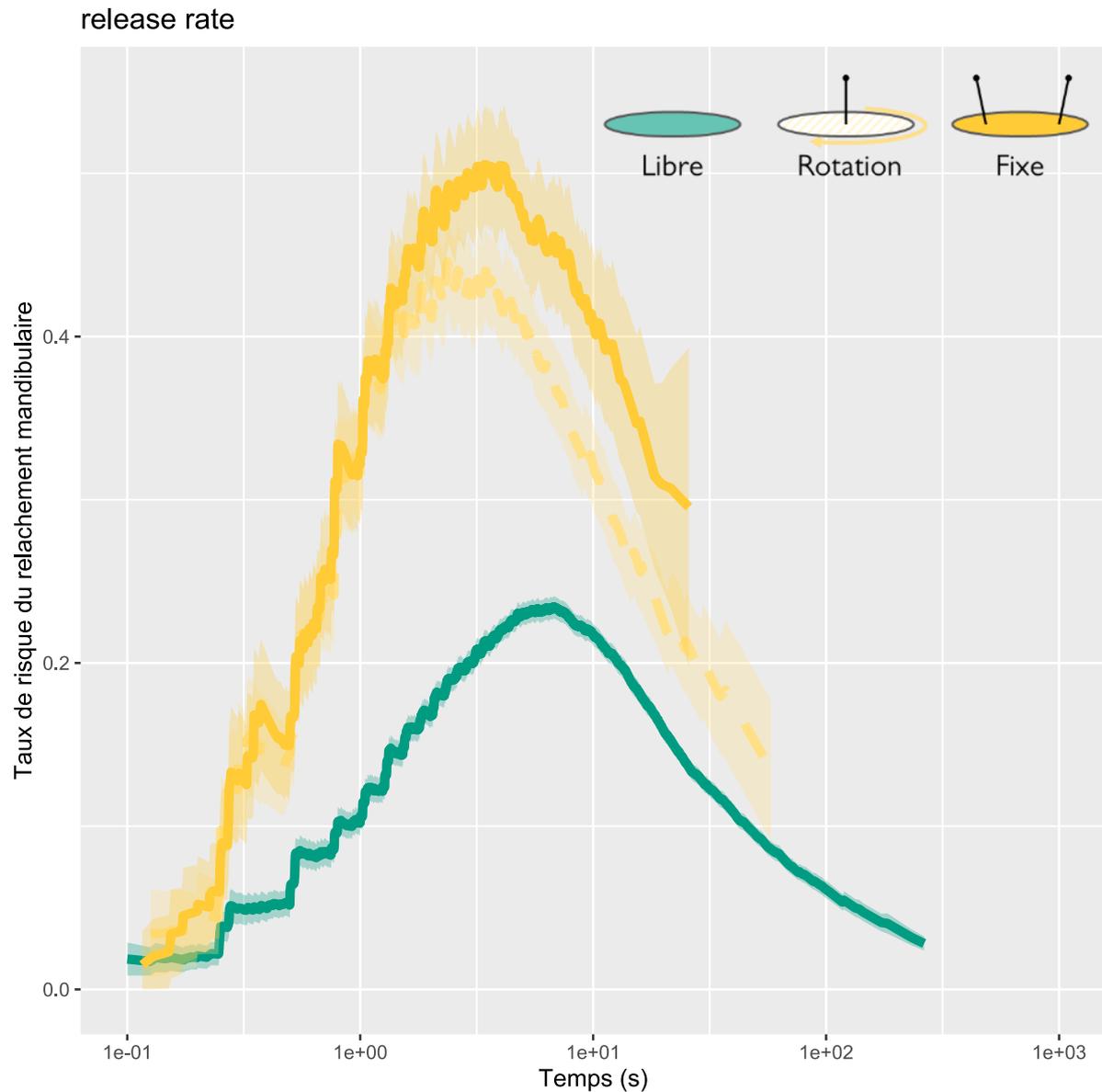


Figure 32 Taux de lâcher de prises mandibulaires sur une charge en fonction du temps (en x, en échelle logarithmique) et des conditions de mobilité de la charge (libre, rotation, ou fixe). On peut déterminer le taux de risque de relâchement mandibulaire en dérivant la courbe de risques cumulés (cumulative hazard). (libre  $n = 6987$ , rotation  $n = 1400$ , fixe  $n = 1151$ )

On observe sur la Figure 32 que le taux de lâcher des prises mandibulaires varie au cours du temps. Si la courbe de probabilité de survie suivait une loi exponentielle, on obtiendrait une ligne horizontale, correspondant à un risque constant au cours du temps. Si le taux dépendait du temps de manière linéaire, comme en suivant une distribution de Weibull, il aurait la forme d'une droite affine. Ici, les taux de lâchers forment une cloche, augmentant jusqu'à atteindre un pic, et diminuant par la suite. Sans surprise, les taux

de lâchers sont moins importants pour des objets mobiles, résultat déjà vu plus haut. Cependant, on note que le pic du taux de lâcher a lieu à peu près au même « moment » (pour une même durée de prise) indépendamment des deux conditions de mobilité. Le pic pour les conditions fixées (en rotation ou fixe) a lieu vers 3 secondes, et vers 5 secondes pour la condition libre. Ce qui veut dire que les durées de prises d'environ 5 secondes sont surreprésentées statistiquement dans nos données. Il serait donc possible de différencier les prises durant moins de 4 secondes, de celles durant plus de 4 secondes comme si la fourmi acquérait des informations pendant les 4 premières secondes de sa prise avant soit A) de passer sur un régime de conservation de la prise par exemple si l'objet bouge (assez) B) de lâcher sa prise si l'objet ne bouge pas (assez).

### 3.3.1.5.3. Un taux d'occupation non-constant

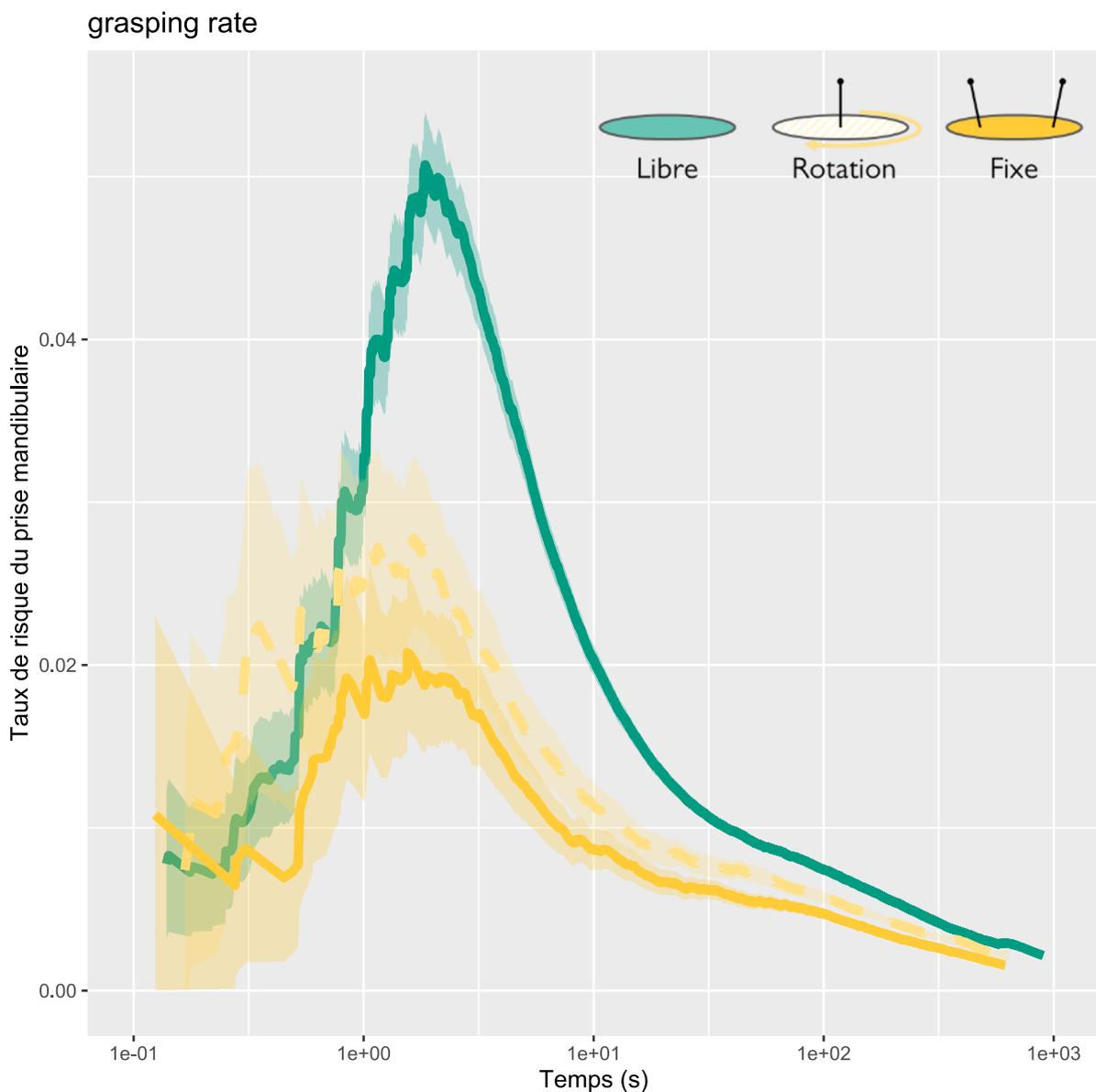


Figure 33 Taux de risque d'occupation de point de prise pour chaque point de prise des charges en fonction des trois conditions de fixations. La survie des durées de "non-prise" est étudiée pour tout point de fixation confondus (libre n=10175 durées de

*non-prises, rotation  $n = 2427$  durées de non-prises, fixe  $n = 2241$  durées de non-prises), le temps est représenté en échelle logarithmique*

Nous avons aussi représenté le taux de risque en fonction du temps pour qu'un point de prise sur l'objet passe du statut « vacant » à « occupé » (taux de risque d'occupation). L'individu statistique ici est donc le point de prise, et non la fourmi, car on étudie la transition entre les deux états du point de prise. On note sur la Figure 33 comme sur la Figure 32 qu'il existe un pic de risque de retour sur le point de prise environ 5 secondes après s'être libéré. Cette donnée est peu exploitable, car nous n'avons aucune certitude que la fourmi saisissant le point de prise libre depuis 5s soit la même que celle qui l'a quitté 5s auparavant. Cependant, par observation personnelle durant les expériences, nous savons que les fourmis ont tendance à prendre l'objet et à le lâcher plusieurs fois de suite en changeant plus ou moins leur point de prise sur la charge. Par anthropomorphisme, il semblerait donc que les fourmis cherchent un « bon » point de prise pour déplacer l'objet. Il était intéressant de représenter cette dynamique par un graphique, pour montrer que les taux de prises ne sont pas constants, ni ne varie de façon monotone.

### 3.3.2. Dispositions autour de la charge

Nous allons ici décrire les dispositions adoptées autour de la charge, c'est à dire, l'agencement de  $n$  individus simultanément répartis sur les 12 points de prises possibles pour chaque charge. Nous souhaitons dissocier le comportement de disposition autour d'une charge, qui correspondrait à une adaptation comportementale, de la « simple » somme de comportement de prises individuelles. Il s'agit ici de déterminer si les dispositions préférées des fourmis (étant maintenues plus longtemps et rejointe plus rapidement) sont aussi celles propices à un bon port de l'objet. Pour ce faire, et comme présenté dans la partie matériel et méthode de ce chapitre, nous avons réalisé un modèle nul qui servira de référence. Nous avons simulé des comportements de prises mandibulaires en randomisant l'ordre des séquences de prises et de lâcher observé dans nos expériences, nous permettant ainsi de conserver la dynamique de prises observée dans la partie 3.3.1.5 sans émettre d'hypothèses paramétriques. Nous avons quantifié, pour chaque disposition, si celle-ci était sur ou sous représentée dans nos expériences comparé à la fréquence à laquelle cette disposition apparaît dans le modèle nul.

Le modèle nul étant « naïf » mécaniquement parlant (car chaque point de prise est indépendant des autres), on s'attend à ce que les dispositions les plus judicieuses mécaniquement parlant soit surreprésentées dans nos données expérimentales. Nous avons quantifié la qualité du port de la charge en estimant « l'avantage mécanique » de la disposition autour de la charge. Chaque fourmi applique une force pour maintenir l'objet à l'horizontale, et la somme de ces forces est comparée au poids de la charge (la force nécessaire pour maintenir l'objet à l'horizontale). Si peu de forces excédentaires sont appliquées, le port est efficace, l'avantage mécanique tend vers 1, si beaucoup de forces excédentaires sont appliquées, le port n'est pas efficace, l'avantage mécanique tend vers 0.

Nous nous attendons donc à ce que les dispositions possédant un avantage mécanique élevé soient surreprésentées dans nos expériences par rapport à notre modèle nul. On s'attend aussi à ce que les dispositions avec un faible avantage mécanique soient sous-représentées. De plus, si les fourmis régulent leurs comportements, et l'adaptent de façon à maximiser leurs contributions lors du transport, il serait attendu que les transitions vers des dispositions avec un meilleur avantage mécanique soient plus rapides que dans notre modèle nul.

### 3.3.2.1. Description

#### 3.3.2.1.1. Nombre de fourmis sur la charge

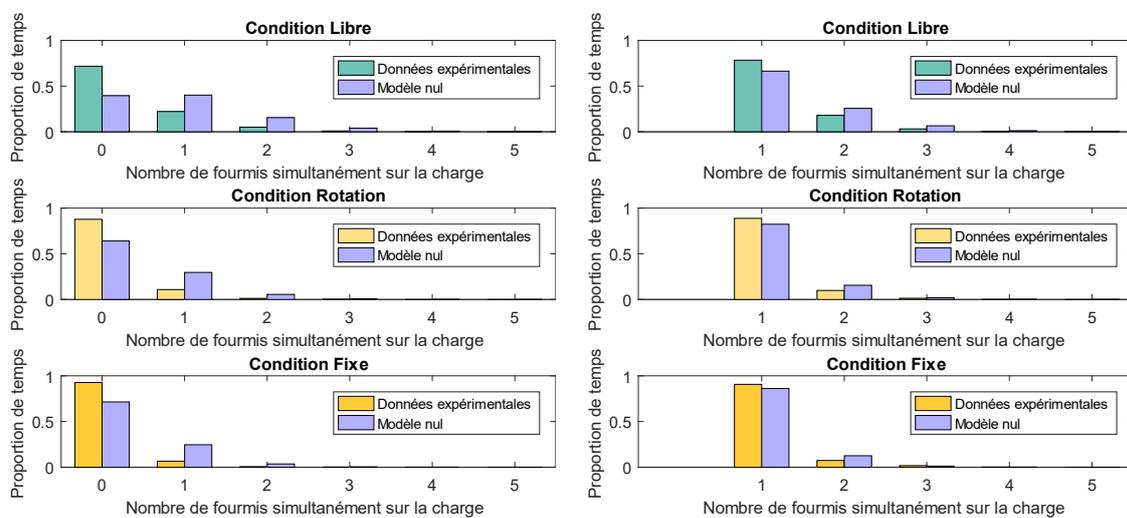


Figure 34 Proportion de temps dans les expériences au cours duquel 0 à 5 fourmis sont observés simultanément sur la charge pour les trois conditions de mobilité (Libre, Rotation, et Fixe) comparé aux distributions issues de leurs modèles nuls respectifs. Première colonne : proportion de temps incluant le temps où aucune prise n'est effectuée. Deuxième colonne : proportion de temps sans considérer les temps sans aucune prise.

Notre modèle nul a randomisé les prises et lâchers des fourmis dans le temps ainsi que sur les 12 points d'ancrages possibles. Ce que l'on observe dans la première colonne de la Figure 34, c'est que le modèle nul sous-estime les durées sans aucune fourmi sur la charge. Le modèle nul surestime aussi le nombre moyen d'individus simultanément sur la charge à chaque instant (Table 9). De manière globale, le modèle nul, dont les prises sont indépendantes, surestime effectivement par un facteur 2 voire 3 le nombre moyen de fourmis simultanément en prise. En réalité, cette différence s'explique essentiellement par la sous-estimation du temps sans prise dans le modèle nul. La colonne de droite de la Figure 34 représente le même calcul que la colonne de gauche, mais en excluant les temps sans prises. On observe que les proportions de temps passées pour chaque effectif simultané de fourmis sur la charge sont alors

équivalentes entre les prédictions de notre modèle nul et nos observations. On pourrait noter une légère surreprésentation des moments avec une seule fourmi sur la charge dans nos données expérimentales.

Les moments sans prise mandibulaire sont donc sur-représentés dans nos données expérimentales, cela signifie qu'un comportement indépendant des fourmis ne permet pas de reproduire l'intégralité de la dynamique des prises. Dans leur globalité, les prises mandibulaires des fourmis sur la charge ne sont donc pas indépendantes les unes des autres. En réalité, on peut tout de même distinguer l'initiative de la première prise qui est surestimée dans notre modèle, et les dynamiques de prise dès lors qu'il y a au moins un individu sur la charge qui correspondent plutôt bien à des prises indépendantes.

*Table 9 Nombre moyen d'individus simultanément sur la charge pour les trois conditions de mobilité. Comparaison du nombre d'individus moyen calculé à partir des données expérimentales et à partir des prédictions du modèle nul*

Condition	Libre	Rotation	Fixe
Données expérimentales	0.36	0.14	0.08
Modèle	0.87	0.43	0.33

### 3.3.2.1.2. Dispositions observées

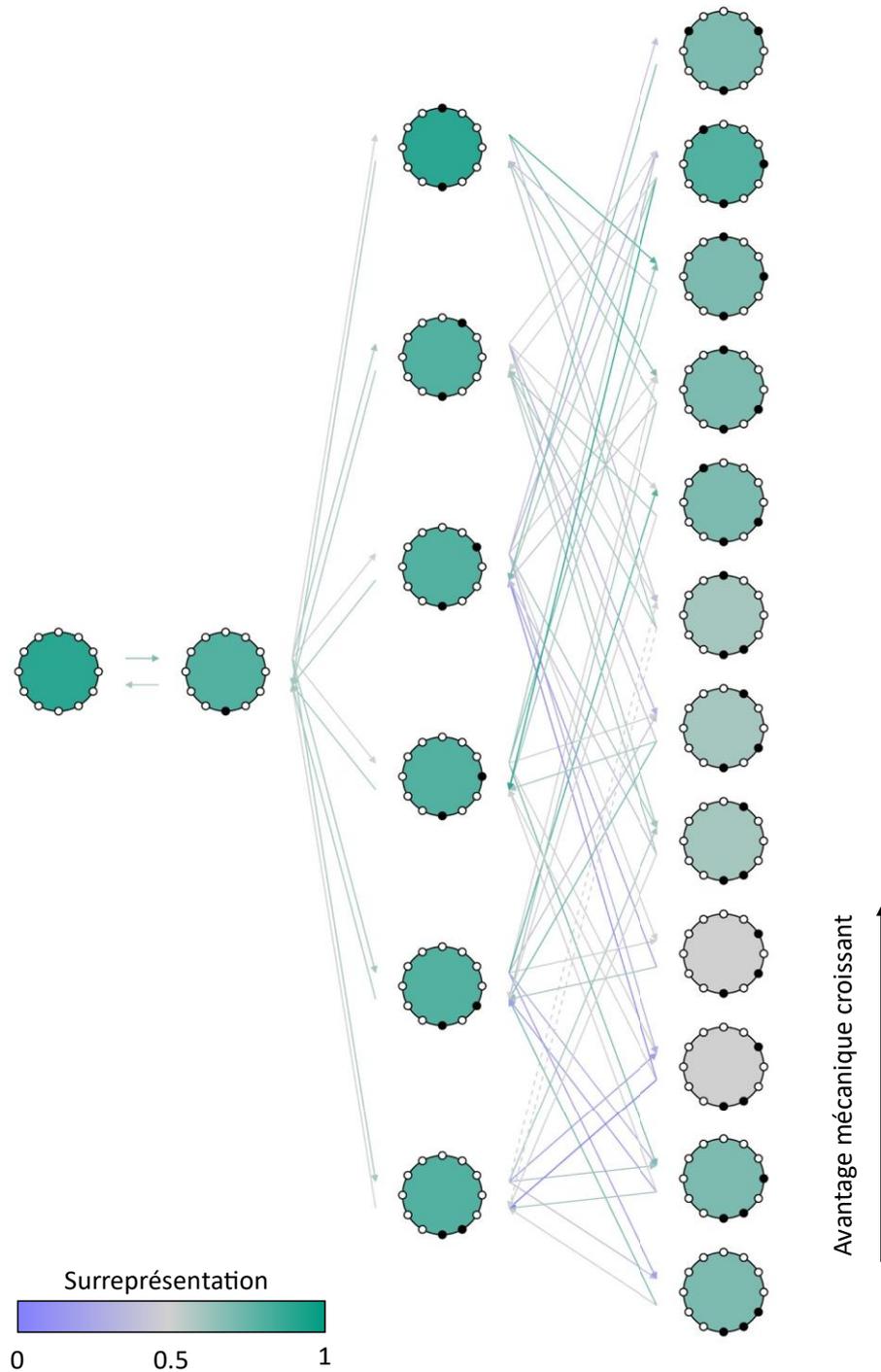


Figure 35 Surreprésentation temporelle des dispositions autour d'une charge (cas charge libre, forme circulaire). Toutes les dispositions possibles allant de 0 à 4 individus simultanément en prise mandibulaire sur l'objet sont représentées. La charge possède 12 points de prise, pouvant être libre (blanc) ou occupé (noir) par une fourmi. Pour chaque colonne (Pour un nombre de fourmis sur la charge donné) les dispositions sont triées par avantage mécanique décroissant (les meilleures dispositions se situent vers le haut du graphique). Les dispositions sur-représentées sont en teintes de vert (indice de 1), celles représentées en proportions similaires au modèle nul sont en gris (indice de 0.5), et celles sous-représentées en teintes de violet (indice 0). Les

flèches désignent les transitions possibles entre dispositions. Les flèches vertes représentent les transitions ayant pris plus de temps que lors des modèles nuls (indice de 1). Les flèches violette représentent les transitions ayant pris moins de temps que lors des modèles nuls (indice de 0). Les flèches grises représentent les transitions ayant pris le même temps que lors des modèles nuls (indice de 0.5). Enfin, les flèches en pointillés représentent les transitions possibles, mais qui n'ont été observées ni dans le modèle nul ni dans les expérimentations.

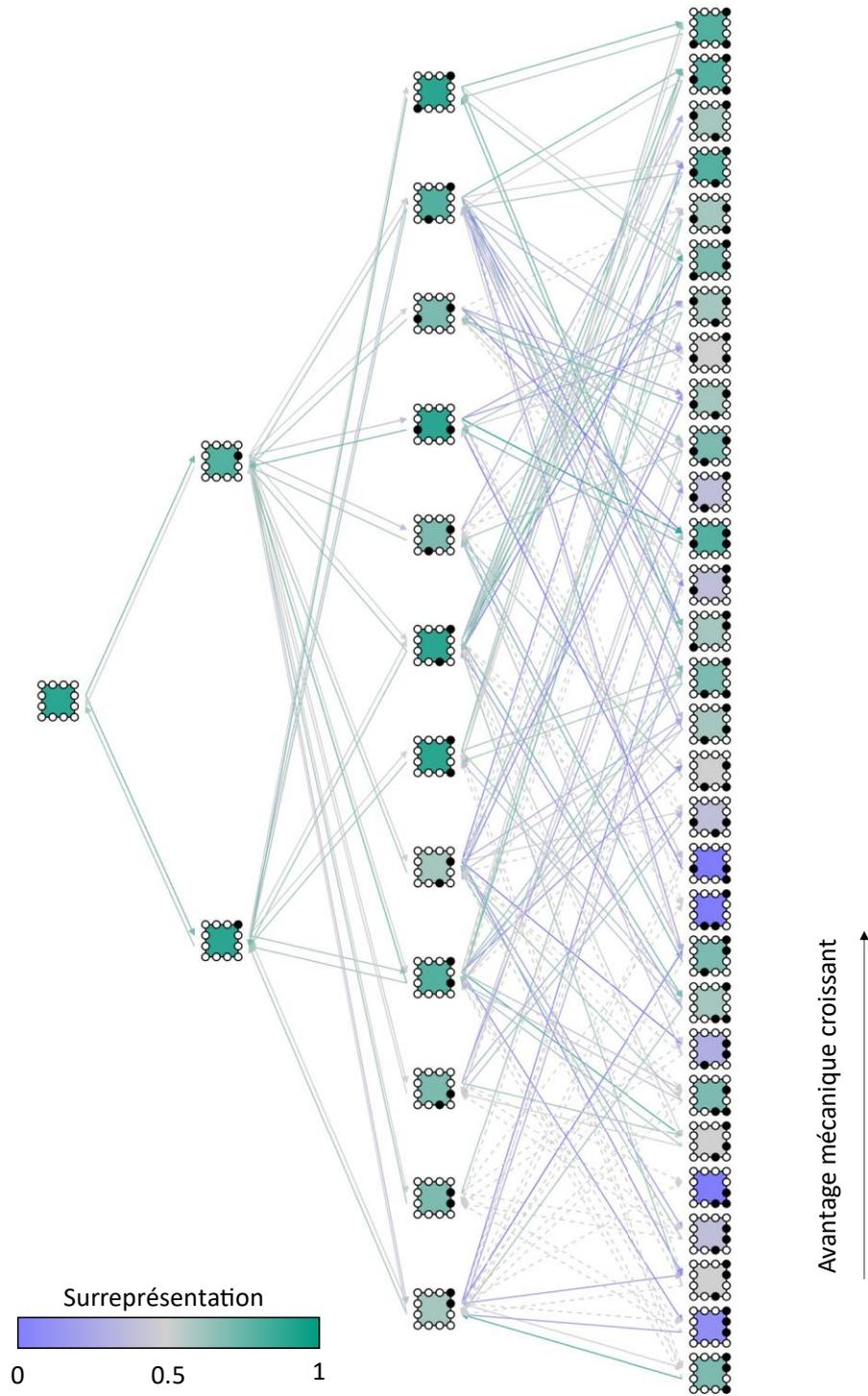


Figure 36 Surreprésentation temporelle des dispositions autour d'une charge (cas charge libre, forme carré). Pour la signification des symboles et du code de couleur des dispositions et des flèches voir la Figure 35.

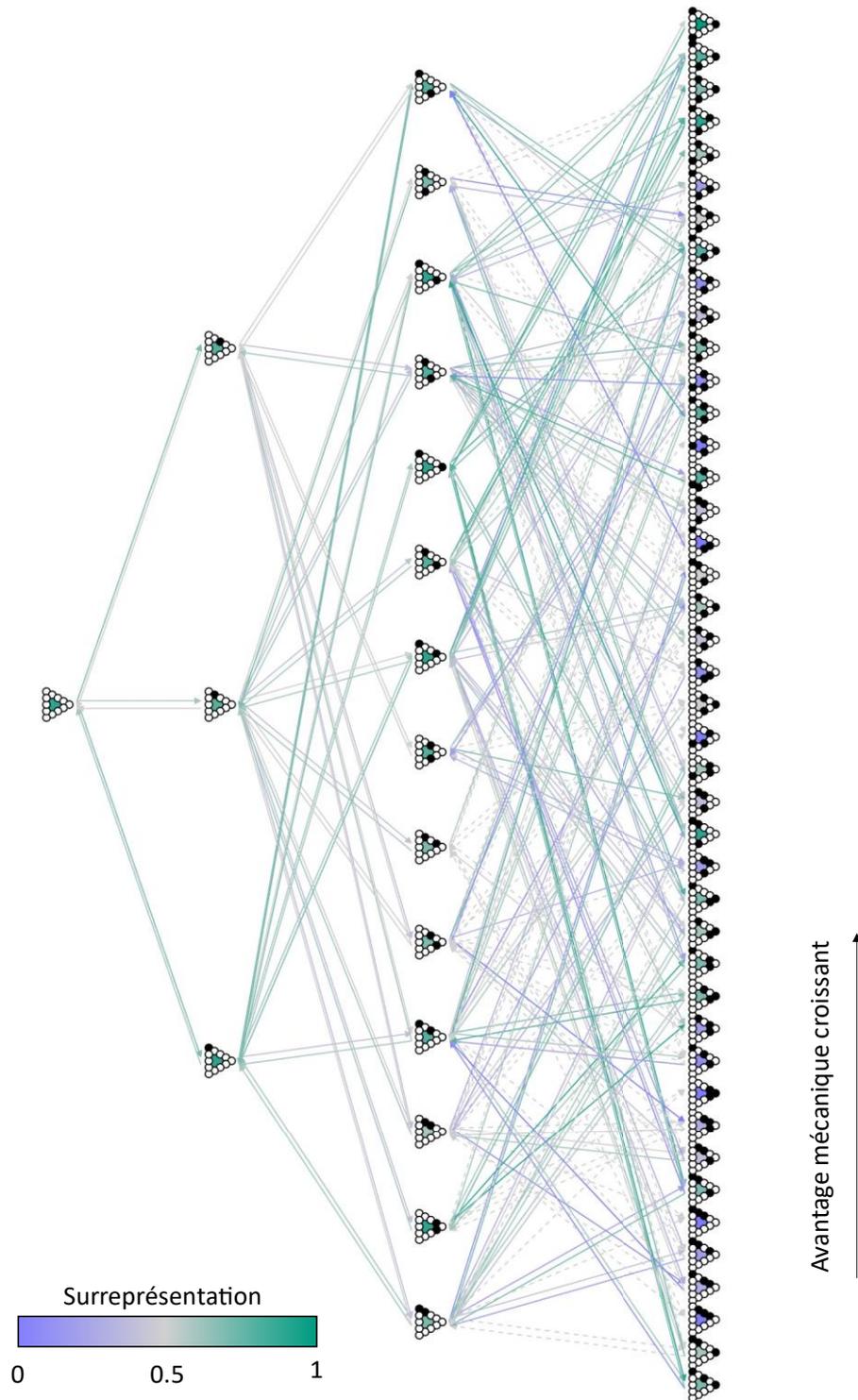


Figure 37 Surreprésentation temporelle des dispositions autour d'une charge (cas charge libre, forme triangulaire). Pour la signification des symboles et du code de couleur des dispositions et des flèches voir la Figure 35.

Nous avons représenté ici l'intégralité des dispositions possibles de  $n$  ( $n$  variant de 1 à 4) fourmis portant une charge sur les 12 points de prises réparties sur une forme circulaire (Figure 35) carrée (Figure 36) et triangulaire (Figure 37). Les dispositions possédant d'avantage d'individus ne sont pas représentées, car assez peu fréquentes dans nos données biologiques (Figure 34). Ces trois figures servent davantage de

description et d'illustration que d'outil d'analyse. Elles présentent l'intégralité des dispositions observées dans les expériences et dans le modèle nul, ainsi que les transitions existantes permettant d'aller d'une disposition à l'autre. Ces graphiques, quoique difficilement lisibles, permettent néanmoins de représenter l'ensemble des dispositions et leurs transitions, à la manière d'une chaîne de Markov. Ils permettent de même de représenter pour chaque disposition, et chaque transition, si elle est sur ou sous-représentée par rapport à des fourmis au comportement naïf se plaçant n'importe où sur la charge. Afin d'aider la lecture, les dispositions (pour un nombre donné d'individus mobilisés) sont triées verticalement par ordre décroissant d'avantage mécanique. Les dispositions judicieuses mécaniquement et énergétiquement se situent vers le haut du graphique, alors que celles moins judicieuses sont vers le bas.

Les dispositions, comme leurs transitions, sont colorées par leurs surreprésentations temporelles. Si une disposition est de couleur verte, elle est surreprésentée par rapport au modèle nul. C'est-à-dire qu'elle est présente sur une plus longue durée que celle prédite par le modèle nul. À l'inverse, si elle est violette, elle est sous-représentée dans nos données expérimentales. Le gris désigne une représentation équivalente dans les deux cas. Les transitions peuvent être plus rapides en moyenne qu'attendues dans notre modèle nul, elles seront alors violettes. Inversement, si une transition est plus longue que prévue, alors elle sera verte.

On observe que les dispositions surreprésentées semblent être plus présentes dans les parties hautes du graphique, qui correspond aux dispositions présentant les meilleurs avantages mécaniques. Il semblerait à priori que les dispositions surreprésentées soient celles où les fourmis sont disposées à une certaine distance les unes des autres, ce qui pourrait aussi correspondre à notre intuition anthropomorphique du « transport judicieux ».

### *3.3.2.2. Analyses préliminaires*

Ces analyses sont préliminaires, et dessinent grossièrement la suite de cette étude. L'objectif étant de déterminer si les dispositions au meilleur avantage mécanique sont préférées par les fourmis, et si les transitions vers ces dispositions sont plus rapides que vers d'autres dispositions moins pertinentes. Cependant, et contrairement à la partie descriptive, les modèles statistiques présents ici ne sont pas conformes en termes de sur-dispersion et de zéro-inflation. Nous cherchons activement à résoudre ce problème, mais n'avons pas trouvé de solution pertinente dans les temps impartis pour cette thèse. Cette section va donc évoluer grandement, mais le processus de l'analyse devrait rester le même. Des rappels réguliers concernant le manque potentiel de validité des résultats suivants seront effectués dans les pages suivantes qui sont donc à prendre avec beaucoup de recul. Nous considérerons cette partie comme une preuve de concept, dont les corrections futures seront présentées en discussion.

### 3.3.2.2.1. Dispositions surreprésentées

Les dispositions préférées par les fourmis dans nos expériences correspondent-elles aux dispositions les plus efficaces sur le plan mécanique ? Pour répondre à cette question nous nous sommes intéressés aux avantages mécaniques des dispositions surreprésentées dans les expériences par rapport à celles générées par un modèle nul. Nous avons distingué les trois conditions de mobilités (libre, rotation, et fixe) car on s'attend notamment à ce que pour les conditions fixe et rotation il n'y ait pas de relation entre la surreprésentation des dispositions et leur avantage mécanique. En effet les fourmis n'ont aucune nécessité d'optimiser la force à exercer pour soulever un objet qui, de toute façon, ne bouge pas. Pour tester ces hypothèses, nous avons réalisé trois modèles linéaires généralisés à effets mixte (GLMM) (un pour chaque condition de mobilité) afin de tester l'existence potentielle d'une corrélation entre surreprésentation et avantage mécanique. La variable dépendante étant une proportion (surreprésentation) nous avons utilisé un GLMM binomial. Cependant, après analyse, le modèle binomial que nous avons utilisé présente des résidus sur-dispersés avec une zero-inflation importante. Les résultats sont présentés en l'état ici, mais vont évoluer prochainement.

Nous avons noté précédemment que le nombre de fourmis simultanément sur la charge était surestimé par notre modèle nul, donc nous avons intégré le nombre de fourmis comme variable indépendante dans notre GLMM afin d'en contrôler l'effet. De plus, l'avantage mécanique varie en fonction du nombre de fourmis sur la charge. Il est faible pour un individu seul, augmente pour deux-trois individus, et diminue en moyenne au-delà de 4 individus. Nous savons aussi que les fourmis ont une préférence pour les coins (Czaczkes et al., 2011), nous avons donc ajouté la « proportion d'individus sur les coins » (ratio entre le nombre de coins occupés et le nombre total d'individus simultanément sur une disposition) comme variable indépendante pour dissocier la préférence pour les coins de l'avantage mécanique. Nous avons considéré que le cercle n'avait aucun coin (ce qui est une question de point de vue). Nous avons établi nos formes de charge comme effet aléatoire pour que les comparaisons soient pertinentes entre elles. L'avantage mécanique ne varie que très peu en fonction de la masse pour une même disposition. Nous avons donc utilisé les valeurs de l'avantage mécanique d'un objet de 100mg pour évaluer l'avantage mécanique des dispositions observées. Seules les dispositions observées au moins une fois dans les expériences ou dans les simulations ont été conservées. Nous cherchons à tester l'influence de l'avantage mécanique sur la surreprésentation pour une même proportion de fourmis sur les coins et pour un même nombre de fourmis. Nous utilisons donc dans R le code suivant. Les résultats sont présentés dans la Table 10 ci-dessous:

```
glmer(Surrep ~ AM + nbAnt + propCorner + (1 | Shape),  
      data = disposition, family = "binomial")
```

Table 10 résultats des modèles statistiques (GLMM) testant le lien entre l'avantage mécanique et les décisions de disposition des fourmis. Les coefficients du modèle sont donnés pour les variables indépendantes avantage mécanique, proportion de fourmis sur les coins, et nombre de fourmis sur la charge. Leur significativité est indiquée à l'aide d'étoiles (pas d'étoile : non significatif, \* : 0,01  $p < 0,05$ , \*\* : 0,001  $p < 0,01$ , \*\*\* :  $p < 0,001$ ). n est le nombre de dispositions observées dans au moins une des situations (expérimentales ou dans le modèle nul). Pour chaque modèle la valeur de l'AIC (Akaike Information Criterion) est donnée. Le modèle ayant un AIC encadré est celui choisi par l'auteur (justification en corps de texte)

Condition	Avantage mécanique	Proportion de fourmis sur les coins	Nombre de fourmis	n	AIC
Libre	1.62(**)	2.70 (***)	-2.34 (***)	970	304.3
	<del> </del>	2.41 (**)	-2.53 (***)	970	312.2
Rotation	0.13	1.05	-3.79 (***)	462	102.6
	<del> </del>	1.06	-3.79 (***)	462	100.6
Fixe	-0.16	2.21 (*)	-2.29 (***)	371	109.2
	<del> </del>	2.19 (*)	-2.26 (***)	371	107.2

La Table 10 nous indique premièrement que le nombre de fourmis présentes simultanément est effectivement négativement corrélés avec la surreprésentation des dispositions : moins il y a de fourmis sur la charge, plus leur disposition autour de celle-ci est surreprésentée dans les expériences. Nous avons effectivement remarqué précédemment que le modèle nul surestimait le nombre de fourmis mobilisées simultanément sur l'objet. De même, il y a un lien entre la proportion de fourmis occupant les coins de la charge et la surreprésentation des dispositions : plus la proportion de fourmis occupant les coins de la charge est élevée, plus la disposition est surreprésentée. Pour tester le rôle de l'avantage mécanique dans ce modèle, nous avons comparé les AIC respectivement avec et sans cette variable. Une différence d'AIC supérieure à 2 indique que le modèle avec le plus faible AIC est plus pertinent. Dans la condition libre, on observe une différence d'AIC de 8 en faveur du modèle incluant l'avantage mécanique comme variable explicatrice. Donc, comme attendu, lorsque la charge est mobile, indépendamment du nombre de fourmis sur la charge ou de la proportion de fourmis occupant les coins, les fourmis préfèrent se placer autour de la charge dans des dispositions qui ont une avantage mécanique élevé. Nous trouvons, dans les cas où la charge n'est pas mobile (Rotation et Fixe) des différences d'AIC de 2. Dans ce contexte, il est recommandé de sélectionner le modèle le plus simple, ici, il s'agit du modèle sans avantage mécanique. On note donc que l'avantage mécanique est, comme supposé précédemment, corrélé à une surreprésentation d'une disposition dans nos expériences uniquement dans les cas où la charge est mobile. On notera, que la proportion de fourmis sur les coins est positivement corrélée dans le cas où

l'objet est libre, mais ce résultat est plus discutable dans le cas où l'objet ne l'est pas. Ces résultats sont représentés sur la Figure 38.

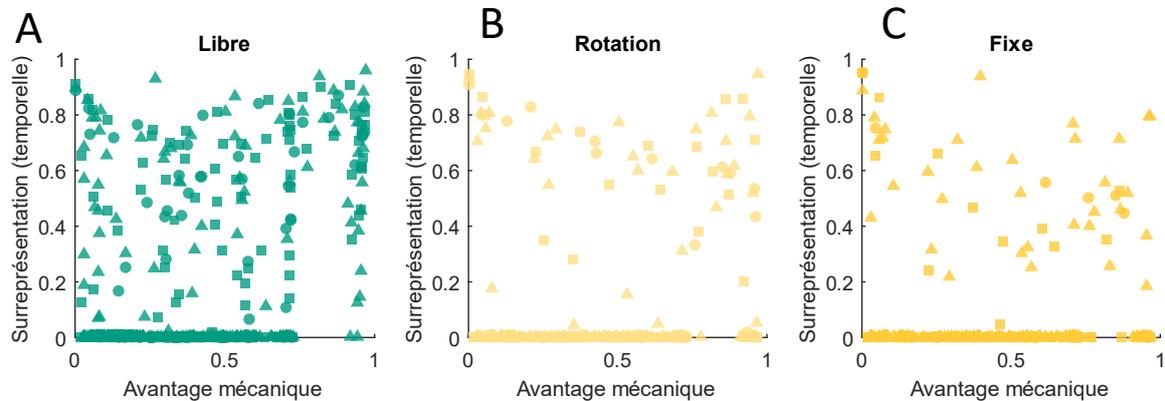


Figure 38 Les dispositions préférées par les fourmis dans nos expériences correspondent-elles aux dispositions les plus efficaces sur le plan mécanique ? A-C Surreprésentation temporelle des dispositions (par rapport à un modèle nul) en fonction de l'avantage mécanique de ces dispositions. La surreprésentation est calculée par  $\frac{p_{obs}}{p_{obs} + p_{Mod}}$  où  $p_{obs}$  correspond à proportion de temps d'observation d'une disposition lors des expériences et  $p_{Mod}$  à la proportion de temps d'observation d'une disposition issue du modèle nul. La surreprésentation varie entre 0 (observé beaucoup moins longtemps lors des expériences) à 1 (observé beaucoup plus longtemps lors des expériences). L'avantage mécanique se calcule comme étant le poids de l'objet divisé par la somme des forces appliquées par les fourmis pour porter la charge. L'avantage mécanique est compris entre 0 (les fourmis exercent beaucoup d'efforts non nécessaires) et 1 (les fourmis n'appliquent pas d'efforts superflus au port de l'objet) Les formes des points représentent les formes des charges.

### 3.3.2.2. Transitions surreprésentées

Les transitions vers des dispositions avantageuses en termes mécanique sont-elles plus rapides dans nos expériences que celles générées par modèle nul ?

Similairement à la partie précédente sur les dispositions surreprésentées, ce modèle statistique présente une sur-dispersion des résidus, ainsi qu'une zero-inflation importante. Les résultats sont présentés en l'état ici, mais vont évoluer prochainement.

Nous souhaitons maintenant tester une hypothèse plus couteuse : les fourmis s'organisent-elles collectivement pour changer de disposition plus rapidement vers des dispositions efficaces ? La méthode est sensiblement la même que précédemment, sauf qu'on va chercher ici à déterminer si une transition entre dispositions plus rapides que dans le modèle nul ( $Surrep \sim 0$ ) est corrélée avec un gain d'avantage mécanique ( $dAM > 0$ ), tout en contrôlant les changements dans le nombre de fourmis autour de la charge et dans la proportion de fourmis sur les coins ( $dnbAnt$ , et  $dpropCorner$ ). On s'attend à ce que la variation d'avantage mécanique calculée pour la transition entre deux dispositions autour de l'objet transporté soit négativement corrélée avec l'indice de surreprésentation de cette transition, ce qui voudrait dire que les

changements de dispositions se font plus rapidement en faveur d'un gain en avantage mécanique. On s'attend aussi à ce que cette relation ne soit pas maintenue dans les cas où la charge est immobile (fixe ou en rotation).

```
glmer(Surrep ~ dAM + dnbAnt + dpropCorner + (1 | Shape),
      data = disposition, family = "binomial")
```

Table 11 résultats des modèles statistiques (GLMM) testant le lien entre la variation d'avantage mécanique et les décisions de disposition des fourmis. Les valeurs des coefficients du modèle sont données pour les variables indépendantes : variation de l'avantage mécanique (négative si perte, positive si gain d'avantage mécanique), variation dans la proportion de fourmis sur les coins, et variation du nombre de fourmis autour de la charge. Leur significativité est indiquée à l'aide d'étoiles (pas d'étoile : non significatif, \* 0,01 < p < 0,05, \*\* : 0,00 < p < 0,01, \*\*\* : p < 0,001). n est le nombre de transitions entre dispositions observées dans les expériences et générées par le modèle nul. Pour chaque modèle la valeur de l'AIC (Akaike Information Criterion) est donnée. Le modèle ayant un AIC encadré est celui choisi par l'auteur (justification en corps de texte).

Condition	$\Delta$ Avantage mécanique	$\Delta$ Proportion de fourmis sur les coins	$\Delta$ Nombre de fourmis	n	AIC
Libre	-0.79 (***)	-0.03	-0.42 (***)	560	744.5
	<del>                    </del>	-0.08	-0.41 (***)	560	755.5
Rotation	-0.22	-0.01	-0.25	119	171.3
	<del>                    </del>	-0.01	-0.32	119	169.5
Fixe	0.07	1.31	-0.24	98	139.7
	<del>                    </del>	1.32	-0.22	98	137.7

On observe depuis la Table 11 que pour la condition libre les différences d'AIC sont supérieures à 2 entre le modèle avec et sans variation de l'avantage mécanique. On conservera donc le modèle avec le plus faible AIC, soit, celui incluant notre variable d'intérêt. Dans le cas d'une charge libre, les transitions entre dispositions impliquant une augmentation d'avantage mécanique sont donc négativement corrélées avec le temps nécessaire pour les réaliser, comme attendu. Comme attendu également, aucune influence de la variation d'avantage mécanique n'a été trouvée pour des conditions de mobilités ne nécessitant pas de port (Rotation et Fixe). Les différences d'AIC sont effectivement de 2, ce qui motive la sélection des modèles les plus simples (excluant, de fait, l'influence de notre variable d'intérêt).

Bien que ces résultats soient difficilement visibles ils sont représentés sur la Figure 39.

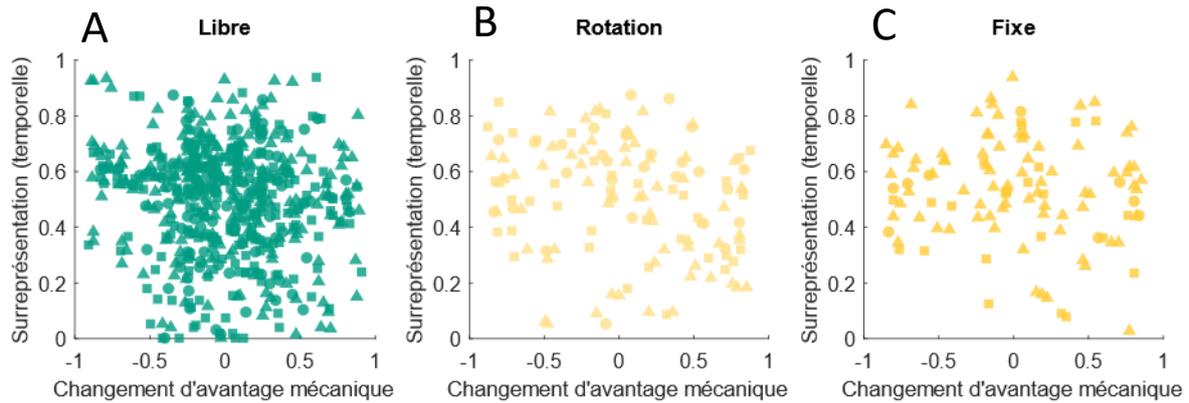


Figure 39 Surreprésentation temporelle des transitions entre deux dispositions en fonction de la variation d'avantage mécanique. La surreprésentation temporelle désigne ici le temps mis pour effectuer une transition entre deux dispositions. Si elle est égale à 1, la transition pour passer d'une disposition à l'autre est beaucoup plus tardive dans les données biologiques que dans le modèle nul. Si elle est égale à -1 la transition est précoce par rapport à celles du modèle nul. La variation d'avantage mécanique correspond à la variation d'avantage mécanique lors de cette transition. Une transition peut permettre de gagner en efficacité (variation d'avantage mécanique positif) de perdre en efficacité (changement d'avantage mécanique négatif), ou bien de ne pas la changer (variation d'avantage mécanique nul).

### 3.4. Discussion

#### 3.4.1. Revue des résultats principaux

Nous n'avons pas observé d'influences notables de la forme sur le comportement de prises mandibulaires. Nous avons noté en revanche que la condition de mobilité a un rôle important dans le comportement de prise des fourmis : les prises sont plus nombreuses et plus longues si l'objet est libre que s'il ne l'est pas. L'investissement global est donc plus important dans le cas de charges mobiles. Effectivement, on observe de légères différences entre les conditions rotation et fixe qui restent proches par opposition à la condition libre. Le mouvement de rotation de la charge suffit à provoquer une réponse des fourmis, mais bien loin de celle provoquée par un objet libre.

Lorsque la charge est libre, les fourmis s'investissent similairement sur des charges de masses différentes, mais deux dynamiques s'opposent. Les charges légères (50mg) sont associées à un grand nombre de prises mandibulaires plutôt courtes, alors que les charges lourdes (150mg) sont associées à peu de prises mais plutôt longues. L'investissement total (somme des temps passés en prise sur la charge) semble donc lié à la mobilité de la charge, alors que la dynamique des prises, elle, semble être d'avantage fonction de la masse de la charge.

Les dynamiques d'occupation des 12 points de prises répartis sur le pourtour des objets ont été étudiées. On notera premièrement que le taux de passage d'un état à l'autre (« occupé » ou « vacant ») n'est ni constant (exponentiel) ni ne varie de façon monotone (Weibull). Notamment, la probabilité de lâcher la prise atteint un pic, toutes conditions de mobilité confondues, au bout de 4 secondes. Il se pourrait que

la fourmi acquière des informations sur la mobilité ou la masse de la charge durant ces 4 secondes, et qu'à l'issue de ce temps de récolte d'information, elle prend (ou non) une décision de lâcher.

Les 12 points de prises ne sont pas occupés de façon indépendante les uns des autres. Une simulation de comportements de prises indépendantes ne permet pas en effet de retrouver dans les mêmes proportions les différentes dispositions autour de la charge observées dans nos expériences. Les simulations issues de nos modèles nuls sous-estiment la proportion de temps passée sans individu sur la charge. Ce biais explique à lui seul la surestimation du nombre d'individus moyen en prise à chaque instant dans ce même modèle nul. Effectivement, une fois que l'on met à part les temps sans aucune prise, les proportions de temps sont similaires entre le modèle nul et les expérimentations. Dans le cas d'une charge déjà occupée, on ne peut donc pas réellement rejeter l'indépendance des prises et lâchers des fourmis. Par contre, le temps passé sans aucun individu sur la charge est beaucoup plus long au cours de nos expériences que si les prises étaient indépendantes. On peut donc distinguer l'initiative d'une fourmi qui saisit seule une charge qui était vacante de celle d'une fourmi qui rejoint une charge sur laquelle est déjà positionnée au moins une congénère.

Les dispositions adoptées par les fourmis autour de la charge ne sont pas issues de prises indépendantes les unes des autres non plus. Notre modèle nul générant des prises aux localisations aléatoires, on note en effet que certaines dispositions sont maintenues beaucoup plus longtemps lors des expériences que dans le modèle. Des prises indépendantes les unes des autres ne suffiraient donc pas à expliquer les proportions de dispositions observées dans les expériences. Il existe donc des paramètres augmentant les chances de maintien ou non d'une disposition.

Czaczkes a observé que les prises mandibulaires sur les angles des objets étaient plus longues (Czaczkes et al., 2011), ce qui pourrait expliquer la préférence des fourmis pour certaines dispositions. Or, les dispositions avec des prises aux angles sont aussi des dispositions pouvant avoir un avantage mécanique important, c'est-à-dire que les fourmis doivent exercer une force faible pour maintenir l'objet à l'horizontale. Notre hypothèse est que la préférence pour les coins est le reflet d'une préférence pour des dispositions avantageuses mécaniquement. Dans le cas des objets mobiles, nous observons que pour une même proportion de fourmis en prise sur les coins, les dispositions avantageuses mécaniquement sont maintenues plus longtemps. Dans le même contexte, les préférences pour les coins sont tout le même conservées à avantage mécanique équivalent.

Dans le cas des conditions Fixe et Rotation, on note que l'avantage mécanique ne joue plus de rôle sur la surreprésentation des dispositions. Dès lors que l'objet ne nécessite aucune force pour être maintenu à l'horizontale, les dispositions avantageuses mécaniquement ne sont plus surreprésentées. Similairement, les préférences pour les coins sont absentes dès lors que l'objet n'a pas à être porté. Nous pouvons donc dire que la préférence pour les coins n'est pas uniquement due à la géométrie de la forme,

mais bien associée à une tâche de transport. Il en va de même pour les préférences pour des dispositions à l'avantage mécanique plus important.

Ces conclusions sont à nuancer très fortement, car les modèles statistiques utilisés possèdent d'importantes sur-dispersions des résidus et de zéro-inflations. La distribution de notre variable d'intérêt, la sur-représentation, est difficilement traitable statistiquement, car elle possède un nombre important de zéros et est bornée entre 0 et 1. Nous envisageons d'utiliser des métriques plus simples afin de faciliter le fit statistique ainsi que la puissance de nos résultats, conscients du besoin de preuve pour avancer de telles conclusions. Une option consisterait reproduire un nouveau modèle nul, afin d'éliminer la variable de « nombre de fourmis » sur la charge des analyses. Au lieu de simuler des prises et des lâchers, il serait plus pertinent d'uniquement randomiser les positions des prises déjà observées. Ainsi, nous aurions le même nombre d'individus sur la charge, mais pourrions tout de même quantifier la préférence statistique pour une disposition plutôt que pour une autre, et ainsi voir si l'avantage mécanique est plus important dans nos données biologiques qu'on pourrait s'y attendre dans un cas aléatoire et indépendant.

Afin de déterminer si les fourmis adaptent leurs comportements en fonction de l'avantage mécanique, nous avons aussi étudié les transitions entre les dispositions. Nous avons noté que les transitions augmentant l'avantage mécanique étaient en moyenne plus rapide dans les expériences que dans notre modèle nul, toutes choses égales par ailleurs.

La dynamique de repositionnement autour de la charge pourrait donc être résumée en deux éléments :

- Les fourmis conservent plus longtemps les dispositions à fort avantage mécanique (persistance)
- Les fourmis changent plus rapidement vers des dispositions augmentant l'avantage mécanique (initiative)

Ces deux comportements permettraient de converger vers un transport efficace énergétiquement parlant, en délaissant prématurément les dispositions peu avantageuses sur le plan mécanique, et en conservant les dispositions avantageuses. Rappelons que ces résultats sont à nuancer car les modèles statistiques ne respectent pas les conditions de sur-représentation et de zéro-inflation.

### 3.4.2. Interprétations possibles

#### 3.4.2.1. *Comment déterminer une bonne disposition, sans même l'avoir expérimenté ?*

Afin de chercher les heuristiques possiblement utilisées par les fourmis, il peut être instructif (en sachant que nous sommes en plein anthropomorphisme) de chercher à résoudre la tâche soi-même. On peut alors s'amuser à estimer si une disposition serait avantageuse ou non, en imaginant devoir porter des tables ayant les formes proposées. A titre personnel, l'observation de ces dispositions me renvoie assez rapidement une idée de leur efficacité, même si je n'ai jamais eu à transporter de table triangulaire par

exemple. Sans connaître ni le poids, ni la taille de ces objets, mon « intuition » (ou plutôt mon raisonnement non verbalisé) m'oriente relativement correctement vers les dispositions avantageuses pour porter l'objet. Vu que je n'ai pas accès à la force réelle que les individus auraient à appliquer pour soulever la charge, je suis obligé d'utiliser une ou des heuristiques pour évaluer la qualité des dispositions proposées. Je vous invite, avant de poursuivre sur mon interprétation personnelle, à retourner aux Figure 35, Figure 36 et Figure 37 (pages 108-110) et de tenter de verbaliser les règles qui vous permettent de déterminer si une disposition est avantageuse ou non. Gardez à l'esprit que les dispositions avantageuses se situent vers le haut du graphique, ce qui vous permettra de tester différentes méthodes.

J'ai basé mon premier jugement (I) sur l'espacement entre les individus qui devraient chercher à être le plus loin des autres possible. Ce qui est assez frugal, on en conviendra. Mon second jugement (II) a été de dessiner un polygone formé par les différents individus, sorte de polygone de support, et de vérifier si le centre de masse (le centre de l'objet) était présent dans ce polygone de support. Cette vision est plus complexe, issue des travaux en biomécanique de mon prédécesseur, Hugo Merienne, et très facilitée par la représentation de la charge vue de haut (Merienne et al., 2021). Ces règles (I & II) ne permettent pas d'expliquer les avantages mécaniques lors d'un port seul. La règle du polygone (II) ne permet pas d'expliquer non plus les cas du port à deux (pourtant très représenté dans nos expériences). Nous proposons une troisième proposition (III) qui permettrait d'encapsuler la simplicité de l'heuristique (I) et la richesse de l'heuristique (II) et qui serait de dire « Se positionner le plus loin possible des autres fourmis, et le plus proche possible du centre de l'objet ». Cette heuristique assez frugale couvrirait, sans connaître la masse de l'objet, un bon ensemble des dispositions plus avantageuses collectivement. Une option plus simple encore (IV) consisterait à saisir de l'objet là où il est le plus proche du sol, c'est-à-dire, se saisir du point le plus difficile à maintenir à l'horizontale pour les autres individus déjà sur la tâche.

#### *3.4.2.2. Comment ajuster son comportement pendant une prise ?*

Il n'est pas réellement envisageable que les fourmis puissent mesurer l'avantage mécanique lors d'une prise, car il résulte de la somme des forces appliquées sur l'objet divisée par son poids. Chaque fourmi n'a pas connaissance des forces exercées par ses congénères, mais n'a pas nécessairement connaissance non plus du poids de l'objet. Si le comportement observé était suffisant pour un port efficace (à moindre coût) sur quelles métriques les fourmis pourraient-elles se baser ?

Nous avons souligné que les taux de lâchers des fourmis n'étaient pas constants, et qu'ils atteignaient un pic vers 4s. Durant sa prise (et notamment durant ces 4 secondes) la fourmi pourrait mesurer plusieurs paramètres : A) La force qu'elle-même applique, B) le degré de mobilité de la charge, C) sa proximité avec les autres fourmis sur la charge. Nous discuterons dans ce qui suit de chacun de ces paramètres pris séparément.

#### 3.4.2.2.1. La force

Un proxy que peut utiliser la fourmi concernant l'efficacité collective du port, est la force qu'elle applique elle-même sur l'objet. Les insectes sont effectivement capables de percevoir des informations mécaniques externes, comme des tensions ou des pressions, à l'aide de mécanorécepteurs se trouvant sur leur cuticule (Tuthill & Wilson, 2016). Il peut tout aussi bien s'agir de forces internes (proprioception) que de forces externes (extéroception). Ces récepteurs peuvent prendre plusieurs formes, comme des poils dont la torsion indique la force appliquée, ou encore des dômes à la surface de la cuticule (sensilles campaniformes). Ces poils sont de souplesse variable, et permettent donc de mesurer un ensemble de forces d'intensité différentes (allant de la perception du vent à celle d'un contact direct). Ils sont parfois regroupés en plaques, appelées plages sétifères, localisées au niveau des articulations ou dans des creux de la cuticule. Ils servent davantage à mesurer les déformations, tensions ou compressions du corps et participent à la proprioception de la fourmi.

Pour s'adapter à un bon port, les fourmis doivent être capable de percevoir non seulement des forces, mais aussi des variations de forces. Chaque groupe de mécanorécepteur est constitué de neurones sensibles aux changements de forces (avec des décharges rythmiques), ou à l'intensité de ces forces (avec des décharges toniques) (Büschges, 1994; S. N. Zill, 1985, p. 85).

Les fourmis devraient aussi percevoir les forces de traction appliquées par les autres fourmis sur une charge. Les sensilles campaniformes permettent non seulement de percevoir des tensions, mais aussi de connaître leurs orientations (S. N. Zill et al., 1981, p. 81), ce qui serait pertinent pour mesurer l'origine de certaines tractions, par exemple lors de l'orientation d'un transport collectif vers le nid. Il a effectivement été proposé qu'une forme de communication entre fourmis se fasse par le biais de la charge, lorsque les fourmis tirent celle-ci dans différentes directions (Czaczkes & Ratnieks, 2013). Les durées de prises mandibulaires ne sont effectivement pas indépendantes des forces appliquées sur l'objet. Il a par exemple été observé qu'une force appliquée latéralement sur une charge peut augmenter la persistance des prises mandibulaires des fourmis sur la charge (McCreery, 2017). Si ces formes de communication intra-charge permettent de mieux orienter celle-ci vers le nid, il ne serait pas impossible qu'elles permettent aussi aux fourmis de mieux s'organiser autour d'une charge (McCreery & Breed, 2014).

#### 3.4.2.2.2. Mobilité ne veut pas dire mouvement

Nous avons traité ici de mobilité, sans jamais exprimer la moindre mesure de vitesse ni de réel mouvement. Si la mobilité permet un mouvement par définition, elle n'implique pas nécessairement un mouvement. En réalité, nous supposons qu'un objet mobile va rentrer en mouvement et que c'est ce mouvement qui va servir d'information à la fourmi pour ajuster son comportement. On sait par exemple que les fourmis maintiennent collectivement une disposition autour d'une charge dès lors que la vitesse

atteinte est suffisante (Buffin et al., 2018). On sait aussi qu'une absence de mouvement d'un objet tiré par une fourmi renforce l'activité de recrutement (Detrain & Deneubourg, 1997, p. 199). Ainsi, le fait que l'effort de la fourmi provoque ou non un mouvement lui permet de s'adapter (« Est-ce que mon effort produit un mouvement ? »). Il y a donc un ajustement entre un mouvement perçu et un effort effectué (Cowan et al., 2014). La comparaison entre un mouvement perçu et un effort effectué permet par exemple à un humain d'estimer le poids d'un objet. Si vous tentez de soulever une bouteille opaque (dont vous ne connaissez pas le poids) vous pourriez être surpris de la vitesse à laquelle vous la soulevez réellement, ce qui signifie que vous auriez mal estimé son poids (et donc l'effort à fournir). Vous réalisez alors une opération mentale rapide entre l'intensité de votre effort et les conséquences de celui-ci (une vitesse, ou plutôt une accélération). Ce phénomène porte plusieurs noms : décharge corollaire (*corollary discharge*), signaux de copie d'efférence (*efference copy*), ou encore *forward-model*, qui est considéré comme plus pertinent (Webb, 2004). Une copie efférente est une copie interne d'un signal sortant (efférent) produisant un mouvement généré par le système moteur d'un organisme. Il peut être comparé à l'entrée sensorielle (réafférente) qui résulte du mouvement de l'agent, permettant une comparaison du mouvement réel avec le mouvement souhaité. Il a été observé lors de la production de sons chez les insectes, notamment chez le criquet (Poulet & Hedwig, 2003).

Il est notamment très pertinent lors du contrôle moteur de la locomotion afin de réguler les positions des pattes (Daley & Delcomyn, 1980; Dallmann et al., 2017). Ainsi, au lieu de considérer la mobilité de la charge de manière discrète, il serait beaucoup plus pertinent d'étudier la vitesse de la charge en chaque instant. La fourmi n'aurait donc pas besoin de mesurer des forces, des sommes de forces, ou des avantages mécaniques, mais bel et bien un déplacement. Afin d'étudier ce proxy, nous avons développé une procédure de tracking de l'objet qui sera bientôt implémentée afin de mesurer l'influence des mouvements de l'objet sur les comportements de prises et de lâchers.

#### 3.4.2.2.3. Distances avec les congénères

Comme évoqué plus haut, un comportement permettant de maximiser l'avantage mécanique à moindre coût cognitif serait que chaque fourmi tente de maximiser sa distance avec les fourmis déjà présentes sur la charge. Si les fourmis cherchaient à maintenir une certaine distance entre elles, d'abord afin de ne pas se gêner lors du transport, il en résulterait un meilleur avantage mécanique sur la charge. En effet, les dispositions avec le meilleur avantage mécanique sont généralement celles où les individus sont éloignés les uns des autres (ce qui correspond d'ailleurs à saisir les objets par les coins). Notons d'ailleurs, que l'existence de coins n'est pas nécessaire afin de chercher à s'éloigner de ses congénères. Le cercle n'a aucun coin (ou une infinité, selon nos sensibilités) mais une distance importante entre les individus provoquerait tout de même de meilleurs avantages mécaniques.

Dans le modèle nul que nous avons utilisé nous avons randomisé la séquence de prises/lâchers ainsi que la localisation de ces prises/lâchers. Il serait intéressant de ne randomiser que la position des prises, c'est-à-dire de conserver l'information « au temps  $t$  une nouvelle prise est effectuée » mais de tirer aléatoirement la localisation de la prise. Ce nouveau modèle nul conserverait alors la même séquence de prises, mais pas les mêmes dispositions ce qui permettrait de comparer les dispositions réellement favorables pour une même séquence de prises. Nous pourrions établir un dernier modèle nul où les positions sont conservées, mais les temps de prises sont randomisés. Afin de conserver les positions, mais pas les durées.

### 3.4.3. Suites à donner au travail et perspectives

De manière générale, si nous avons examiné les comportements à l'échelle globale (le réplikat) et à l'échelle collective (les dispositions autour de la charge), nous avons assez peu traité l'échelle individuelle. La survie des prises mandibulaires n'a été observée que par rapport aux différentes conditions de mobilité, et non par rapport au mouvement même de l'objet (entre autres paramètres). Nous sommes donc à la recherche d'heuristiques simples, comme la distance avec une congénère, une prise en coin ou encore la force à appliquer, pour expliquer la dynamique de prises (taux de prises et de lâchers) au niveau individuel pour chaque pas de temps pour chaque individu.

Dans nos analyses nous avons comparé la proportion de temps où une disposition des fourmis autour de l'objet est observée dans les expériences à la proportion de temps où cette disposition est observée dans le modèle nul. Il serait plus pertinent de comparer la survie de chacune des dispositions, en comparant le temps moyen pendant lequel chacune des dispositions est conservée. Notons donc que, si une disposition est surreprésentée dans les expériences par rapport aux simulations, cela peut être dû aussi bien à une persistance plus importante en moyenne pour rester dans cette disposition quand celle-ci est atteinte qu'à une fréquence d'apparition plus importante de cette disposition. Cette analyse est à refaire, car nous n'avons pas encore trouvé de famille de distribution d'erreurs satisfaisant les conditions de sur-dispersion et de zéro-inflation. Bien que nous souhaitons maintenir la nature quantitative continue de la surreprésentation, un modèle préliminaire dichotomique a été réalisé. L'avantage mécanique y joue un faible rôle afin de déterminer si oui ou non une disposition est surreprésentée. La place du nombre de fourmi dans l'analyse est problématique pour l'établissement d'un modèle statistique viable. Un modèle nul plus simple, randomisant uniquement la position de prises déjà enregistrées, serait un modèle alternatif permettant d'exclure cette variable. Le nombre de fourmis sur la charge serait le même à chaque instant, seule la disposition changerait. Cette approche simple permettrait d'éviter la présence de variables indépendantes potentiellement corrélées au fort pouvoir explicatif, comme le nombre de fourmis.

Nous avons présenté ici les résultats d'expériences réalisées sur trois formes (rond, triangle, carré) mais des expériences réalisées avec une quatrième forme, encore en cours de traitement, ont également été réalisées. Nous avons utilisé le même dispositif et protocole expérimental que dans les expériences décrites dans ce chapitre sauf que l'objet à transporter était de forme rectangulaire, avec un ratio longueur/largeur de 2. Cependant, les masses de cet objet ainsi que son périmètre étaient identiques aux objets utilisés dans les expériences décrites dans ce chapitre. Les conditions de mobilité testées étaient également les mêmes. Notre projet est d'établir un modèle statistique de probabilité de prise et de lâcher au niveau individuel basé sur les expériences décrites dans ce chapitre afin de les reproduire au mieux. Ce modèle pourrait nous permettre alors de simuler les prises et lâchers sur des nouvelles formes qui n'ont pas été testées dans nos expériences, telle que la forme rectangulaire. La forme rectangulaire possède des dispositions avec une plus grande variété d'avantage mécanique, car elle n'est pas « centrale symétrique ». Du fait qu'un côté soit plus grand que l'autre, certaines dispositions vont être très pénalisantes, et d'autres très avantageuses. Nous générerons des prises et des dispositions et nous les comparerons à celles observées sur la forme rectangulaire dans les dernières expériences réalisées. A la manière d'un set d'entraînement et d'un set de test pour entraîner une intelligence artificielle, nous pourrions donc tester la pertinence de notre modèle en testant ses prédictions sur un objet jamais rencontré. L'idée étant de valider ou rejeter le modèle par l'ajout d'une quatrième forme (moins symétrique que les trois précédentes) représentant un problème mécaniquement plus complexe.

Ce projet nécessite de simuler des prises et des lâchers dont les taux ne sont pas constants (Exponentiels) et ne varient pas de façon monotone au cours du temps (Weibull). Ces taux, en plus de varier dans le temps, varient aussi sûrement en fonction de différents paramètres qui eux-mêmes varient au cours du temps, comme les forces appliquées, la vitesse de l'objet ou encore la distance avec les congénères. On s'attend par exemple à ce qu'une prise soit plus longue si elle est efficace mécaniquement parlant. Cependant, durant une prise, l'avantage mécanique peut varier, au gré des prises et lâchers d'autres fourmis sur l'objet. Lors d'analyse de survie classique, une ligne correspond à un comportement avec un début, une fin, et certaines variables indépendantes. Ici, une même prise mandibulaire peut être très pertinente mécaniquement sur les 10 premières secondes, puis, à cause d'un changement de disposition, peut devenir inutile. La variable d'intérêt, l'avantage mécanique, et son impact sur la survie d'un comportement de prise ne peut pas être étudié par l'analyse de survie classique, car sa valeur fluctue pendant le comportement. Une méthode permettant de palier à ce problème peut être proposée. Statistiquement, il faut utiliser une méthode de *demicoding*, qui va consister à découper un évènement de lâcher en une multitude d'évènements de « non lâchers » à intervalle de temps régulier. C'est-à-dire, au lieu d'observer une prise mandibulaire comme ayant un début et une fin, on va considérer un ensemble de moments pour lesquels la fourmi n'a *pas encore* lâché. On peut donc noter qu'elle n'a pas lâché quand l'avantage mécanique était élevé (au début de sa prise) mais qu'elle a fini par lâcher quand celui-ci a

diminué plus tard. Cette méthode permet (à l'aide de modèles Cox proportionnels) de déterminer l'influence sur la survie d'une variable indépendante variant au cours du temps (Fisher & Lin, 1999).

Cette méthode, bien que pertinente dans notre cas, est computationnellement coûteuse, et est en cours d'implémentation. Lors des simulations, il faudra non pas générer des durées, mais réaliser des tests à chaque pas de temps pour savoir si l'individu lâche ou prend, ce qui va représenter un coût computationnel important. De nouvelles méthodes, issues de la physique, permettent cependant de simuler en un temps record des durées de survie dont le taux de mortalité varie au cours du temps. Ces méthodes basées sur un algorithme dit « des collisions nulles » permettrait de diviser les temps de simulations par 100 pour des taux de mortalités non monotones (Galtier et al., 2013). Cette méthode est en cours de démocratisation, et nous avons la chance que certains de ses membres porteurs soient basés dans un des laboratoires de physique toulousain. Cette méthode nous permettrait de tenir compte des variations du taux de prise d'un individu, avant et après qu'un autre individu ait rejoint la charge, ou de quantifier l'impact de tout autre changement.

Ainsi, nous pourrions établir un modèle statistique des dynamiques de prises (taux de lâcher, prise) en fonction des forces appliquées, des distances interindividuelles, et des mouvements de l'objet.

# 4. Discussion

*“La plupart des étudiants n’étudient plus la nature, ils testent des modèles ! “*

- Erwin Chargaff

## 4.1. Revue des résultats

### 4.1.1. Problème et cadre méthodologique

Durant cette thèse, nous avons étudié les prises de décisions lors de transport d’objet par des groupes de fourmis, sous le prisme de leurs pertinences mécaniques. Les fourmis prennent-elles de bonnes décisions de transport ? c’est-à-dire, des décisions minimisant le coût énergétique pour un résultat similaire. Et, sur quelles informations peuvent-elles se baser pour prendre ces décisions ?

Pour répondre à ces questions il a fallu d’abord quantifier l’efficacité du transport. A l’aide de modèles mathématiques et physiques, nous avons pu quantifier les forces en présence, et donc l’effort fourni par chaque individu mobilisé sur la tâche au cours du temps. Notons que nous avons ici utilisé la mécanique comme proxy pour l’énergétique. Ce postulat, maintenu dans tout ce manuscrit, se base sur l’hypothèse que l’efficacité musculaire (rapport entre le travail métabolique investi et le travail mécanique résultant) est constante, indépendamment du temps, de la taille des fourmis, ou encore des muscles concernés.

Il a fallu ensuite, caractériser le comportement de transport. Pour cela nous avons analysé la tâche de transport à l’échelle collective et individuelle. Nous sommes retournés à la brique élémentaire du comportement de transport chez les fourmis, à savoir la prise mandibulaire. Nous avons considéré que les prises mandibulaires étaient caractérisées par deux composantes : l’initiative et la persistance. L’initiative englobe tout le contexte (notamment mécanique) de début de prise mandibulaire alors que la persistance englobe toute mesure de l’investissement sur cette prise (notamment énergétique). L’adaptation comportementale des fourmis pourrait effectivement s’observer sur ces deux composantes, et ne pas se baser sur les mêmes informations et mécanismes de prise de décision. Un bon transport revient donc pour une fourmi à chercher une bonne prise, et à s’investir énergétiquement et temporellement si et seulement si la prise est suffisamment bonne.

#### 4.1.2. Le port séquentiel

Dans le premier chapitre de cette thèse, nous nous sommes intéressés à une séquence de transports individuels chez l'espèce, *Messor barbarus* qui présente un polymorphisme de la caste ouvrière. Dans cette expérience nous utilisons un dispositif permettant aux fourmis de n'avoir que deux choix possibles lors du transport (deux directions opposées), apportant les mêmes bénéfices. Nous nous sommes donc intéressés à la désobstruction d'une galerie étroite reliant le nid à l'aire de fourragement. L'angle de la galerie et la position de l'obstacle nous ont permis de jouer sur la difficulté des deux options, tirer vers le haut ou tirer vers le bas. Un « bon transport » revenait alors à extraire l'obstacle dans la direction nécessitant le moindre coût énergétique, c'est-à-dire, le travail mécanique le moins élevé. On observe qu'au niveau collectif les extractions de l'obstacle sont suboptimales, avec une préférence vers le bas, même si c'est l'option la plus coûteuse. Au niveau individuel en revanche, on observe que les initiatives de prises des fourmis sont optimales. Les fourmis tirent effectivement l'obstacle vers l'extrémité nécessitant le moindre travail mécanique dans 75% des cas. Il a aussi été observé que les valeurs de persistance des prises sont cohérentes avec une décision de lâcher l'objet qui serait basé sur un critère d'effort relatif. Les individus appartenant à la même classe de taille sont effectivement caractérisés par le même taux de lâcher lorsque celui-ci est calculé sur la quantité de travail mécanique déployé sur la tâche. C'est-à-dire que les fourmis mobilisent en moyenne la même quantité d'énergie, qu'elles se déplacent vers le haut (tâche difficile, nécessitant une force importante) ou vers le bas (tâche plus simple nécessitant peu de forces). De plus, si on calcule la persistance par rapport à un travail mécanique normalisé par les capacités musculaires des fourmis, les taux de lâchers deviennent équivalents pour les grandes et les petites fourmis. Ce résultat serait attendu si les fourmis mobilisaient un effort relatif identique par rapport à leur propre capacité musculaire.

Nous avons proposé par la suite que la préférence observée au niveau collectif pour les extractions vers le bas ne soit pas une préférence pour le nid, mais bel et bien une préférence pour le bas. Effectivement, lorsque la galerie est horizontale, les options équivalentes mécaniquement sont choisies au hasard par les fourmis, que ce soit au niveau individuel ou collectif. Ce biais collectif suboptimal peut s'expliquer par la nature séquentielle de la tâche. Les fourmis vont effectivement prendre puis lâcher l'objet plusieurs fois avant de l'extraire. Comme elles appliquent une même quantité de travail mécanique vers le haut ou vers le bas, l'objet va en moyenne descendre sur une plus grande distance s'il est tiré vers le bas que s'il est tiré vers le haut. Une fois déplacé vers le bas, les fourmis seraient alors plus enclines à le tirer à nouveau vers le bas. Le biais vers le bas est reproductible par un modèle mathématique simple reproduisant ce mécanisme.

### 4.1.3. Le transport collectif

Dans le second chapitre de cette thèse, nous nous sommes intéressés au transport collectif chez la fourmi *Aphaenogaster senilis*. Nous avons proposé des charges mobiles ou immobiles aux fourmis, et nous avons encore une fois analysé leur comportement de prises. Les charges mobiles pesaient 50, 100 ou 150mg (respectivement 6, 11 et 17 fois la masse moyenne d'une ouvrière), et les charges immobiles étaient soit attachées avec une épingle (rotation possible) ou deux épingles (parfaitement fixes). Dans ce contexte, le « bon transport » a été défini par l'avantage mécanique, c'est-à-dire le fait de ne pas exercer de forces superflues pour maintenir l'objet au-dessus du sol. Nous décrivons ici donc plutôt un bon « port » qu'un bon « transport ». Les fourmis, en prenant la charge entre leurs mandibules, vont se disposer suivant certaines configurations autour de celle-ci. Nous avons discrétisé les points de prises en 12 positions réparties sur le périmètre de longueur identique des 3 types de charges utilisées (carré, triangle, rond). Nous avons ainsi artificiellement réduit l'infinité de dispositions possibles que peuvent prendre les fourmis autour d'une charge transportable en « seulement » 4096 dispositions. En effet, le nombre de dispositions peut être drastiquement réduit en prenant en compte les effets de symétries, nous permettant *in fine* d'analyser quelques dizaines de dispositions différentes seulement. Nous avons établi un modèle mécanique pour estimer les moments des forces nécessaires pour maintenir l'objet à l'horizontale pour chaque individu en prise mandibulaire sur la charge, ce qui nous a permis ainsi de mesurer la qualité de chacune des dispositions (son avantage mécanique). Comme précédemment, les comportements de transport ont été étudiés *via* les prise mandibulaires des fourmis. Nous avons noté que l'initiative et la persistance des prises étaient plus faibles pour les objets non mobiles que mobiles. Dans le cas de charges mobiles, nous avons noté que les prises mandibulaires sur des charges plus lourdes étaient moins nombreuses mais plus longues. Cependant, l'investissement temporel total restait identique dès lors que la charge était mobile.

A l'aide d'un modèle nul de prises mandibulaires indépendantes, nous avons pu montrer que certaines dispositions étaient surreprésentées dans nos données expérimentales. Cette disparité souligne que les positions des fourmis autour d'une charge ne sont pas aléatoires, ce qui était attendu dans le cas d'un « bon transport ». Si une préférence pour les coins a été notée par Czaczkes et al. (2011), nous avons aussi noté que les dispositions surreprésentées semblaient être celles ayant un fort avantage mécanique, c'est-à-dire les situations de « bon transport ». Ce résultat statistique n'est pas observé lorsque la charge est fixée au sol en un ou deux points, c'est-à-dire quand l'objet n'a pas à être porté. De plus, les transitions entre dispositions semblent aussi plus rapidement effectuées que celles prédites par le hasard lorsque la future disposition est plus avantageuse d'un point de vue mécanique. Si les modèles statistiques établis sont corrects (ce qui reste à prouver), nous concluons donc qu'à l'échelle collective, les fourmis conservent plus longtemps des dispositions avantageuses (persistance judicieuse) mais aussi que les

transitions vers des dispositions avantageuses sont effectuées plus rapidement (initiative judicieuse). Ces deux mécanismes sont suffisants pour adopter une bonne stratégie de transport mécaniquement parlant.

Ces travaux sont encore en cours, et inclurons notamment une correction des analyses statistiques utilisées. Ces conclusions vont donc être amenées à changer si nécessaire. Nous nous concentrerons par la suite sur les taux de prises et de lâchers individuels qui apparaissent non constants et non monotones.

#### 4.1.4. Résultats globaux

Nous avons, tout au long de cette thèse, cherché à savoir si les fourmis prenaient de bonnes décisions de transport. Nous nous sommes intéressés d'une part à la somme de comportements de transport individuel, puis au transport collectif. Dans le premier cas, la bonne décision consistait à prendre l'objet et à le tirer dans la bonne direction (nécessitant le moins d'énergie pour la complétion de la tâche). Dans le second cas, la bonne décision consistait à adopter une disposition avantageuse autour de la charge, permettant de la soulever à moindre coût. Nous avons, dans les deux cas, considéré qu'une décision de transport, par le biais des prises mandibulaires, se caractérise par une initiative (son début) et une persistance (sa fin). La recherche de la bonne solution mécanique commence donc par une exploration des options possibles (initiative), et s'arrête lorsqu'une solution assez bonne a été trouvée (persistance). Si les fourmis régulent leur dépense énergétique, ces deux composantes de la décision de transport devraient donc aller dans ce sens, ou à défaut, présenter une certaine cohérence énergétique.

Dans le cas du port séquentiel, les prises mandibulaires sont dans 75% des cas effectuées dans la bonne direction. De façon surprenante l'initiative est pertinente mécaniquement, alors que la tâche consiste à estimer une somme d'effort ou bien un travail mécanique. Nous avons proposé que la fourmi estime la force à appliquer suite à plusieurs prises mandibulaires non effectives (sans déplacement) sur la charge, et que son odomètre lui permet d'estimer la distance restante pour l'extraction en parcourant le tube. L'intégration de ces deux paramètres qui permettrait aux fourmis de prendre des décisions judicieuses mécaniquement est hypothétique et n'a, à notre connaissance, pas été étudiée précédemment. La persistance est ici cohérente avec l'effort relatif investi dans la tâche. Les prises sont caractérisées par un taux de lâcher similaire quelle que soit la taille des fourmis et la difficulté de la tâche si on le définit comme étant fonction d'un effort (travail mécanique développé) relatif (normalisé par les capacités musculaires de la fourmi).

Dans le cas du transport collectif, nous avons testé si les fréquences d'observation de configurations avantageuses des fourmis autour de l'objet étaient dû au hasard. Nous ne sommes pas en mesure de conclure, mais les préférences pour une disposition avantageuse seraient un signe de persistance comportementale des fourmis. Nous avons aussi cherché à tester la pertinence de l'initiative des prises en étudiant la vitesse de transitions entre les dispositions. Il est attendu que, parmi plusieurs dispositions

possibles, les dispositions avantageuses soient rejointes plus rapidement. Similairement au cas précédent, la persistance de la fourmi dans un cas pertinent serait potentiellement explicable en se basant sur ce que la fourmi perçoit sur la tâche. Dans le cas où l'avantage mécanique est élevé, la fourmi pourrait mobiliser peu d'effort par rapport à la quantité de mouvement de l'objet, ce qui pourrait consolider son comportement. Un comportement d'initiative avantageux est encore une fois plus complexe. Un choix plus rapide vers des dispositions avantageuses pourrait être interprété comme un comportement ciblé directement vers la bonne disposition. Dans nos expériences nous avons souvent observé les fourmis prendre puis lâcher différents points de prises avant de finalement en conserver une, ce qui pourrait être un processus d'essais-erreurs. L'analyse des taux d'occupation/abandon des points de prises nous indiquent que les fourmis évaluent en quelques secondes si la disposition « convient » ou non et rejoignent la charge à nouveau quelques secondes plus tard. Une légère préférence pour les coins a été observée mais reste à confirmer. Nous supposons qu'il pourrait s'agir d'une heuristique utilisée par les fourmis pour maximiser leurs distances interindividuelles sur la charge, et ainsi augmenter leur avantage mécanique. Ces comportements optimaux mécaniquement ne devraient pas être observés lorsque l'objet est fixe ou en rotation, car ce dernier est déjà maintenu à l'horizontale et ne fournit peu ou pas de retour moteur.

De manière générale, nous avançons l'hypothèse que l'initiative pourrait correspondre à un processus d'acquisition d'information intervenant lors de la prise mandibulaire. La fourmi pourrait estimer, par comparaison des signaux efférents et afférents, la difficulté de la tâche en contrastant le retour moteur de l'objet et l'effort investit. La décision de maintenir la prise pourrait alors avoir lieu après l'acquisition de ces informations, si elles sont jugées pertinentes.

Certaines zones d'ombres persistent. Comment les fourmis sont-elles capables d'estimer un travail mécanique ? Ou encore, est-ce que les fourmis évaluent réellement l'efficacité mécanique d'une disposition ? Il est préférable de considérer que ce n'est pas le cas, mais qu'il s'agit davantage d'usage d'heuristiques simples. La mobilité de la charge semble notre meilleure explication, car pour un effort fourni, elle donne un retour moteur perceptible par la fourmi.

Nous argumentons que la recherche d'heuristiques simples pourrait être un terrain d'entente méthodologique et thématique entre plusieurs disciplines pour un même objectif : l'étude du comportement par les (neuro-)éthologues d'une part, intéressés par la frugalité temporelle et cognitive des décisions prises par les animaux, et les écologistes-comportementaux d'autre part, pouvant étudier l'optimalité d'un comportement tout en cherchant des mécanismes frugaux expliquant leurs faisabilités. Cette thèse, menée par un mathématicien-physicien, s'est située à cette intersection, admettons-le, un peu par naïveté mais aussi par enthousiasme.

## 4.2. Perspectives

### 4.2.1. Analyse de la persistance

La continuité directe de ce travail consisterait à approfondir l'analyse de la survie des prises mandibulaires. Il serait profitable d'utiliser des méthodes de demi-coding, c'est-à-dire scinder une prise mandibulaire en une multitude d'évènements de « non-lâchers » et non comme un unique évènement de lâcher. On pourrait alors observer l'influence de critères simples sur les taux de lâchers pouvant varier durant une même prise.

Le processus de prise de décision est souvent considéré à tort comme un court laps de temps réflexif précédant une action. On comprend que le temps et l'effort de réflexion investi en préaction est à opposer avec les bénéfices apportés par l'action. Les heuristiques utilisées peuvent être plus ou moins frugales, mais le coût temporel est relativement faible car un faible temps y est dédié. Ceci étant, la prise de décision doit parfois se faire non pas avant mais pendant une action, typiquement lorsqu'il s'agit de décider de changer de stratégie ou de cesser un comportement. Ces évaluations doivent se baser alors sur des heuristiques bien plus frugales. D'une part, parce qu'une partie des ressources attentionnelles de l'individu sont mobilisées sur l'action en cours, limitant donc ses capacités cognitives. Et d'autre part, parce que l'arrêt d'une tâche consiste à résoudre un problème temporel, à savoir « quand arrêter ? » il est donc nécessaire de trouver une solution rapidement, et ce en temps réel.

On peut s'attendre à ce que les heuristiques les plus frugales et grossières soient celles utilisées pendant la décision afin de réguler la persistance du comportement.

### 4.2.2. Mesures physiques

#### 4.2.2.1. *Respirométrie*

Si la littérature sur les fourmis et les insectes sociaux en général se concentre, pour des questions écologiques pertinentes, sur la quantité de ressources apportées au nid par unité de temps (Buffin et al., 2018), la qualité d'un transport peut aussi résider dans son ratio énergie dépensée par énergie apportée (l'efficacité énergétique). Cette approche par dépense énergétique individuelle est cohérente et semble donner des résultats pertinents chez l'abeille par exemple (Schmid-Hempel et al., 1985). Sous cet angle, une tâche bien effectuée est une tâche qui a nécessité moins de ressources que nécessaire, sans nécessairement chercher à minimiser le temps nécessaire pour l'accomplir. Cette approche est conforme à notre choix d'étudier la place de l'avantage mécanique dans les prises de décisions individuelles des fourmis. L'utilisation d'un respiromètre à flux continu permettrait de mesurer directement les dépenses énergétiques des fourmis lors du transport d'une charge, même en temps réel.

#### 4.2.2.2. Forces de réaction au sol

En biomécanique, les efforts, travaux et forces sont parfois mesurés à l'aide de plateformes de forces. Lorsqu'un individu s'appuie sur le sol pour porter, déplacer, ou tracter une charge, le sol exerce sur son corps des forces de réaction qui sont égales et opposées aux forces d'appui de l'animal. Les plateformes de forces utilisées en biomécanique mesurent ces forces de réaction dans les trois dimensions, ce qui donne une information sur l'intensité des appuis et sur le type d'action qui leur est associée (propulsion, freinage). Ces plateformes sont largement utilisées pour étudier la locomotion chez l'humain, mais elles sont aussi utilisées dans une moindre mesure pour l'étude de la locomotion de grands arthropodes comme les phasmes, les cafards (Spence et al., 2010) ou certaines fourmis (Endlein & Federle, 2015; Reinhardt et al., 2009; Takahashi et al., 2014; Wöhrle et al., 2017). Il est ensuite possible d'estimer par dynamique inverse à partir d'un modèle articulé de l'individu les forces et les moments qui s'exercent aux articulations, et donc de mesurer un coût énergétique total (Arroyave-Tobon et al., 2022).

Les plateformes de force ont été également utilisées chez l'homme pour analyser les forces de réactions au sol, non pas en locomotion libre mais en locomotion chargée. A partir des mesures de ces forces on peut ensuite calculer des mesures de coûts à l'échelle de l'individu, voire, d'un collectif d'individus. Il pourrait donc être envisageable de faire de même avec les fourmis.

Le matériel nécessaire pour ces études en est le principal frein. Les dispositifs de mesure de forces se basent sur une des propriétés des matériaux piézoélectriques. Ces matériaux ont la propriété de générer un courant s'ils sont déformés, et inversement, de se déformer si on y applique un courant. La déformation du support sur lequel marche un individu est donc utilisée pour mesurer les forces de réactions au sol. La machinerie est délicate, coûteuse, et sa sensibilité est limitée, ce qui en rend l'utilisation difficile pour étudier des fourmis soulevant des masses 10 fois supérieures à la leur. Ceci étant, d'autres dispositifs moins coûteux, pourraient permettre de mesurer les forces de réaction au sol. Le fonctionnement resterait le même : mesurer la déformation d'un objet dont on connaît les propriétés physiques et en déduire la force qui a été appliquée. Des maillages de piliers en polymères mous (Polydimethylsiloxane, ou PDMS) ont par exemple été utilisés pour mesurer des forces chez le ver *Ceanorhabdis.elegans* (Ghanbari et al., 2012; Johari et al., 2013), ou encore chez les larves de mouches *Drosophila melanogaster* (Khare et al., 2015). Un dispositif utilisant des piliers de PDMS pour la mesure de forces de réaction du sol chez la fourmi est en cours de développement au CRCA.

### 4.3. Pourquoi des modèles ?

Pour finir, cette section est constituée d'une brève réflexion personnelle sur la place des modèles dans ma thèse, dans mon parcours, et en éthologie.

*« Une théorie n'a que deux possibilités, être vraie ou être fausse. Un modèle possède une troisième possibilité : être vrai mais inintéressant. »*

- Manfred Eigen

L'approche choisie ici a été de quantifier la pertinence des comportements observés dans nos expériences à l'aide de modèles physiques, permettant d'estimer des variables en Newtons, Joules, etc, mais aussi d'utiliser d'autres types de modèles pour simuler des comportements plus ou moins voisins et plus ou moins naïfs. A titre personnel, je suis issu de formations académiques quantitatives : mathématiques et enfin physique des systèmes complexes. Je me suis investi dans la recherche en biologie quantitative progressivement, en commençant avec l'analyse des séquences de chants de canaris, en continuant ensuite par l'étude du processus de veination chez le *Physarum polycephallum*, pour enfin arriver à l'étude du transport chez les fourmis. Dans les études en biologie quantitative, une des limites à laquelle on fait rapidement face est celle du pouvoir explicatif des modèles que l'on utilise. La rencontre avec des biologistes nous rétorquant qu'un modèle n'a pas lieu de preuve est alors inévitable. A l'inverse, il arrive aussi d'entendre de la part des modélisateurs un discours de mépris envers le travail manuel et fastidieux de la biologie expérimentale, surtout en opposition à la réflexion systémique. Etant coincé entre ces deux domaines, groupes, et milieux, j'ai essayé de faire preuve de souplesse (toute relative) et de m'adapter au mieux. De manière générale, comment concilier ces deux points de vue, ces deux domaines, et ces deux ensembles d'exigences scientifiques ? Et en réalité, cela vaut-il réellement la peine de chercher à les concilier ?

#### 4.3.1. Qu'est-ce qu'un modèle ?

*« Tout les modèles sont faux, mais certains sont utiles. »*

- Georges Box

On peut définir un modèle comme une abstraction d'une réalité. Un modèle est donc réflexif, car il est toujours l'abstraction de quelque chose (Delattre et al., 1979). L'essence du modèle réside sur les hypothèses sur lesquelles il est construit qui définissent les éléments décrits, et ceux omis par le modèle. Il n'est valable que si ces hypothèses sont respectées. En voici un exemple : on pourra modéliser la distance parcourue par un objet en chute libre sous la forme de l'équation  $x(t) = 1/2 g t^2$ . Ce modèle se base sur l'hypothèse que l'accélération est constante, et est égale à une valeur  $g$ . Si la valeur de  $g$  reste ici à l'appréciation du modélisateur, nous nous placerons dans le cas d'un objet en chute libre sur la terre,

et travaillerons sous l'hypothèse que  $g = 0.9807$ . En fixant  $g$ , nous travaillons aussi sous l'hypothèse que  $g$  ne va pas varier, alors que l'on sait que la valeur de ce paramètre augmente en se rapprochant du centre de la terre, et diminue lorsqu'on s'en éloigne (de l'ordre de plusieurs milliers de kilomètres). Nous travaillons aussi sous l'hypothèse que la trajectoire de l'objet peut être résumée sur une seule dimension,  $x$ , sans déplacements latéraux par exemple. Nous travaillons aussi sans intégrer de quelconques autres forces, frictions ou autre, pouvant ralentir ou accélérer l'objet.

On comprend très vite que le simple fait d'écrire  $x(t) = 1/2 g t^2$  est d'une part très général, et d'autre part très spécifique. Très général parce que le modèle est simple, ne possédant qu'un paramètre, et est communément utilisé. Et très spécifique, parce que la somme des hypothèses amenant à ce modèle est contraignante et limite son utilisation.

A quoi sert ce modèle ? En l'état, il a un rôle éducatif. Mais s'il servait à décrire la chute d'une plume contre celle d'une boule de bowling, ses prédictions seraient très loin de la réalité. Sans les forces de friction et la résistance de l'air, ce modèle ne permettrait pas d'encapsuler en quoi la chute libre d'une plume diffère de celle d'une boule de bowling. Similairement, dans le cas de grandes trajectoires d'astéroïdes, ce modèle n'incluant pas la fluctuation de  $g$  ne serait pas pertinent.

Le modèle est donc l'abstraction d'un phénomène qui se base sur des hypothèses pour résumer son comportement. Ces hypothèses nous permettent de limiter le champ de validité du modèle. Si une hypothèse n'est pas respectée, on ne peut pas garantir que le modèle soit correct.

#### 4.3.2. Quel est le rôle du modèle ?

*« Ce qui est simple est toujours faux. Ce qui ne l'est pas est inutilisable. »*

- Paul Valéry

L'existence même du modèle nous renvoie à la définition de son rôle. La tâche de modélisation ne se suffit pas en soi, elle est réflexive d'un phénomène et n'existe que dans un but précis (Canguilhem, 1968). Au lieu de chercher une utilisation à un modèle existant, le modèle né dans le but de répondre à une question. Le modèle « rend présent » un phénomène parfois inatteignable ou difficilement observable. Il théorise et simplifie ce qu'il représente.

Un modèle statistique peut par exemple répondre à la question « quel est l'impact de X sur Y ? ». On peut alors modéliser une règle «  $y=ax+b$  », sous l'hypothèse que la relation potentielle entre  $y$  et  $x$  est linéaire, et chercher alors les valeurs de  $a$  et  $b$  afin de faire correspondre au mieux le modèle et ce qu'il

représente. Le rôle du modèle peut être donc de simplifier un phénomène en omettant un ensemble important d'informations et d'autres variables. Il peut aussi être de prédire au plus près l'heure de la pluie en se basant sur des centaines de paramètres, et n'avoir aucune portée pédagogique et uniquement une finalité de résultat. Le modèle n'a de sens que par son rôle.

#### 4.3.3. Qu'est-ce qu'un modèle n'est pas ?

*« Une carte n'est pas ce qu'elle représente. »*

- Eric Temple Bell



Figure 40 "La trahison des images (Ceci n'est pas une pipe)" de René Magritte (1929)

A la manière de René Magritte, on peut se poser la question de la différence entre ce qui est une pipe, et ce qui n'est pas une pipe, ou plutôt, ce qu'est un objet et ce qu'est sa représentation. Un modèle n'est pas ce qu'il représente, il n'est au mieux que son portrait grossier, ne s'intéressant qu'à quelques éléments qui le composent. Une pipe qui est un objet physique en trois dimensions, est effectivement à distinguer d'une image en deux dimensions. On pourrait comparer cette méthode à celle d'une analyse en composantes principales (PCA) cherchant à réduire les dimensions d'un jeu de données de trois colonnes en un jeu de données à deux colonnes. Ceci revient donc à conserver deux composantes principales maximisant la variance expliquée afin de représenter au mieux les données. Magritte, pour passer de 3 à 2 dimensions, a choisi de représenter l'objet de côté, sur toute sa longueur, ce qui de fait maximise la variance expliquée. Il est amusant et bon de savoir que Magritte maîtrise l'analyse des composantes principales.

Jorge Luis Borges décrit un exemple absurde dans lequel, soucieux du détail, les cartographes d'un empire fictif réalisent une carte contenant tous les détails possibles. Celle-ci finit par faire exactement la taille du territoire décrit, représentant point par point la réalité. La pertinence de ce modèle, de cette représentation, devient alors nulle, car elle est indissociable de ce qu'elle représente. C'est par le contraste entre ce qu'il est et ce qu'il représente qu'un modèle né, et c'est par ce contraste qu'il trouve sa fonction. Un modèle est donc pertinent, non seulement par ce qu'il inclut, mais aussi et surtout par ce qu'il omet. Un modèle n'est donc jamais exhaustif.

Un modèle n'est pas une conclusion en soi : par exemple, nos modèles indiquent parfois que les fourmis adoptent des réponses optimales. Ces modèles n'ont, évidemment, pas la capacité de dire si les fourmis ont l'intention d'optimalité. Ils servent seulement à adresser la question « est-ce optimal ? », et d'y ajouter « cette optimalité était-elle atteignable par des décisions aléatoires ? ». La description du phénomène (la carte) est effectivement à distinguer de ce qu'il implique (les frontières).

#### 4.3.4. Conclusion

Seul, le modélisateur n'a pas forcément accès à la pertinence des informations qu'il doit sélectionner. D'autant plus que ces informations dépendent fortement du contexte, et non seulement de l'objet observé. Par exemple, pour deux bateaux effectuant le même trajet, sur la même mer, et à la même vitesse, les simulations des frictions sur la coque d'un bateau ne seront pas faites dans le même degré de détail s'il s'agit d'un bateau de plaisance, ou bien d'un transporteur de 18 000 tonnes. Lorsqu'ils réalisent des expériences, les modélisateurs et les biologistes s'exposent à une multitude de composants plus ou moins pertinents à inclure ou non dans des modèles répondant à une infinité de questions, elles-mêmes plus ou moins pertinentes. Un échange, plus ou moins courtois, est donc nécessaire entre le biologiste et le mathématicien, maïeutique de la question scientifique et de ses réponses à la fois. Les curiosités du biologiste et du mathématicien ne sont pas forcément les mêmes. Similairement, leurs moyens d'y répondre diffèrent, mais peuvent se compléter.

La place des modèles nuls en biologie est fondamentale, car ils servent à souligner les changements de  $Y$  en présence ou non de  $X$ . La modélisation permet de réaliser le même test en décidant d'inclure ou non une variable. On peut alors juger de ce qu'une variable ou une hypothèse apporte, ou non, à un résultat et s'ils suffisent pour reproduire ce résultat. Nous avons dans cette thèse (durant l'étude du transport collectif) utilisé des modèles volontairement nuls pour chercher à déterminer ce qui n'est pas explicable par le hasard. Nos modèles nuls servent d'hypothèse basse que l'on cherche à réfuter. D'autre part, nous avons établis des modèles optimaux, qui forment cette fois une hypothèse haute qui ne peut pas être dépassée. Le comportement se situe donc quelque part entre l'un et l'autre, ce qui nous permet de savoir dans quelle mesure il est ou non optimal.

Les biologistes, tout réticents qu'ils sont à donner les clefs des conclusions à des modèles, sous-estiment largement leurs propres usages de modèles. Leurs hypothèses et résolutions se basent notamment sur la formule du *ceteris paribus* (« toutes choses égales par ailleurs ») qui, par construction, est un modèle idéal excluant une multitude de variables qu'ils considèrent égales (parfois à tort). Le fait de pouvoir s'intéresser à une seule échelle biologique, micro ou macro, relève d'une volonté d'omettre l'inutile, le futile et le non pertinent, afin donc de s'abstraire d'une part de vérité encombrante. L'usage de modèles statistiques s'est donc répandu massivement, au point même qu'une partie des biologistes oublie parfois leurs hypothèses de validité.

Me concernant, difficile de dire si mon usage des modèles est resté celui d'un mathématicien ou est devenu celui d'un biologiste. Au près du public biologiste, je me dois de me présenter comme un mathématicien-physicien. Je ne me pose pas les mêmes questions, n'y réponds pas de la même manière, confonds les mots, les termes, et compense mes lacunes par des approximations, bref, la différence est frappante. Au près de mes collègues mathématiciens et physiciens, je me présente davantage comme un biologiste, ou plutôt, on me définit comme tel. Mes méthodes sont plus simples, mes questions plus concrètes, et mon travail est perçu avec une certaine légèreté comme s'il était moins important ou moins sérieux. Le fait de travailler sur de petites bêtes n'aide pas, on en conviendra. Je persiste à dire qu'il existe un entre deux, qui cultive les curiosités réciproques et qui crée des conditions idéales pour l'échange de connaissances.

Enfin, pour conclure, les modèles ont l'avantage de leurs concisions, car ils se communiquent bien mieux que des tableaux de données brutes. Ils encapsulent une conclusion, pertinente ou non, à une question, pertinente ou non. Reste alors aux pairs d'en évaluer la pertinence.

## 5. Références

Abiodun, O. I., Kiru, M. U., Jantan, A., Omolara, A. E., Dada, K. V., Umar, A. M., Linus, O. U., Arshad, H., Kazaure, A. A., & Gana, U. (2019). Comprehensive review of artificial neural network applications to pattern recognition. *IEEE Access*, *7*, 158820-158846. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2019.2945545>

Abraham, M., & Pasteels, J. M. (1980). Social Behaviour during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.). *Insectes Sociaux*, *27*(2), 127-147. <https://doi.org/10.1007/BF02229249>

Al Naher, A., & Schlaghecken, F. (2016). Modulation of metabolic rate in response to a simple cognitive task. *Archives of Medicine*, *8*(4). <https://doi.org/10.21767/1989-5216.1000153>

Alma, A. M., Farji-Brener, A. G., & Elizalde, L. (2020). With a little help from my friends : Individual and collaborative performance during trail clearing in leaf-cutting ants. *Biotropica*, *btp.12770*. <https://doi.org/10.1111/btp.12770>

Anderson, C. (2001). Teams in animal societies. *Behavioral Ecology*, *12*(5), 534-540. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.5.534>

Anderson, C., & McShea, D. W. (2001). Intermediate-level parts in insect societies : Adaptive structures that ants build away from the nest: *Insectes Sociaux*, *48*(4), 291-301. <https://doi.org/10.1007/PL00001781>

Arnan, X., Ferrandiz-Rovira, M., Pladevall, C., & Rodrigo, A. (2011). Worker size-related task partitioning in the foraging strategy of a seed-harvesting ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(10), 1881-1890. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1197-z>

Arroyave-Tobon, S., Drapin, J., Kaniewski, A., Linares, J.-M., & Moretto, P. (2022). Kinematic modeling at the ant scale : Propagation of model parameter uncertainties. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, *10*, 767914. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2022.767914>

Bartoń, K. (2023). MuMIn : Multi-model inference. *R package version 1.47.2*, 1. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

Basari, N., Laird-Hopkins, B. C., Sendova-Franks, A. B., & Franks, N. R. (2014). Trail laying during tandem-running recruitment in the ant *Temnothorax albipennis*. *Naturwissenschaften*, *101*(7), 549-556. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1191-1>

- Beckers, R., Deneubourg, J. L., Goss, S., & Pasteels, J. M. (1990). Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37(3), 258-267. <https://doi.org/10.1007/BF02224053>
- Berman, S., Lindsey, Q., Sakar, M. S., Kumar, V., & Pratt, S. C. (2011). Experimental study and modeling of group retrieval in ants as an approach to collective transport in swarm robotic systems. *Proceedings of the IEEE*, 99(9), 1470-1481. <https://doi.org/10.1109/JPROC.2011.2111450>
- Bernadou, A., Espadaler, X., Dos-Reis, V., & Fourcassié, V. (2011). Effect of substrate roughness on load selection in the seed-harvester ant *Messor barbarus* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(9), 1763-1771. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1184-4>
- Bernadou, A., Felden, A., Moreau, M., Moretto, P., & Fourcassié, V. (2016). Ergonomics of load transport in the seed harvesting ant *Messor barbarus*: Morphology influences transportation method and efficiency. *The Journal of Experimental Biology*, 219(18), 2920-2927. <https://doi.org/10.1242/jeb.141556>
- Bhatkar, A., & Whitcomb, W. H. (1970). Artificial diet for rearing various species of ants. *The Florida Entomologist*, 53(4), 229. <https://doi.org/10.2307/3493193>
- Blanco-Moreno, J. M., Westerman, P. R., Atanackovic, V., & Torra, J. (2014). The spatial distribution of nests of the harvester ant *Messor barbarus* in dryland cereals. *Insectes Sociaux*, 61(2), 145-152. <https://doi.org/10.1007/s00040-014-0339-5>
- Bochynek, T., Burd, M., Kleineidam, C., & Meyer, B. (2019). Infrastructure construction without information exchange: The trail clearing mechanism in *Atta* leafcutter ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1895), 20182539. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2539>
- Bochynek, T., Meyer, B., & Burd, M. (2017). Energetics of trail clearing in the leaf-cutter ant *Atta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(1), 14. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2237-5>
- Bollazzi, M., & Roces, F. (2007). To build or not to build: Circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. *Animal Behaviour*, 74(5), 1349-1355. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.02.021>
- Bollazzi, M., & Roces, F. (2010). Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade off nest thermoregulation for humidity control. *Journal of Ethology*, 28(2), 399-403. <https://doi.org/10.1007/s10164-010-0207-3>
- Bottinelli, A., Van Wilgenburg, E., Sumpter, D. J. T., & Latty, T. (2015). Local cost minimization in ant transport networks: From small-scale data to large-scale trade-offs. *Journal of The Royal Society Interface*, 12(112), 20150780. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0780>

- Bouchebti, S., Travaglini, R. V., Forti, L. C., & Fourcassié, V. (2019). Dynamics of physical trail construction and of trail usage in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Ethology Ecology & Evolution*, *31*(2), 105-120. <https://doi.org/10.1080/03949370.2018.1503197>
- Bouisset, G. (2019). *Biomécanique du transport de charge chez la fourmi rousse des bois (groupe Formica rufa)*. [(Master 2 Neurosciences, Comportement, Cognition Master of science)]. Université Paul Sabatier Toulouse III.
- Boulay, R., Hefetz, A., Cerdá, X., Devers, S., Francke, W., Twele, R., & Lenoir, A. (2007). Production of sexuals in a fission-performing ant : Dual effects of queen pheromones and colony size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(10), 1531-1541. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0385-3>
- Braendle, C., Hockley, N., Brevig, T., Shingleton, A. W., & Keller, L. (2003). Size-correlated division of labour and spatial distribution of workers in the driver ant, *Dorylus molestus*. *Naturwissenschaften*, *90*(6), 277-281. <https://doi.org/10.1007/s00114-003-0426-3>
- Brown, M. F., & Austin, B. P. (2021). Bees and abstract concepts. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *37*, 140-145. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2020.12.002>
- Buffin, A., Denis, D., Van Simaey, G., Goldman, S., & Deneubourg, J.-L. (2009). Feeding and stocking up: Radio-labelled food reveals exchange patterns in ants. *PLoS ONE*, *4*(6), e5919. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005919>
- Buffin, A., & Pratt, S. C. (2016). Cooperative transport by the ant *Novomessor cockerelli*. *Insectes Sociaux*, *63*(3), 429-438. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0486-y>
- Buffin, A., Sasaki, T., & Pratt, S. C. (2018). Scaling of speed with group size in cooperative transport by the ant *Novomessor cockerelli*. *PLOS ONE*, *13*(10), e0205400. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205400>
- Burns, J. G. (2005). Impulsive bees forage better : The advantage of quick, sometimes inaccurate foraging decisions. *Animal Behaviour*, *70*(6), e1-e5. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.06.002>
- Burns, J. G., & Rodd, F. H. (2008). Hastiness, brain size and predation regime affect the performance of wild guppies in a spatial memory task. *Animal Behaviour*, *76*(3), 911-922. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.02.017>
- Büschges, A. (1994). The physiology of sensory cells in the ventral scoloparium of the stick insect femoral chordotonal organ. *Journal of Experimental Biology*, *189*, 285-292. <https://doi.org/10.1242/jeb.189.1.285>

- Camazine, S., Deneubourg, J. L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G., & Bonabeau, E. (Éds.). (2003). *Self-organization in biological systems* (2. print., and 1. paperback print). Princeton Univ. Press.
- Canguilhem, G. (1968). *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences*. Librairie Philosophique J. Vrin.
- Carroll, C. R., & Janzen, D. H. (1973). Ecology of Foraging by Ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 231-257. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.001311>
- Casadevall, A., & Fang, F. C. (2018). Elegant Science. *mBio*, 9(1), e00043-18. <https://doi.org/10.1128/mBio.00043-18>
- Cassill, L. D., & Tschinkel, W. R. (1999). Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Behavior*, 12(3), 307-328. <https://doi.org/10.1023/A:1020835304713>
- Cerdá, X., Angulo, E., Boulay, R., & Lenoir, A. (2009). Individual and collective foraging decisions : A field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(4), 551-562. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0690-5>
- Cerdá, X., Retana, J., & Alsina, A. (1989). Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (hymenoptera, formicidae). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 39(3/4), 207-212.
- Cerdá, X., Retana, J., Cros, S., Cerda, X., & Cros, S. (1998). Prey size reverses the outcome of interference interactions of scavenger ants. *Oikos*, 82(1), 99. <https://doi.org/10.2307/3546920>
- Cerdan, P. (1989). *Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre Messor (Hymenoptera, Formicidae) en Crau* [PhD Thesis]. Aix-Marseille I.
- Chauvin, R. (1968). Sur le transport collectif des proies par *Formica polyctena*. *Insectes Sociaux*, 15(2), 193-200. <https://doi.org/10.1007/BF02223466>
- Chittka, L., Skorupski, P., & Raine, N. E. (2009). Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(7), 400-407. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010>
- Christie, S. T., & Schrater, P. (2015). Cognitive cost as dynamic allocation of energetic resources. *Frontiers in Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00289>
- Cooper-Martin, E. (1994). Measures of cognitive effort. *Marketing Letters*, 5(1), 43-56. <https://doi.org/10.1007/BF00993957>
- Cornelius, M. L., & Grace, J. K. (1997). Influence of Brood on the Nutritional Preferences of the Tropical Ant Species, *Pheidole megacephala* (F.) and *Ochetellus glaber* (Mayr). *Journal of Entomological Science*, 32(4), 421-429. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-32.4.421>

- Cosarinsky, M. I., & Roces, F. (2012). The Construction of Turrets for Nest Ventilation in the Grass-Cutting Ant *Atta vollenweideri*: Import and Assembly of Building Materials. *Journal of Insect Behavior*, 25(3), 222-241. <https://doi.org/10.1007/s10905-011-9290-8>
- Cowan, N. J., Ankarali, M. M., Dyhr, J. P., Madhav, M. S., Roth, E., Sefati, S., Sponberg, S., Stamper, S. A., Fortune, E. S., & Daniel, T. L. (2014). Feedback control as a framework for understanding tradeoffs in biology. *Integrative and Comparative Biology*, 54(2), 223-237. <https://doi.org/10.1093/icb/icu050>
- Crespi, B. J., & Yanega, D. (1995). The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, 6(1), 109-115. <https://doi.org/10.1093/beheco/6.1.109>
- Csata, E., & Dussutour, A. (2019). Nutrient regulation in ants (Hymenoptera : Formicidae): a review. *Myrmecological News*, 29, 111-124. [https://doi.org/10.25849/MYRMECOLNEWS\\_029:111](https://doi.org/10.25849/MYRMECOLNEWS_029:111)
- Czaczkes, T. J., Grüter, C., & Ratnieks, F. L. W. (2015). Trail pheromones : An integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 581-599. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020627>
- Czaczkes, T. J., Nouvellet, P., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Cooperative food transport in the Neotropical ant, *Pheidole oxyops*. *Insectes Sociaux*, 58(2), 153-161. <https://doi.org/10.1007/s00040-010-0130-1>
- Czaczkes, T. J., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Simple rules result in the adaptive turning of food items to reduce drag during cooperative food transport in the ant *Pheidole oxyops*. *Insectes Sociaux*, 58(1), 91-96. <https://doi.org/10.1007/s00040-010-0121-2>
- Czaczkes, T. J., & Ratnieks, F. L. W. (2013). Cooperative transport in ants (Hymenoptera : Formicidae) and elsewhere. *Myrmecological News*, 11.
- Dahbi, A., Cerdá, X., Hefetz, A., & Lenoir, A. (1997). Adult transport in the ant *Cataglyphis iberica* : A means to maintain a uniform colonial odour in a species with multiple nests. *Physiological Entomology*, 22(1), 13-19. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1997.tb01135.x>
- Daley, D. L., & Delcomyn, F. (1980). Modulation of the excitability of cockroach giant interneurons during walking. *Journal of Comparative Physiology A*, 138, 241-251.
- Dallmann, C. J., Hoinville, T., Dürr, V., & Schmitz, J. (2017). A load-based mechanism for inter-leg coordination in insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1868), 20171755. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1755>
- Degrande, R. (2023). *Etude des mécanismes de raisonnement chez la poule domestique adulte : L'inférence transitive*. 52eme Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, Tours.

- Delattre, P., Thellier, M., & Centre national de la recherche scientifique (France) (Éds.). (1979). *Élaboration et justification des modèles : Applications en biologie: actes du colloque présentés par P. Delattre et M. Thellier*. Maloine.
- Deneubourg, J. L., Goss, S., Franks, N. R., Sendova-Franks, A. B., Detrain, C., & Chrétien, L. (1991). *The dynamics of collective sorting robot-like ants and ant-like robots*. 356-365.
- Deneubourg, J. L., Pasteels, J. M., & Verhaeghe, J. C. (1983). Probabilistic behaviour in ants : A strategy of errors? *Journal of Theoretical Biology*, *105*(2), 259-271. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(83\)80007-1](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(83)80007-1)
- Detrain, C. (1990). Field study on foraging by the polymorphic ant species, *Pheidole pallidula*. *Insectes Sociaux*, *37*(4), 315-332. <https://doi.org/10.1007/BF02225995>
- Detrain, C., & Deneubourg, J. (2006). Self-organized structures in a superorganism : Do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews*, *3*(3), 162-187. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2006.07.001>
- Detrain, C., & Deneubourg, J.-L. (1997). Scavenging by *Pheidole pallidula* a key for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behaviour*, *53*(3), 537-547. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0305>
- Detrain, C., & Deneubourg, J.-L. (2008). Collective decision-making and foraging patterns in ants and honeybees. In *Advances in Insect Physiology* (Vol. 35, p. 123-173). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)00002-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)00002-7)
- Detrain, C., Tasse, O., Versaen, M., & Pasteels, J. M. (2000). A field assessment of optimal foraging in ants : Trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, *47*(1), 56-62. <https://doi.org/10.1007/s000400050009>
- Detrain, C., Versaen, M., & Pasteels, J. (1996). Récolte de graines et dynamique du réseau de pistes chez la fourmi moissonneuse *Messor barbarus*. *Actes des Colloques Insectes Sociaux*, *10*, 157-160.
- Diez, L., Deneubourg, J.-L., Hoebeker, L., & Detrain, C. (2011). Orientation in corpse-carrying ants : Memory or chemical cues? *Animal Behaviour*, *81*(6), 1171-1176. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.02.026>
- Diez, L., Le Borgne, H., Lejeune, P., & Detrain, C. (2013). Who brings out the dead? Necrophoresis in the red ant, *Myrmica rubra*. *Animal Behaviour*, *86*(6), 1259-1264. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.030>
- Dornhaus, A., & Franks, N. R. (2008). Individual and collective cognition in ants and other insects (Hymenoptera : Formicidae). *Myrmecological News*, *11*, 215-226.

- Duda, R. O., & Hart, P. E. (1972). Use of the Hough transformation to detect lines and curves in pictures. *Communications of the ACM*, *15*(1), 11-15. <https://doi.org/10.1145/361237.361242>
- Dussutour, A., & Simpson, S. J. (2009). Communal nutrition in ants. *Current Biology*, *19*(9), 740-744. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.015>
- Efatmaneshnik, M., & Ryan, M. J. (2019). On the definitions of sufficiency and elegance in systems design. *IEEE Systems Journal*, *13*(3), 2077-2088. <https://doi.org/10.1109/JSYST.2018.2875152>
- Endlein, T., & Federle, W. (2015). On heels and toes : How ants climb with adhesive pads and tarsal friction hair arrays. *PLOS ONE*, *10*(11), e0141269. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141269>
- Evans, M. E. G., & Forsythe, T. G. (1984). A comparison of adaptations to running, pushing and burrowing in some adult Coleoptera: Especially *Carabidae*. *Journal of Zoology*, *202*(4), 513-534. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb05049.x>
- Feinerman, O., Pinkoviezky, I., Gelblum, A., Fonio, E., & Gov, N. S. (2018). The physics of cooperative transport in groups of ants. *Nature Physics*, *14*(7), 683-693. <https://doi.org/10.1038/s41567-018-0107-y>
- Fisher, L. D., & Lin, D. Y. (1999). Time-dependent covariates in the cox proportional-hazards regression model. *Annual Review of Public Health*, *20*(1), 145-157. <https://doi.org/10.1146/annurev.publhealth.20.1.145>
- Fourcassié, V., Dussutour, A., & Deneubourg, J.-L. (2010). Ant traffic rules. *Journal of Experimental Biology*, *213*(14), 2357-2363. <https://doi.org/10.1242/jeb.031237>
- Fouskakis, D., & Draper, D. (2002). Stochastic Optimization : A review. *International Statistical Review*, *70*(3), 315-349. <https://doi.org/10.1111/j.1751-5823.2002.tb00174.x>
- Franks, N. R. (1986). Teams in social insects : Group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *18*(6), 425-429. <https://doi.org/10.1007/BF00300517>
- Franks, N. R., & Deneubourg, J.-L. (1997). Self-organizing nest construction in ants : Individual worker behaviour and the nest's dynamics. *Animal Behaviour*, *54*(4), 779-796. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0496>
- Franks, N. R., Dornhaus, A., Fitzsimmons, J. P., & Stevens, M. (2003). Speed versus accuracy in collective decision making. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*(1532), 2457-2463. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2527>

- Franks, N. R., Dornhaus, A., Metherell, B. G., Nelson, T. R., Lanfear, S. A. J., & Symes, W. S. (2006). Not everything that counts can be counted : Ants use multiple metrics for a single nest trait. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1583), 165-169. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3312>
- Franks, N. R., Pratt, S. C., Mallon, E. B., Britton, N. F., & Sumpter, D. J. T. (2002). Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *357*(1427), 1567-1583. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1066>
- Franks, N. R., Sendova-Franks, A. B., & Anderson, C. (2001). Division of labour within teams of New World and Old World army ants. *Animal Behaviour*, *62*(4), 635-642. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1794>
- Franks, N. R., Wilby, A., Silverman, B. W., & Tofts, C. (1992). Self-organizing nest construction in ants : Sophisticated building by blind bulldozing. *Animal Behaviour*, *44*, 357-375. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(92\)90041-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(92)90041-7)
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS : A free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(11), 1325-1330. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>
- Full, R. J., & Tu, M. S. (1991). Mechanics of a rapid running insect : Two-, four- and six-legged locomotion. *Journal of Experimental Biology*, *156*(1), 215-231.
- Galtier, M., Blanco, S., Caliot, C., Coustet, C., Dauchet, J., El Hafi, M., Eymet, V., Fournier, R., Gautrais, J., Khuong, A., Piaud, B., & Terrée, G. (2013). Integral formulation of null-collision Monte Carlo algorithms. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, *125*, 57-68. <https://doi.org/10.1016/j.jqsrt.2013.04.001>
- Gelblum, A., Pinkoviezky, I., Fonio, E., Ghosh, A., Gov, N., & Feinerman, O. (2015). Ant groups optimally amplify the effect of transiently informed individuals. *Nature Communications*, *6*(1), 7729. <https://doi.org/10.1038/ncomms8729>
- Gelblum, A., Pinkoviezky, I., Fonio, E., Gov, N. S., & Feinerman, O. (2016). Emergent oscillations assist obstacle negotiation during ant cooperative transport. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(51), 14615-14620. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611509113>
- Ghanbari, A., Nock, V., Johari, S., Blaikie, R., Chen, X., & Wang, W. (2012). A micropillar-based on-chip system for continuous force measurement of *C. elegans*. *Journal of Micromechanics and Microengineering*, *22*(9), 095009. <https://doi.org/10.1088/0960-1317/22/9/095009>

- Gigerenzer, G. (2016). Towards a rational theory of heuristics. In R. Frantz & L. Marsh (Éds.), *Minds, Models and Milieux* (p. 34-59). Palgrave Macmillan UK. [https://doi.org/10.1057/9781137442505\\_3](https://doi.org/10.1057/9781137442505_3)
- Gigerenzer, G., & Brighton, H. (2009). Homo heuristicus : Why biased minds make better inferences. *Topics in Cognitive Science*, *1*(1), 107-143. <https://doi.org/10.1111/j.1756-8765.2008.01006.x>
- Gordon, D. M. (2016). From division of labor to the collective behavior of social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *70*(7), 1101-1108. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-2045-3>
- Gottlieb, J., & Balan, P. (2010). Attention as a decision in information space. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*(6), 240-248. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.03.001>
- Gräwer, J., Modes, C. D., Magnasco, M. O., & Katifori, E. (2015). Structural self-assembly and avalanchelike dynamics in locally adaptive networks. *Physical Review E*, *92*(1). <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.92.012801>
- Green, P. A., McHenry, M. J., & Rico-Guevara, A. (2021). Mechanoethology : The physical mechanisms of behavior. *Integrative and Comparative Biology*, *61*(2), 613-623. <https://doi.org/10.1093/icb/icab133>
- Greenwald, E. (2015). Ant trophallactic networks : Simultaneous measurement of interaction patterns and food dissemination. *Scientific Reports*.
- Greenwald, E. E., Baltiansky, L., & Feinerman, O. (2018). Individual crop loads provide local control for collective food intake in ant colonies. *eLife*, *7*, e31730. <https://doi.org/10.7554/eLife.31730>
- Gross, T., & Sayama, H. (Éds.). (2009). *Adaptive networks : Theory, models and applications*. Springer.
- Hammond, P. J. (1997). Rationality in economics. *Rivista Internazionale Di Scienze Sociali*, *105*(3), 247-288.
- Heredia, A., & Detrain, C. (2000). Worker size polymorphism and ethological role of sting associated glands in the harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, *47*, 383-389.
- Hölldobler, B. (1985). Liquid food transmission and antennation signals in ponerine ants. *Israel Journal of Entomology*, *19*, 89-99.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-10306-7>
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (2010). *The Leafcutter Ants : Civilization By Instinct*. W. W. Norton & Company.
- Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2014). Foraging currencies, metabolism and behavioural routines. *Journal of Animal Ecology*, *83*(1), 30-40. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12096>

- Houston, A. I., McNamara, J. M., & Hutchinson, J. M. C. (1993). General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *341*(1298), 375-397. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0123>
- Howard, J. J. (2001). Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta columbica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *49*(5), 348-356. <https://doi.org/10.1007/s002650000314>
- Howard, S. R., Avarguès-Weber, A., Garcia, J. E., Greentree, A. D., & Dyer, A. G. (2018). Numerical ordering of zero in honey bees. *Science*, *360*(6393), 1124-1126. <https://doi.org/10.1126/science.aar4975>
- Hughes, L., Westoby, M., & Jurado, E. (1994). Convergence of elaiosomes and insect prey : Evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology*, *8*(3), 358. <https://doi.org/10.2307/2389829>
- Hutchinson, J. M. C., & Gigerenzer, G. (2005). Simple heuristics and rules of thumb : Where psychologists and behavioural biologists might meet. *Behavioural Processes*, *69*(2), 97-124. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2005.02.019>
- Ings, T. C., & Chittka, L. (2008). Speed-accuracy tradeoffs and false alarms in bee responses to cryptic predators. *Current Biology*, *18*(19), 1520-1524. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.07.074>
- Jeanson, R., Dussutour, A., & Fourcassié, V. (2012). Key factors for the emergence of collective decision in invertebrates. *Frontiers in Neuroscience*, *6*. <https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00121>
- Johari, S., Nock, V., Alkaisi, M. M., & Wang, W. (2013). On-chip analysis of *C. elegans* muscular forces and locomotion patterns in microstructured environments. *Lab on a Chip*, *13*(9), 1699. <https://doi.org/10.1039/c3lc41403e>
- Jozet-Alves, C. (2022). *Mental time travels : Insights from a cephalopod mollusk*. Cephalopods in the Anthropocene: multiple challenges in a changing ocean, Sesimbra-Lisbon Portugal. <https://cephalopod.wordpress.com>
- Kassambara, A., Kosinski, M., & Biecek, P. (2021). Survminer : Drawing survival curves using « ggplot2 ». *package version 0.4.9*. <https://CRAN.R-project.org/package=survminer>
- Khare, S. M., Awasthi, A., Venkataraman, V., & Koushika, S. P. (2015). Colored polydimethylsiloxane micropillar arrays for high throughput measurements of forces applied by genetic model organisms. *Biomicrofluidics*, *9*(1), 014111. <https://doi.org/10.1063/1.4906905>

- Khuong, A., Gautrais, J., Perna, A., Sbaï, C., Combe, M., Kuntz, P., Jost, C., & Theraulaz, G. (2016). Stigmergic construction and topochemical information shape ant nest architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(5), 1303-1308. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509829113>
- Krebs, J. R., & Davies, N. B. (Éds.). (1978). *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Blackwell Scientific.
- Lachaud, J.-P. (2010). Les fourmis et la division du travail. *Le Courrier de la Nature*, *250*, 13-20.
- Laland, K. N., & Williams, K. (1998). Social transmission of maladaptive information in the guppy. *Behavioral Ecology*, *9*(5), 493-499. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.5.493>
- Langshiang, E. S., & Hajong, S. R. (2018). Determination of structural features of the nest material of *Crematogaster rogenhoferi* (Mayr, 1879), (Hymenoptera: Myrmicinae). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, *6*, 1626-1631.
- Lihoreau, M., Chittka, L., & Raine, N. E. (2010). Travel optimization by foraging bumblebees through readjustments of traplines after discovery of new feeding locations. *The American Naturalist*, *176*(6), 744-757. <https://doi.org/10.1086/657042>
- López, F., Agbogba, C., & Ndiaye, I. (2000). Prey chain transfer behaviour in the African stink ant, *Pachycondyla tarsata* Fabr.: *Insectes Sociaux*, *47*(4), 337-342. <https://doi.org/10.1007/PL00001726>
- Loreto, R. G., Hart, A. G., Pereira, T. M., Freitas, M. L. R., Hughes, D. P., & Elliot, S. L. (2013). Foraging ants trade off further for faster: Use of natural bridges and trunk trail permanency in carpenter ants. *Naturwissenschaften*, *100*(10), 957-963. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1096-4>
- Mallon, E. B., & Franks, N. R. (2000). Ants estimate area using Buffon's needle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *267*(1445), 765-770. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1069>
- March, J. G., & Simon, H. A. (2005). *Cognitive limits on rationality* (p. 237). Edward Elgar Publishing.
- MATLAB. (2016). *Matlab 2016a* (9.0.0.341360) [Logiciel]. The MathWorks Inc.
- Mayr, G. (1853). Beiträge zur kenntniss der ameisen. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, *3*.
- McCreery, H. F. (2017). A comparative approach to cooperative transport in ants: Individual persistence correlates with group coordination. *Insectes Sociaux*, *64*(4), 535-547. <https://doi.org/10.1007/s00040-017-0575-6>

- McCreery, H. F., & Breed, M. D. (2014). Cooperative transport in ants: A review of proximate mechanisms. *Insectes Sociaux*, 61(2), 99-110. <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0333-3>
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1986). The common currency for behavioral decisions. *The American Naturalist*, 127(3), 358-378. <https://doi.org/10.1086/284489>
- Merienne, H., Latil, G., Moretto, P., & Fourcassié, V. (2021). Dynamics of locomotion in the seed harvesting ant *Messor barbarus*: effect of individual body mass and transported load mass. *PeerJ*, 9, e10664. <https://doi.org/10.7717/peerj.10664>
- Mhatre, N., & Robert, D. (2018). The drivers of heuristic optimization in insect object manufacture and use. *Frontiers in Psychology*, 9, 1015. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01015>
- Middleton, E. J. T., Garnier, S., Latty, T., & Reid, C. R. (2019). Temporal and spatial pattern of trail clearing in the Australian meat ant, *Iridomyrmex purpureus*. *Animal Behaviour*, 150, 97-111. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.02.006>
- Moffett, M. W. (1988). Cooperative food transport by an Asiatic ant. *National Geographic Research*, 4(3), 386-394.
- Moffett, M. W., Garnier, S., Eisenhardt, K. M., Furr, N. R., Warglien, M., Sartoris, C., Ocasio, W., Knudsen, T., Bach, L. A., & Offenberg, J. (2021). Ant colonies: Building complex organizations with minuscule brains and no leaders. *Journal of Organization Design*, 10(1), 55-74. <https://doi.org/10.1007/s41469-021-00093-4>
- Moiron, M., Mathot, K. J., & Dingemanse, N. J. (2016). A multi-level approach to quantify speed-accuracy trade-offs in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology*, 27(5), 1539-1546. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw077>
- Mueller, U. G., & Rabeling, C. (2008). A breakthrough innovation in animal evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5287-5288. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801464105>
- Mugford, S. T. (2001). The accuracy of Buffon's needle: A rule of thumb used by ants to estimate area. *Behavioral Ecology*, 12(6), 655-658. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.6.655>
- Nickele, M. A., Filho, W. R., & Pie, M. R. (2015). Sequential load transport during foraging in *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Myrmecological News*, 21, 73-82.
- Nielsen, M. G., & Baroni-Urbani, C. (1990). Energetics and foraging behaviour of the European seed harvesting ant *Messor capitatus*: I. Respiratory metabolism and energy consumption of unloaded and loaded workers during locomotion. *Physiological Entomology*, 15(4), 441-448. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1990.tb00533.x>

- North, R. (1997). Evolutionary aspects of ant-fungus interactions in leaf-cutting ants. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(10), 386-389. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)87381-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)87381-8)
- Passera, L., & Aron, S. (2005). *Les fourmis : Comportement, organisation sociale et évolution*. CNRS-NRC.
- Passera, L., Roncin, E., Kaufmann, B., & Keller, L. (1996). Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature*, 379(6566), 630-631. <https://doi.org/10.1038/379630a0>
- Passera, L., & Wild, A. L. (2022). *Formidables fourmis !* Éditions Quae.
- Peeters, C., & De Greef, S. (2015). Predation on large millipedes and self-assembling chains in *Leptogenys* ants from Cambodia. *Insectes Sociaux*, 62(4), 471-477. <https://doi.org/10.1007/s00040-015-0426-2>
- Pfeffer, S. E., Wahl, V. L., & Wittlinger, M. (2016). How to find home backwards? Locomotion and inter-leg coordination during rearward walking of *Cataglyphis fortis* desert ants. *The Journal of Experimental Biology*, 219(14), 2110-2118. <https://doi.org/10.1242/jeb.137778>
- Piaget, J., & Inhelder, B. (1941). *Le Développement des quantités physiques chez l'enfant. Conservation et atomisme*. Delachaux & Niestlé.
- Plowes, N. J. R., Johnson, R. A., & Hölldobler, B. (2013). Foraging behavior in the ant genus *Messor* (Hymenoptera : Formicidae : Myrmicinae). *Myrmecological News*, 17.
- Poli, R., Kennedy, J., & Blackwell, T. (2007). Particle swarm optimization : An overview. *Swarm Intelligence*, 1(1), 33-57. <https://doi.org/10.1007/s11721-007-0002-0>
- Poulet, J. F. A., & Hedwig, B. (2003). A corollary discharge mechanism modulates central auditory processing in singing crickets. *Journal of Neurophysiology*, 89(3), 1528-1540. <https://doi.org/10.1152/jn.0846.2002>
- Real, L. A. (1993). Toward a cognitive ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(11), 413-417. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90044-P](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90044-P)
- Reinhardt, L., Weihmann, T., & Blickhan, R. (2009). Dynamics and kinematics of ant locomotion : Do wood ants climb on level surfaces? *Journal of Experimental Biology*, 212(15), 2426-2435. <https://doi.org/10.1242/jeb.026880>
- Reyes, J. L., & Fernández Haeger, J. (1999). Sequential co-operative load transport in the seed-harvesting ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 46(2), 119-125. <https://doi.org/10.1007/s000400050121>

- Reyes-López, J. L., & Fernández-Haeger, J. (2001). Some factors determining size-matching in the harvester ant *Messor barbarus*: Food type, transfer activity, recruitment rate and size-range. *Insectes Sociaux*, 48(2), 118-124. <https://doi.org/10.1007/PL00001753>
- Reynolds, A. M., Lihoreau, M., & Chittka, L. (2013). A simple iterative model accurately captures complex trapline formation by bumblebees across spatial scales and flower arrangements. *PLoS Computational Biology*, 9(3), e1002938. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002938>
- Ron, J. E., Pinkoviezky, I., Fonio, E., Feinerman, O., & Gov, N. S. (2018). Bi-stability in cooperative transport by ants in the presence of obstacles. *PLOS Computational Biology*, 14(5), e1006068. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006068>
- Röschard, J., & Roces, F. (2003). Cutters, carriers and transport chains : Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 50(3), 237-244. <https://doi.org/10.1007/s00040-003-0663-7>
- Röschard, J., & Roces, F. (2011). Sequential load transport in grass-cutting Ants (*Atta vollenweideri*) : Maximization of plant delivery rate or improved information transfer? *Psyche: A Journal of Entomology*, 2011, 1-10. <https://doi.org/10.1155/2011/643127>
- Sasaki, T., & Pratt, S. C. (2011). Emergence of group rationality from irrational individuals. *Behavioral Ecology*, 22(2), 276-281. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq198>
- Sasaki, T., & Pratt, S. C. (2018). The psychology of superorganisms : Collective decision making by insect societies. *Annual Review of Entomology*, 63(1), 259-275. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043249>
- Sasaki, T., Stott, B., & Pratt, S. C. (2019). Rational time investment during collective decision making in *Temnothorax* ants. *Biology Letters*, 15(10), 20190542. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0542>
- Scherba, G. (1959). Moisture regulation in mound nests of the ant, *Formica ulkei* Emery. *American Midland Naturalist*, 61(2), 499. <https://doi.org/10.2307/2422517>
- Schilman, P. E., & Roces, F. (2005). Energetics of locomotion and load carriage in the nectar feeding ant, *Camponotus rufipes* : Load carriage by a nectar-feeding ant. *Physiological Entomology*, 30(4), 332-337. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2005.00464.x>
- Schmid-Hempel, P. (1998). *Parasites in social insects*. Princeton University Press.
- Schmid-Hempel, P., Kacelnik, A., & Houston, A. I. (1985). Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(1), 61-66. <https://doi.org/10.1007/BF00299430>

- Schultheiss, P., Nooten, S. S., Wang, R., Wong, M. K. L., Brassard, F., & Guénard, B. (2022). The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(40), e2201550119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201550119>
- Schultz, T. R. (2000). In search of ant ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *97*(26), 14028-14029. <https://doi.org/10.1073/pnas.011513798>
- Serres, M. (2013, janvier 29). *L'innovation et le numérique*. Université Paris I, Canal-U. <https://www.canal-u.tv/62601>
- Shaffer, D. M., Krauchunas, S. M., Eddy, M., & McBeath, M. K. (2004). How dogs navigate to catch frisbees. *Psychological Science*, *15*(7).
- Shepherd, J. (2023). Conscious cognitive effort in cognitive control. *WIREs Cognitive Science*, *14*(2). <https://doi.org/10.1002/wcs.1629>
- Sommer, S., & Wehner, R. (2004). The ant's estimation of distance travelled : Experiments with desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *190*(1), 1-6. <https://doi.org/10.1007/s00359-003-0465-4>
- Spence, A. J., Revzen, S., Seipel, J., Mullens, C., & Full, R. J. (2010). Insects running on elastic surfaces. *Journal of Experimental Biology*, *213*(11), 1907-1920. <https://doi.org/10.1242/jeb.042515>
- Sudd, J. H. (1965). The transport of prey by ants. In *The transport of prey by ants*.
- Takahashi, H., Thanh-Vinh, N., Jung, U. G., Matsumoto, K., & Shimoyama, I. (2014). MEMS two-axis force plate array used to measure the ground reaction forces during the running motion of an ant. *Journal of Micromechanics and Microengineering*, *24*(6), 065014. <https://doi.org/10.1088/0960-1317/24/6/065014>
- Tero, A., Kobayashi, R., & Nakagaki, T. (2007). A mathematical model for adaptive transport network in path finding by true slime mold. *Journal of Theoretical Biology*, *244*(4), 553-564. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.07.015>
- Tero, A., Nakagaki, T., Toyabe, K., Yumiki, K., & Kobayashi, R. (2010). A method inspired by *Physarum* for solving the Steiner problem. *International Journal of Unconventional Computing*, *6*(2), 109-123.
- Tero, A., Takagi, S., Saigusa, T., Ito, K., Bebber, D. P., Fricker, M. D., Yumiki, K., Kobayashi, R., & Nakagaki, T. (2010). Rules for Biologically Inspired Adaptive Network Design. *Science*, *327*(5964), 439-442. <https://doi.org/10.1126/science.1177894>

- Tero, A., Yumiki, K., Kobayashi, R., Saigusa, T., & Nakagaki, T. (2008). Flow-network adaptation in *Physarum amoebae*. *Theory in Biosciences*, 127(2), 89-94. <https://doi.org/10.1007/s12064-008-0037-9>
- Theraulaz, G., & Bonabeau, E. (1999). A brief history of stigmergy. *Artificial Life*, 5(2), 97-116. <https://doi.org/10.1162/106454699568700>
- Therneau, T. M. (2012). *Coxme : Mixed effects Cox models. R package* (version 2.2-3) [R]. R Foundation for Statistical Computing. <https://cran.r-project.org/web/packages/coxme/index.html>
- Therneau, T. M. (2023). A package for survival analysis in R. *R package version 3.5-0*. <https://CRAN.R-project.org/package=survival>
- Thiélin-Bescond, M., & Beugnon, G. (2005). Vision-independent odometry in the ant *Cataglyphis cursor*. *Naturwissenschaften*, 92(4), 193-197. <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0609-1>
- Todd, P. M., & Gigerenzer, G. (2000). Précis of *Simple heuristics that make us smart*. *Behavioral and Brain Sciences*, 23(5), 727-741. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00003447>
- Traniello, J. F. A. (1989). Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34(1), 191-210.
- Tuthill, J. C., & Wilson, R. I. (2016). Mechanosensation and adaptive motor control in insects. *Current Biology*, 26(20), R1022-R1038. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.070>
- Venter, G. (2010). Review of optimization techniques. In R. Blockley & W. Shyy (Éds.), *Encyclopedia of Aerospace Engineering* (p. eae495). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470686652.eae495>
- Visscher, P. K. (2007). Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 255-275. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151025>
- Vul, E., Alvarez, G., Tenenbaum, J., & Black, M. (2009). Explaining human multiple object tracking as resource-constrained approximate inference in a dynamic probabilistic model. *Advances in Neural Information Processing Systems*, 22. <https://proceedings.neurips.cc/paper/2009/hash/d79aac075930c83c2f1e369a511148fe-Abstract.html>
- Wahde, M. (2008). *Biologically inspired optimization methods : An introduction*. WIT Press.
- Wansink, B., & Sobal, J. (2007). Mindless eating : The 200 daily food decisions we overlook. *Environment and Behavior*, 39(1), 106-123. <https://doi.org/10.1177/0013916506295573>

- Webb, B. (2004). Neural mechanisms for prediction : Do insects have forward models? *Trends in Neurosciences*, 27(5), 278-282. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.03.004>
- Weerahandi, S., & Yu, C.-R. (2020). Exact distributions of statistics for making inferences on mixed models under the default covariance structure. *Journal of Statistical Distributions and Applications*, 7(1), 4. <https://doi.org/10.1186/s40488-020-00105-w>
- Weier, J. A., & Feener, D. H. J. (1995). Foraging in the seed-harvester ant genus *Pogonomyrme*: Are energy costs important? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 291-300.
- Westbrook, A., & Braver, T. S. (2015). Cognitive effort : A neuroeconomic approach. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 15(2), 395-415. <https://doi.org/10.3758/s13415-015-0334-y>
- Wilson, E. O., & Eisner, T. (1957). Quantitative studies of liquid food transmission in ants. *Insectes Sociaux*, 4(2), 157-166. <https://doi.org/10.1007/BF02224149>
- Wittlinger, M., Wehner, R., & Wolf, H. (2006). The ant odometer : Stepping on stilts and stumps. *Science*, 312(5782), 1965-1967. <https://doi.org/10.1126/science.1126912>
- Wohlgemuth, S., Ronacher, B., & Wehner, R. (2001). Ant odometry in the third dimension. *Nature*, 411(6839), 795-798. <https://doi.org/10.1038/35081069>
- Wohlgemuth, S., Ronacher, B., & Wehner, R. (2002). Distance estimation in the third dimension in desert ants. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(4), 273-281. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0301-2>
- Wöhrl, T., Reinhardt, L., & Blickhan, R. (2017). Propulsion in hexapod locomotion : How do desert ants traverse slopes? *Journal of Experimental Biology*, jeb.137505. <https://doi.org/10.1242/jeb.137505>
- Wolf, H. (2011). Odometry and insect navigation. *Journal of Experimental Biology*, 214(10), 1629-1641. <https://doi.org/10.1242/jeb.038570>
- Yamamoto, T., & Hasegawa, E. (2017). Response threshold variance as a basis of collective rationality. *Royal Society Open Science*, 4(4), 170097. <https://doi.org/10.1098/rsos.170097>
- Yokoi, T., & Fujisaki, K. (2009). Hesitation behaviour of hoverflies *Sphaerophoria* spp. To avoid ambush by crab spiders. *Naturwissenschaften*, 96(2), 195-200. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0459-8>
- Zill, S. N. (1985). Plasticity and proprioception in insects. *Journal of Experimental Biology*, 116, 435-461. <https://doi.org/10.1242/jeb.116.1.435>
- Zill, S. N., Moran, D. T., & Varela, F. G. (1981). The exoskeleton and insect proprioception. *Journal of Experimental Biology*, 94, 43-55. <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.94.1.43>

Zill, S., Schmitz, J., & Büschges, A. (2004). Load sensing and control of posture and locomotion. *Arthropod Structure & Development*, 33(3), 273-286. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2004.05.005>

# Annexe

1 **Title:**

2 Clearing the way to the external world: do ants make optimal decisions when removing  
3 obstacles from their subterranean galleries?

4

5 Louis E. Devers<sup>1</sup>, Clémentine Cléradin<sup>1</sup>, Zoé Bescond-Michel<sup>1</sup>, Gérard Latil<sup>1</sup>, Vincent  
6 Fourcassie<sup>1\*</sup>

7

8 <sup>1</sup> *Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA), Centre de Biologie Intégrative*  
9 *(CBI), Université de Toulouse; CNRS, UPS, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France*

10

11 \* Corresponding author

12

13 **Keywords :** decision making, ants, transport, optimality, path clearing

14

15 **Abstract:**

16 Transport tasks are simple tasks whose cost can be easily measured and that are thus well  
17 suited to test optimality hypotheses. Here we focus on a particular type of transport that occur  
18 when ants are clearing obstacles from their subterranean galleries. In the laboratory we  
19 studied how they extract an object from a gallery of various inclinations. We expected that if  
20 ants behave optimally, they should remove the object by the gallery extremity requiring the  
21 lower energetic effort. At the colony-level, we found that the obstacle was more often  
22 extracted by the lower end of the tube, even if this required a higher amount of mechanical  
23 work. At the individual level however, ants showed mechanically optimal pulling behaviours  
24 in 75% of cases. Our results suggest that individual ants take into account both the inclination  
25 of the gallery and the position of the obstacle in it to decide in which direction they pull. In  
26 addition, they seem to base their decision to release the obstacle on the relative effort they  
27 perceive while pulling. Using a simple simulation model, we argue that the suboptimal  
28 extraction bias observed at the colony-level can be explained by the sequential nature of the  
29 extraction task.

## 30 **1. Introduction**

31 The optimality paradigm has been used for more than forty years in behavioral ecology as a  
32 powerful method to investigate how animals make decisions to solve a variety of problems  
33 involving cost-benefits trade-off, e.g. food or mate choice. However, the optimality approach  
34 has often been criticized for investigating too complex tasks and relying implicitly on  
35 unrealistic assumptions about the information gathering and cognitive capabilities of animals.  
36 Studies on insects are less prone to this criticism because, with their much smaller behavioral  
37 repertoire compared to vertebrates, the experimenter can focus on simple tasks that involve a  
38 limited amount of information. In addition, because of their small brain and limited lifetime,  
39 the experimenter is bound to make simple hypotheses on the cognitive mechanisms  
40 underlying the tasks to be optimized by these animals. Insects offer therefore a particularly good  
41 model for the study of optimality in behavior [1].

42 Social insects have been for a long time one of the favorite insects scientists have used for  
43 testing optimality theory. The optimality approach has been applied in these insects, both at  
44 the individual and collective level, to study decisions made in a variety of context such as  
45 reproduction, division of labor [2], food choice and foraging [3–6], colony defense, and nest  
46 choice [7] and construction [8]. One particular task that lends itself very well to the optimality  
47 approach is the transport of items. Ants, in particular, can transport all sorts of objects. They  
48 can transport food items such as whole prey, seeds or leaf fragments [9] but they can also  
49 transport building material [8,10], brood or nestmates [11] or various types of items when  
50 clearing their foraging trails of obstacles [12]. Each of these transports incurs a cost in terms  
51 of time and energy which is a function of the weight of the item transported and of the  
52 distance covered during the transport [13]. It also provides a benefit which can be assessed  
53 quantitatively by the energetic content of the item transported in the case of food or which is

54 directly linked to the function of the object being transported in the case of a non-alimentary  
55 item.

56 In this paper, we focus on a particular type of transport that occurs in ants with subterranean  
57 nests when a narrow gallery linking their nest to the external world is partially clogged by an  
58 object, e.g. a small stone or a vegetation fragment, which has fallen down from the ground  
59 surface or which has been brought by the ants themselves. In that case the energetic cost  
60 required to transport the object in order to unclog the gallery depends on its inclination and on  
61 the distance to travel to reach either of its extremity. The benefit of the transport on the other  
62 hand lies in the reestablishment of the flow of ants in the gallery. In this situation, how do ants  
63 manage to extract the object from the gallery? do they behave optimally and extract the object  
64 in the direction associated with the less energetic cost? And on which basis do they decide to  
65 move the object in one or the other direction? In the study presented here we reproduced this  
66 situation in the laboratory and investigated the mechanisms by which ants, both at the  
67 individual and collective level, manage to extract an object from a narrow gallery with  
68 different inclinations. We used the measure of the mechanical work achieved while moving  
69 the object as a proxy for the measure of the metabolic energy expended. Since the  
70 displacement of the object can be done only in two directions, the relative cost of the two  
71 solutions can be easily calculated. We reasoned that if ants behave optimally when moving  
72 the object, they should choose, both at the individual and colony-level, the direction requiring  
73 the less amount of metabolic energy.

74 We structured our study in three different parts. First, we analyzed the final outcome of the  
75 sequence of individual pulling actions leading to the extraction of the obstacle to test whether  
76 ants reach energetically optimal solutions at the colony level. To do so we ran a series of  
77 experiments to calculate the position of the obstacle in the gallery for which the probability of  
78 left/right extraction was the same and compared it to the position for which equal amount of

79 mechanical work was required to extract the obstacle from either end of the gallery. We then  
80 turned to the analysis of ant behavior at the individual level and examined whether the  
81 decision of individual ants to grasp and pull the object is also energetically optimal. Finally,  
82 we present a simple simulation model that aims at reproducing the clearing behavior observed  
83 at the collective level from the sequence of pulling actions observed at the individual level.

## 84 **2. Methods**

### 85 **(a) Studied species**

86 The study was conducted on *Messor barbarus* (Linnaeus, 1767), a species of seed-harvesting  
87 ant commonly found in Mediterranean regions [14–16]. This species builds large  
88 subterranean nests and its colonies can be composed of several thousand individuals [15].

89 The worker caste of *M. barbarus* exhibits a continuous size polymorphism, with individuals  
90 ranging in length from 2 to 15mm and weighing from 1 to 40mg [17,18]. This size  
91 polymorphism can be roughly discretised in three size classes: *minor*, *media* and *major*. The  
92 *major* can be particularly well distinguished because of their much larger reddish head  
93 compared to the *media* and *minor*.

94 In total seven experimental colonies composed of 300 workers (150 *minor*, 100 *media* and 50  
95 *major* individuals) drawn from five colonies collected in Saint-Hippolyte (France) between  
96 2018 and 2020 were used in the experiments. The mean body mass of a sample of workers  
97 drawn from the experimental colonies was 21.40, 9.66 and 3.60 mg, for *major*, *media* and  
98 *minor* workers respectively.

### 99 **(b) Experimental set-up**

100 Each experimental colony was installed in two transparent plastic boxes of identical size (H x  
101 W x L: 54 x 119 x 173mm) covered by a lid and linked together by a rigid tube (5mL  
102 Falcon® pipet, internal diameter: 6mm, length: 300mm). One box contained the nest and the

103 other was used as a foraging area. Two plastic tubes were placed in each box. The two tubes  
104 in the nest box were used as nesting sites by ants. They were covered with opaque paper and  
105 had a water reservoir at their end retained by a cotton plug to provide water to the ants. The  
106 two tubes in the foraging box were entirely filled with pure water. In addition, ants had at  
107 their disposal a mixture of seeds and small cups filled with a mixed diet of vitamin-enriched  
108 food [19]. To avoid water condensation in the tube linking the two boxes, this latter was  
109 pierced at 18 mm interval with 2mm diameter holes that were covered with a fine metal mesh  
110 to prevent ants from escaping. Each box was placed on an adjustable platform so that the  
111 inclination of the tube between the two boxes could be set at a desired angle. In all  
112 experiments the nest box was placed on the left-hand side of the experimenter and the  
113 foraging box on the right-hand side. In addition, in the experiments in which the tube was not  
114 horizontal, the nest box was always at a lower position than the foraging box. Outside  
115 experimental sessions the experimental colonies were kept at a mean temperature of 22°C and  
116 relative humidity of 40% on a 12:12 L:D cycle.

### 117 **(c) Experimental protocol, data acquisition and data analyses**

118 The experiments consisted in inserting an obstacle inside the tube linking the nest box and the  
119 foraging box and in waiting for the ants to remove it from the tube through one of its ends.  
120 The obstacle was a small piece of wood (diameter: 4mm, length: 60mm, mass: 300mg) that  
121 was inserted in the tube by one of its ends (either that of the nest box or that of the foraging  
122 box, chosen at random). The initial position of the obstacle and the inclination angle of the  
123 tube were varied between experiments. Each replicate of the experiment ended when the  
124 obstacle had been extracted from the tube by one of its ends or after one hour maximally. The  
125 connecting tube was changed for a new one at the end of each daily session of experiments to  
126 prevent the inner surface of the tube from too much wear due to the friction of the obstacle  
127 and of walking ants.

128 To find the point of equiprobability of left-right extraction of the obstacle and to investigate  
129 to what extent the position of this point depends on the initial position of the obstacle in the  
130 tube and of its inclination angle, the obstacle was inserted at five possible positions inside the  
131 tube, i.e., at 5, 10, 15, 20 or 25cm from the left (nest) end of the tube, and the inclination of  
132 the tube could take four different angles i.e., 0, 10, 20 or 30°. To determine the point of  
133 equiprobability of left(downward)/right(upward) extraction for each inclination angle of the  
134 tube at the colony level, we fitted a logistic regression with a logit link function. The  
135 response variable was the final destination of the obstacle in the experiments (set to 1 when  
136 the final destination was the right end of the tube, i.e. the foraging box, and to 0 when it was  
137 the left end, i.e. the nest box) and the inclination angle of the tube, the obstacle initial position  
138 and the interaction between these two variables were entered as independent variables in the  
139 model. We then used the equation of this model to compute, for each inclination angle, the  
140 position of the obstacle for which ants have equal probability to extract the obstacle to the  
141 right or to the left of the tube. We considered this position as the point of equiprobability of  
142 left/right extraction.

143 To minimize the error in the location of the point of equiprobability, we adopted a high  
144 throughput experimental design by working with four experimental colonies in parallel. For  
145 each colony a total of at least 200 replicates of the experiment were run with a given  
146 inclination angle and initial position of the obstacle. The inclination angle of the tube was  
147 chosen pseudo randomly so that at any time each colony was tested with a different angle. A  
148 total of 851 replicates of the experiments were performed on the four colonies. Among these  
149 851 replicates, the obstacle was extracted from the tube in less than one hour in 792 replicates  
150 (93%).

151 To investigate how individual ants behave towards the obstacle as a function of its position in  
152 the tube and of the inclination angle of this latter, we used a different experimental design in

153 which only one colony was tested at a time. First, we ran 144 replicates of the experiment in  
154 which the initial position of the obstacle was always set in the middle of the tube, which could  
155 be randomly positioned at four possible inclination angles ( $0^\circ$ ,  $10^\circ$ ,  $20^\circ$ ,  $30^\circ$ ). Second, to  
156 create as much variability in the initial position of the obstacle, we changed its initial position  
157 systematically between each replicate, depending on the result of the preceding replicates.  
158 The result of each replicate was noted as one if the final destination of the obstacle was the  
159 foraging box and as zero if it was the nest box. Then, for each inclination angle, we fitted the  
160 results with a logistic regression and the equation of the logistic model gave us the theoretical  
161 position of the obstacle in the tube for which the odds of extracting the obstacle towards one  
162 or the other end of the tube are equal. This position was used in the next replicate as the new  
163 initial position of the obstacle. All replicates of the experiment run with this experimental  
164 design were videotaped at 50 fps using a JVC GZ-MG505 camera (resolution: 2560 x 1920  
165 pixels) on three experimental colonies. Each experimental colony was tested at least six times  
166 before changing the inclination angle of the tube. A total of 120 replicates were run on the  
167 three experimental colonies with this method.

168 To acquire data on the behaviour of individual ants towards the obstacle we used the software  
169 Boris [20](<https://www.boris.unito.it/>). For each grasping event we noted the size class of the  
170 worker (*major* or *media* – detecting grasping by *minor* on the videos was too uncertain), its  
171 position relative to the obstacle (on its left or right side), as well as the time at which it began  
172 to grasp the obstacle and the time at which it released it.

173 To determine the position for which equal mechanical work was required to extract the  
174 obstacle from either end of the tube, we needed to calculate the forces applying on the  
175 obstacle. These forces depend on whether or not the obstacle is in movement.

176 When the obstacle is *not in movement*, it is subject to three physical forces (Fig. S1A):

- 177 - its weight  $F_g = m \cdot g$
- 178 - the reaction force of the tube  $F_N = m \cdot g \cdot \cos(\alpha)$
- 179 - a static friction force  $F_s$  that prevents the obstacle from sliding along the tube when the
- 180 tube is not horizontal

181 with  $m$  the mass of the object,  $g$  the gravity vector and  $\alpha$  the inclination angle of the tube.

182 When an ant applies a force  $F_A$  on the obstacle, the static friction force increases in a direction  
183 opposed to the movement until reaching a maximum value  $F_{s\ max}$  just before the object starts  
184 to move (Fig. S1B). This force can be computed as the product of the coefficient of friction  $\mu_s$   
185 of the tube by its reaction force  $F_N$ . Then, when the obstacle starts to move, one enters in a  
186 dynamical friction regime in which the coefficient of friction  $\mu_s$  becomes slightly less  
187 important, thus decreasing the intensity of the friction force  $F_s$ . For the sake of simplicity in  
188 our study, we estimated the friction force as the maximum static friction force (thus under the  
189 hypothesis that the object has a constant velocity).

190 To estimate the coefficient of friction  $\mu_s$ , we used the following method. We took each tube  
191 used in the experiments and we glued it to a vertical surface by plasticine at one of its ends  
192 while the other end was held by the experimenter to maintain the tube in a horizontal position.  
193 The obstacle was then inserted into the tube close to the attached extremity and the free  
194 extremity of the tube was released so that it slowly fell down. A camera was positioned in  
195 front of the tube to videotape the falling tube and determine precisely the inclination angle at  
196 which the obstacle started to slide down the tube. This angle,  $\theta_i^{thresh}$  corresponds to the  
197 inclination angle for which the friction force applied on the obstacle are not high enough to  
198 prevent it from sliding. This operation was repeated 10 times for each tube and we estimated  
199 the coefficient of friction  $\mu_s$  by the average value of the tangent of the inclination angles

200  $\theta_i^{thresh}$ . We then computed the maximal friction force exerted on the obstacle as  $F_{smax} =$   
201  $\mu_s \times F_N$ .

202 Our data shows that the value of the coefficient of friction decreases with increasing exposure  
203 time of the tube to the ants (Fig S2B), ranging from 1.5 for a brand-new tube to 1 for a tube  
204 used for a total of 9 hours. The coefficient of friction in each replicate of the experiment was  
205 then estimated from the equation of a linear regression of the value of the friction coefficient  
206 against the duration of exposure of the tube to the ants.

207 From the estimation of the coefficient of friction  $\mu_s$ , one can then compute the minimal force  
208  $F_{Amin}$  an ant has to apply on the obstacle to put it in movement for all inclination angles of the  
209 tube (0,10, 20, 30°) and the two pulling directions (upward or downward). When the tube is  
210 not horizontal,  $F_{Amin}$  is equal to the sum of the maximal friction force  $F_{smax}$  plus (if the  
211 obstacle is pulled upwards) or minus (if the obstacle is pulled downwards) the projection of  
212 the gravitational force on the tube axis  $F_{g||} = m \cdot g \cdot \sin(\alpha)$ :

$$213 \quad F_{Amin} = F_{smax} + \varepsilon F_{g||} = m \cdot g \cdot (\mu_s \cdot \cos(\alpha) + \varepsilon \sin(\alpha)) \quad (1)$$

214 with  $\varepsilon = 1$  if the obstacle is pulled upwards and  $\varepsilon = -1$  if the obstacle is pulled downwards.

215 When the tube is horizontal, one gets  $\alpha = 0$  and thus  $\sin\alpha = 0$ . Consequently, the force that has  
216 to be applied on the obstacle to put it in movement is simply equal to the friction force.

$$217 \quad F_{Amin} = F_{smax} = m \cdot g \cdot \mu_s \cdot \cos(\alpha) \quad (2)$$

218 The mechanical work achieved by ants to extract the obstacle from the tube corresponds to the  
219 product of the force it has to apply on the obstacle by the distance it has to travel to reach the  
220 end of the tube towards which it is moving. The point of equal mechanical work for upward  
221 or downward extraction is thus given by the equation

$$222 \quad F_{A\swarrow} \cdot \gamma d = F_{A\searrow} (1 - \gamma) d \quad (3)$$

223 where  $F_{A\swarrow}$  is the force that ants have to apply to extract the obstacle by the left (nest) end of  
224 the tube,  $F_{A\nwarrow}$  to extract it by its right (foraging box) end, and  $\gamma d$  is the position of the obstacle  
225 in the tube ( $\gamma$  is the proportion of the length of the tube  $d = 30\text{cm}$ )

226 From equation (3) one gets:

$$227 \quad \gamma = \frac{F_{A\nwarrow}}{F_{A\swarrow} + F_{A\nwarrow}} = \frac{1}{2} \left( 1 + \frac{\tan(\alpha)}{\mu_s} \right) \quad (4)$$

228 The position of the point of equal mechanical work can then be expressed as the distance

229  $\tilde{x}_{mecha}$  from the nest box:

$$230 \quad \tilde{x}_{mecha} = \frac{d}{2} \left( 1 + \frac{\tan(\alpha)}{\mu_s} \right) \quad (5)$$

231 We performed all data analysis with R 4.2.1 (2022-06-23 ucrt) [21](RCore team, 2022) run  
232 under RStudio (v. 2022.07.0). The package *MuMIn* [22] was used to choose the most likely  
233 model among several regression models. In the presentation of the results the coefficients of  
234 the regression models are followed by the lower and upper value of the 95% confidence  
235 interval indicated in brackets. We used a Cox proportional hazard model to analyse the rate of  
236 release of the obstacle by ants. The survival analysis was run with the functions of the  
237 package *survival* [21] and the survival curves were drawn with the functions of the package  
238 *survminer* [23].

### 239 **3. RESULTS**

#### 240 **(a) Colony-level extraction behaviour**

241 Both the inclination angle of the tube and the initial position of the obstacle in it had an  
242 influence on the probability of observing an upward extraction in the experiments (Fig 1A,  
243 Table 1). When the obstacle was in the middle of the tube and the tube was horizontal, ants  
244 had equal chances of extracting it in either direction ( $\hat{p} = 0.49, N = 41, P = 0.438$ ). The

245 downward extraction was increasingly preferred when the slope angle of the tube increased,  
246 even when the obstacle was placed initially close to the upward end of the tube.

247 The comparison of the line of equiprobability of downward and upward extraction (Fig. 1A:  
248 solid purple line) with that for which equal mechanical work is required to extract the obstacle  
249 to either end of the tube (Fig. 1A: yellow line), shows that, except when the tube was  
250 horizontal, the direction of extraction was overwhelmingly suboptimal from a mechanical  
251 point of view, i.e. it did not correspond to the minimum mechanical work required to extract  
252 the obstacle. This suboptimal bias is shown in Fig 1B in which the probability of upward  
253 extraction is represented as a function of the mechanical fitness of this solution. The value of  
254 the probability of upward extraction corresponding to the point of equal mechanical work, i.e.,  
255 0.5 on the x-axis, is well below the value of equiprobable downward or upward extraction,  
256 i.e., 0.5 on the y-axis. At the colony-level, ants have thus a mechanically suboptimal  
257 extraction behaviour since they tend to extract the obstacle downward even when this requires  
258 more mechanical work than the upward extraction.

### 259 **(b) Individual pulling behaviour**

260 All pulls did not necessarily lead to large displacement of the obstacle because ants  
261 sometimes released their grasp very rapidly. One can thus make a distinction between *aborted*  
262 *pulls*, that led to a very small displacement of the obstacle ( $\leq 1$  cm), and *effective pulls* that led  
263 to a larger displacement ( $> 1$  cm). In the remaining analysis only effective pulls will be  
264 considered.

265 Both the inclination angle of the tube and the position of the obstacle had an influence on the  
266 probability of observing an upward effective pull (Fig. 2A: Table 1). Upward pulling  
267 behaviours were adequately distributed from a mechanical point of view, i.e. ants did pull the  
268 obstacle upwards when the upward extraction required less mechanical work than the

269 downward one. Besides, when both options require the same amount of work, ants responded  
270 randomly (Fig. 2A: yellow dashed lines and area).

271 What kind of proxy could ants use to decide to continue to pull the obstacle once they have  
272 grasped it, i.e. to perform an effective pull? One could think of two types of information: the  
273 distance to the end of the tube towards which they are moving and the force they have to  
274 apply on the obstacle to set it in motion. We used a logistic regression to test to what extent  
275 these two criteria, considered independently or as a combination, could influence the  
276 probability of pulling the obstacle. The model thus includes as independent variables the force  
277 applied on the obstacle, the distance to the end of the tube and the interaction term between  
278 these two variables. We found that the probability to continue pulling depended on a  
279 combination of the force that has to be applied on the obstacle and of the distance to the end  
280 of the tube (Table 1, interaction force x distance). Therefore, ants have to somewhat integrate  
281 both metrics to take the decision to continue to pull the obstacle once they have grasped it.

282 Do ants of different sizes use the same decision criteria to decide to continue to pull the  
283 obstacle? We tested this by adding the worker size class (media vs. major) as a categorical  
284 variable in the logistic regression above. The results show that there was indeed an effect of  
285 worker size: all things being equal, major ants have a higher probability of continuing to pull  
286 the obstacle than media ants (Fig. 2B, Table 1).

287 Once ants have decided to pull the obstacle, they can decide to release it at any moment. One  
288 can hypothesize that the ants' decision to release the obstacle could depend on the duration of  
289 the pull, on the distance travelled while pulling, or on the mechanical work achieved while  
290 pulling. Therefore, we tested three different survival models to explain the rate of release of  
291 the obstacle: in the first model we analyzed the rate of release of the obstacle as a function of  
292 the time elapsed since the initiation of the pull, in the second as a function of the distance  
293 moved while pulling and in the third as a function of both the distance moved and the force

294 applied on the obstacle, equivalent to the mechanical work exerted. To investigate to what  
295 extent the rate of release could depend on worker size (major *vs.* media) and pulling direction  
296 (downwards *vs.* upwards - experiments with horizontal tubes were not considered in these  
297 analyses), these two variables were entered as independent variables in the three survival  
298 models.

299 Regarding the effect of worker size, we found that, independent of pulling directions, media  
300 ants held the obstacle on average for shorter durations (Fig. 3A, Table 2), shorter distances  
301 (Fig. 3B, Table 2), and for less amount of mechanical work (Fig. 3C, Table 2) than their  
302 major conspecifics. As for the effect of pulling direction, we found that, independent of  
303 worker size, when pulling downward (and thus applying a lower force than when pulling  
304 upward), ants tended to pull for shorter durations (Fig. 3A, Table 2) and on longer distances  
305 (Fig. 3A, Table 2) compared to when pulling upwards. However, ants released the obstacle  
306 after applying on average the same amount of mechanical work in the two different pulling  
307 directions (Fig. 3C, Table2).

### 308 **(c) Modeling colony-level extractions**

309 Our study at the individual level shows that, on average, ants behave optimally from a  
310 mechanical point of view, i.e., most ants pull the obstacle in the direction requiring the less  
311 amount of mechanical work to extract it from the tube (Fig. 2A). In contrast, the extraction  
312 behavior at the colony level is mechanically suboptimal with a downward bias (Fig 1B).  
313 Therefore, the question arises of how a mechanically sound pulling behaviour at the  
314 individual level can lead to a suboptimal extraction behaviour at the colony-level. We argue  
315 that this is can be explained by the sequential nature of the task, i.e. to the repeated pulls and  
316 releases of the obstacle by many ants before it is eventually extracted from the tube. In fact,  
317 for each pull of the obstacle in the downward direction the probability for the next pull to be  
318 again in the downward direction increases more rapidly than if the pull was in the upward

319 direction since, for the same amount of work, the obstacle is displaced on longer distance  
320 when it is pulled downwards than when it is pulled upwards.

321 To test whether this explanation is correct, we modelled the extraction behaviour as a  
322 sequence of successive downward or upward pulls over a certain distance until the obstacle is  
323 extracted from the tube. Each step of a sequence is a two-stage process. First, the decision to  
324 pull the obstacle is given by the equation of the logistic regression shown in Figure 2A, which  
325 gives the probability of observing an upward effective pull as a function of both the  
326 inclination angle of the tube and the position of the object in it. Second, the distance at which  
327 ants release the obstacle is based on the mechanical work they have achieved. Our model is  
328 based on observed data. Therefore, the mechanical work exerted by ants are randomly drawn  
329 from the distribution of the values of mechanical work observed in the experiment,  
330 independent of pulling direction and of the inclination angle of the tube. From the inclination  
331 angle of the tube and the pulling direction one can then calculate the force exerted by ants  
332 while pulling the obstacle and hence deduce from the mechanical work value the distance  
333 they travelled before releasing the obstacle. It is this distance that is used in the simulations to  
334 move the obstacle.

335 To compare the results of the simulations to those of the experiments, we reproduced in the  
336 simulations the same initial conditions as in the experiments (inclination angle of  $0^\circ$ ,  $10^\circ$ ,  $20^\circ$   
337 or  $30^\circ$  and initial obstacle position ranging from 5 to 25 cm from the lower end of the tube).  
338 For each combination of angle and initial obstacle position the simulation was repeated 1000  
339 times. We then compared the probability of upward extraction in our simulations for each  
340 combination of angle and initial obstacle position to that found in the experiments.

341 The results of the simulations are shown in Fig. 4. There was a relatively good fit of the  
342 model with the observed data, except for the highest inclination angle of  $30^\circ$ .

#### 343 **4. Discussion**

344 When moving between their underground nest and their foraging ground many ant species use  
345 narrow galleries that can be temporarily clogged by all sorts of objects. These objects have to  
346 be rapidly removed to re-establish the flow of foraging workers between the nest and the  
347 ground surface. Here, we reproduced this situation in the laboratory and show that, at the  
348 individual level, ants behaved optimally by removing the obstacle most of the times in the  
349 direction requiring the less amount of mechanical work (Fig. 2), whereas at the colony-level a  
350 strong downward bias in the extraction of the obstacle was observed leading to mechanically  
351 non-optimal solutions (Fig. 1). Since ants were as likely to extract the obstacle by either end  
352 of the gallery when this latter was horizontal and the obstacle was positioned in its middle,  
353 this downward bias was not due to ants preferring to extract the obstacle in the nest direction  
354 but rather, as suggested by our simulation model, to the sequential nature of the extraction  
355 task.

356 How do individual ants make their decision to pull and release the obstacle in the  
357 gallery? Based on our analysis of the behaviour of individual ants, one can imagine a scenario  
358 in which each pull of the obstacle made by ants is the result of two successive decisions: i) the  
359 decision to grasp the obstacle and to pull it towards either extremity of the gallery, ii) the  
360 decision to release the obstacle at a new location after a certain time. Our analysis allows us to  
361 make the following assumptions regarding the criteria used by ants to make these two  
362 decisions. First, ants decide to continue to pull the obstacle once they have grasped it by  
363 considering *both* the distance they have to travel to reach the extremity of the gallery and the  
364 force they applied on the obstacle to set it in motion. This is actually equivalent to saying that  
365 they base their decision on an assessment of the total mechanical work needed to extract the  
366 obstacle from the gallery. Second, the result of our analysis of pulling durations allows us to  
367 make the assumption that, whatever the force they apply on the obstacle to set it in motion,

368 ants base their decision to release the obstacle on the mechanical work applied since the  
369 beginning of the pulling action. Therefore, ants need to be able to assess two types of  
370 information to make mechanically optimal decisions: the position of the obstacle in the  
371 gallery and the force they have to apply on it to set it in motion. Below we discuss how these  
372 two types of information could be assessed.

373         There are two ways an ant could estimate the position of the obstacle in the gallery in  
374 our experiment. The first is by assessing its 3D location based on the surrounding visual cues  
375 that can be seen through the transparent wall of the tube used as a gallery. However, this  
376 hypothesis can be rejected because the visual landmarks present in the experimental room  
377 were too far away to allow for a precise assessment of the obstacle location in the tube by  
378 triangulation. The second mechanism which could be used by an ant to estimate the position  
379 of the obstacle is odometry, i.e. the assessment of the distance walked between the entrance of  
380 the gallery and the location in the gallery where the obstacle was encountered. Indeed, there  
381 are now firm evidences that ants can assess distance with a podometer that acts as a stride  
382 integrator [24,25], including when they walk on inclined surface as in our experiment [26,27].  
383 Although most studies on ant odometry have been achieved over distances of several meters,  
384 distance estimation in ants can also be quite accurate on short distances [28], even in complete  
385 darkness [29]. Therefore, ants could use their podometer to assess the distance of the obstacle  
386 to each gallery extremities in our experiment.

387         Besides the position of the obstacle in the gallery, the second element ants have to take  
388 into account to assess the mechanical work required to remove the obstacle from the gallery is  
389 the force they have to apply on the obstacle to set it in motion. Insects possess various types  
390 of mechanoreceptors distributed over their legs to precisely monitor the position and  
391 movement of their limbs during locomotion and to adjust their walking pattern to the  
392 characteristics of the substrate on which they are moving (slope, uneven terrain, obstacle

393 crossing...). Some of these mechanoreceptors like the *campaniform sensilla* are known to  
394 encode the forces exerted by the leg muscles as cuticular strains [30]. Although mostly  
395 studied in cockroaches and stick insects, this type of mechanoreceptors is likely to be also  
396 present in Hymenoptera. They could provide ants with proprioceptive feedback on the  
397 heightened activity of their leg muscles when they are dragging an object, allowing them to  
398 gauge the force they need to exert on it to set it in motion.

399         As mentioned before, independent of the slope of the gallery and of whether they were  
400 pulling downwards or upwards, the results of the survival analysis on pulling durations  
401 suggest that ants base their decision to release the obstacle on the amount of mechanical work  
402 achieved since the beginning of their pulling action. To explain this result, one could  
403 hypothesize that the limiting factor for continuing pulling is either the amount of energy that  
404 can be mobilized per unit time, i.e., the metabolic power, or, alternatively that ants have a  
405 limited amount of energy available to pull the obstacle and thus that they release their grip  
406 before using up this energy. Below we examine these two hypotheses.

407         The mechanical power required by ants for pulling the object is equal to the product of  
408 the force they apply on the object to set it in motion by the speed at which they move. This  
409 corresponds in our experiments to about  $4.52\mu\text{W}$  [4.11 4.94] and  $4.30\mu\text{W}$  [3.97 4.63] for  
410 media and major workers, respectively. Assuming that the work efficiency of ant leg muscles  
411 is about the same as that of the cockroach *Periplaneta americana*, i.e. around 1% [31], this  
412 amounts to a metabolic power of  $452.0\mu\text{W}$  [411.0 494.0] and  $430.0\mu\text{W}$  [397.0 463.0] for  
413 media and major workers, respectively. The specific metabolic power is thus  $46790.89\mu\text{W}\cdot\text{g}^{-1}$   
414 [42546.58 51138.72] and  $20093.46\mu\text{W}\cdot\text{g}^{-1}$  [18551.40 21635.51] for media and major  
415 workers, respectively. In comparison, the specific metabolic power required for a worker of  
416 the seed-harvesting ant *Pogonomyrmex maricopa* to walk at a speed of  $3\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  is about

417 10000.00 $\mu$ W.g<sup>-1</sup> [32], which represents 21% and 50% of the specific metabolic power of  
418 media and major workers while pulling the object, respectively. Therefore, at least in the case  
419 of media workers, the metabolic energy cost per unit time may well be a limiting factor to  
420 continue pulling the obstacle.

421 The second hypothesis to explain why ants decide to release the obstacle is that they  
422 would have at their disposal a limited amount of energy available. But how much energy do  
423 ants expend when pulling the obstacle and what does this amount of energy actually  
424 represent? In our experiments ants released their grip after producing on average 0.124mJ  
425 [0.112 0.137] and 0.157mJ [0.144 0.171] an of mechanical work, for media and major ants  
426 respectively. Assuming, as above, that the work efficiency of ant leg muscle is about 1%, this  
427 would result in the use of 12.40mJ [11.20 13.70] and 15.70mJ [14.40 17.10] of metabolic  
428 energy for media and major ants respectively. Note that these values of metabolic cost are  
429 probably somewhat underestimated since they are not based on the total mechanical work  
430 achieved by ants, which includes the mechanical cost of locomotion, i.e. the mechanical work  
431 required to accelerate the center of the mass of the ants [33] as well as the internal energy they  
432 use to accelerate their limbs during locomotion, but just on the mechanical work required to  
433 pull the obstacle. Nonetheless, the metabolic cost of locomotion is likely to represent only a  
434 small fraction of the cost of pulling the obstacle. If one hypothesizes that the metabolic cost of  
435 locomotion in *M. barbarus* is about the same as that in *Pogonmyrmex maricopa*, i.e. around  
436 129 J.kg<sup>-1</sup>.m<sup>-1</sup> [32], a *M. barbarus* worker weighing 9.66mg, the average weight of a media  
437 worker in our experiment, could walk on average 9.95m [8.99 11.00] with the amount of  
438 metabolic energy required to pull the obstacle. And for a major worker weighing on average  
439 21.4mg the distance covered would be on average 5.68m [5.20 6.18]. These figures are a few  
440 meters less than the average length of foraging trails observed in *M. barbarus* [34]. There are  
441 no data available in the literature on the maximal distance foraging workers of *M. barbarus*

442 can travel per hour. As in most ant species, they can probably perform several round trips  
443 between their nest and a seed patch within the same hour and, what is more, with a load in  
444 their mandibles on their way back to the nest, which requires more energy than unloaded  
445 locomotion [35]. However, in *M. barbarus* [36] as in other ant species carrying external loads  
446 [37–40] the existence of transport chains, i.e. food transfer between workers along the  
447 foraging trails, is well documented. This means that loaded ants may not necessarily travel the  
448 whole length of the foraging trails with their load which may be a strategy to spare energy. Of  
449 particular interest is the fact that in *M. barbarus* the first workers in the chain tend to have a  
450 high loading ratio [36]. Therefore, although the amount of metabolic energy expended by ants  
451 while pulling the obstacle is not negligible, it may nonetheless be a factor that could  
452 contribute to limit the duration of pulling.

453 In conclusion, the distance at which ants release the obstacle may depend both on the  
454 metabolic power and on the amount of energy required to pull the obstacle. However, ants  
455 have no way to directly measure metabolic power or metabolic energy. Therefore, what are  
456 the criteria they could use to decide to release the obstacle? One of the criteria one could think  
457 of is the relative effort they perceive while pulling. This relative effort is linked to the relative  
458 force exerted by ants while pulling. The force exerted by a muscle depends on its cross-  
459 sectional area which increases with body mass raises to the  $2/3$  power [41]. Therefore, if the  
460 decision to release the obstacle depended on the relative effort perceived by ants one would  
461 expect that the differences between major and media found in the rate of release of the object  
462 calculated on the mechanical work achieved (Fig. 3C) would disappear if the mechanical  
463 work were normalized by body mass raises to the  $2/3$  power. This is actually what happens  
464 (Table 2, Fig. 3D). This suggests that ants could use the relative effort they perceive while  
465 pulling as a heuristic to decide when to release the obstacle. A similar heuristic has been  
466 shown in the ant *Pheidole pallidula* whose scout workers modulate their trail-laying behavior

467 to recruit nestmates as a function of the tractive resistance of the prey they find [42]. In the  
468 same way, it is likely that the size-matching between body mass and load mass observed in  
469 several ant species transporting external loads could be explained on the basis of an  
470 assessment of the relative effort. Further experiments would be needed to test this hypothesis.  
471 For example, one could think of manipulating the force required to pull the obstacle by using  
472 a rough substrate to increase the coefficient of friction of the tube or by attaching a thread to  
473 its two ends so that the experimenter can decrease or increase the force ants have to apply to  
474 set the obstacle in motion and pull it in either direction. One could also place individual ants  
475 in a respirometric chamber and use flow-through respirometry to measure gas exchanges  
476 during pulling to assess the metabolic cost of pulling.

477         Our experiments show that the complete extraction of the obstacle from the tube by a  
478 single ant was very rarely observed. In fact, it was overwhelmingly the result of a series of  
479 successive pulls made by individual ants and it is the sequential nature of the task that  
480 explains the downward bias observed at the colony-level. The simulations we ran which  
481 modelled the extraction behaviour as a sequence of successive downward or upward pulls  
482 confirms this explanation. The poorest fit was obtained when the slope of the tube was 20° or  
483 30° and the obstacle was very close to the upward end of the tube. The following hypothesis  
484 may explain this poor fit. In our model the decision to pull the obstacle at each step of a  
485 sequence is based on the probability of ants to perform an upward *effective* pull, i.e. to  
486 continue pulling once they have grasped the obstacle and started to pull it. However, when the  
487 force required to move the obstacle was maximum, i.e. when pulling upwards for the highest  
488 value of the inclination angle of the gallery, it is likely that many ants, especially media ants  
489 which have less force, quickly released the obstacle just after grasping it. The capacity of ants  
490 to pull the obstacle upwards for high inclination angles was thus overestimated in our model,  
491 leading to an overestimation of the probability of upward extraction.

492 In conclusion our study on gallery clearing shows that a mechanically optimal  
493 response at the individual level can sometimes lead through an amplification process to a  
494 mechanically non-optimal response at the collective level. This is reminiscent of the  
495 maladaptative response resulting from negative information cascade that are sometimes  
496 observed in group-living animals and that occur through direct [43] or indirect [44]  
497 information transfer. However, the situation we studied here is singular. While each  
498 individual makes a correct decision based on the relative effort required to move the obstacle,  
499 the maladaptive response at the colony-level occurs as a consequence of its action which is  
500 strictly governed by the law of physics.

501 **Data accessibility:**

502 **Author's contributions:** L.D. conceived the project and designed the experiments, L.D., and  
503 C.C. performed the experiments, L.D. and ZBM processed the videos, L.D. analyzed the data.  
504 V.F. and L.D. wrote the manuscript. V.F. and G.L. supervised the work.

505 **Competing interests:** The authors declare no competing interests.

506 **Funding:** LD was funded by a doctoral grant from the French Ministry of Education and  
507 Youth through the SEVAB graduate school of the University of Toulouse.

508 **REFERENCES**

- 509 1. Mhatre N, Robert D. 2018 The drivers of heuristic optimization in insect object  
510 manufacture and use. *Frontiers in Psychology* **9**, 1015. (doi:10.3389/fpsyg.2018.01015)
- 511 2. Gordon DM. 2016 From division of labor to the collective behavior of social insects.  
512 *Behavioral Ecology and Sociobiology* **70**, 1101–1108. (doi:10.1007/s00265-015-2045-3)
- 513 3. Detrain C, Deneubourg J-L. 2008 Collective decision-making and foraging patterns in  
514 ants and honeybees. In *Advances in Insect Physiology*, pp. 123–173. Elsevier.  
515 (doi:10.1016/S0065-2806(08)00002-7)
- 516 4. Traniello JFA. 1989 Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology* **34**, 191–  
517 210.

- 518 5. Fourcassié V, Dussutour A, Deneubourg J-L. 2010 Ant traffic rules. *Journal of*  
519 *Experimental Biology* **213**, 2357–2363. (doi:10.1242/jeb.031237)
- 520 6. Csata E, Dussutour A. 2019 Nutrient regulation in ants (Hymenoptera: Formicidae): a  
521 review. *Myrmecological News* **29**, 111–124.  
522 (doi:10.25849/MYRMECOL.NEWS\_029:111)
- 523 7. Visscher PK. 2007 Group decision making in nest-site selection among social insects.  
524 *Annual Review of Entomology* **52**, 255–275.  
525 (doi:10.1146/annurev.ento.51.110104.151025)
- 526 8. Franks NR, Deneubourg J-L. 1997 Self-organizing nest construction in ants: individual  
527 worker behaviour and the nest's dynamics. *Animal Behaviour* **54**, 779–796.  
528 (doi:10.1006/anbe.1996.0496)
- 529 9. Hölldobler B, Wilson EO. 1990 *The Ants*. Berlin, Heidelberg: Springer. (doi:10.1007/978-  
530 3-662-10306-7)
- 531 10. Khuong A, Gautrais J, Perna A, Sbaï C, Combe M, Kuntz P, Jost C, Theraulaz G. 2016  
532 Stigmergic construction and topochemical information shape ant nest architecture.  
533 *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **113**, 1303–1308.  
534 (doi:10.1073/pnas.1509829113)
- 535 11. Möglich M, Hölldobler B. 1974 Social carrying behavior and division of labor during nest  
536 moving in ants. *Psyche: A Journal of Entomology* **81**, 219–236.  
537 (doi:10.1155/1974/25763)
- 538 12. Bochynek T, Burd M, Kleineidam C, Meyer B. 2019 Infrastructure construction without  
539 information exchange: the trail clearing mechanism in *Atta* leafcutter ants. *Proceedings of*  
540 *the Royal Society B* **286**, 20182539. (doi:10.1098/rspb.2018.2539)
- 541 13. Schilman PE, Roces F. 2005 Energetics of locomotion and load carriage in the nectar  
542 feeding ant, *Camponotus rufipes*: Load carriage by a nectar-feeding ant. *Physiological*  
543 *Entomology* **30**, 332–337. (doi:10.1111/j.1365-3032.2005.00464.x)
- 544 14. Blanco-Moreno JM, Westerman PR, Atanackovic V, Torra J. 2014 The spatial  
545 distribution of nests of the harvester ant *Messor barbarus* in dryland cereals. *Insectes*  
546 *Sociaux* **61**, 145–152. (doi:10.1007/s00040-014-0339-5)
- 547 15. Cerdan P. 1989 Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis  
548 moissonneuses du genre *Messor* (Hymenoptera, Formicidae) en Crau. PhD Thesis.
- 549 16. Plowes NJR, Johnson RA, Hölldobler B. 2013 Foraging behavior in the ant genus *Messor*  
550 (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Myrmecological News*, 18, 33-49.
- 551 17. Bernadou A, Felden A, Moreau M, Moretto P, Fourcassié V. 2016 Ergonomics of load  
552 transport in the seed harvesting ant *Messor barbarus* : morphology influences  
553 transportation method and efficiency. *The Journal of Experimental Biology* **219**, 2920–  
554 2927. (doi:10.1242/jeb.141556)
- 555 18. Heredia A, Detrain C. 2000 Worker size polymorphism and ethological role of sting  
556 associated glands in the harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux* **47**, 383–389.

- 557 19. Bhatkar A, Whitcomb WH. 1970 Artificial diet for rearing various species of ants. *The*  
558 *Florida Entomologist* **53**, 229. (doi:10.2307/3493193)
- 559 20. Friard O, Gamba M. 2016 BORIS : a free, versatile open-source event-logging software  
560 for video/audio coding and live observations. *Methods Ecol Evol* **7**, 1325–1330.  
561 (doi:10.1111/2041-210X.12584)
- 562 21. Therneau TM. 2023 A Package for Survival Analysis in R. *R package version 3.5-0*
- 563 22. Bartoń K. 2023 MuMIn: Multi-model inference. *R package version 1.47.2 1*.
- 564 23. Kassambara A, Kosinski M, Biecek P. 2021 Survminer: drawing survival curves using  
565 ‘ggplot2’. *package version 0.4.9*
- 566 24. Wittlinger M, Wehner R, Wolf H. 2006 The ant odometer: stepping on stilts and stumps.  
567 *Science* **312**, 1965–1967. (doi:10.1126/science.1126912)
- 568 25. Wolf H. 2011 Odometry and insect navigation. *Journal of Experimental Biology* **214**,  
569 1629–1641. (doi:10.1242/jeb.038570)
- 570 26. Wohlgenuth S, Ronacher B, Wehner R. 2001 Ant odometry in the third dimension.  
571 *Nature* **411**, 795–798. (doi:10.1038/35081069)
- 572 27. Wohlgenuth S, Ronacher B, Wehner R. 2002 Distance estimation in the third dimension  
573 in desert ants. *Journal of Comparative Physiology A* **188**, 273–281. (doi:10.1007/s00359-  
574 002-0301-2)
- 575 28. Sommer S, Wehner R. 2004 The ant’s estimation of distance travelled: experiments with  
576 desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural,*  
577 *and Behavioral Physiology* **190**, 1–6. (doi:10.1007/s00359-003-0465-4)
- 578 29. Thiélin-Bescond M, Beugnon G. 2005 Vision-independent odometry in the ant  
579 *Cataglyphis cursor*. *Naturwissenschaften* **92**, 193–197. (doi:10.1007/s00114-005-0609-1)
- 580 30. Zill S, Schmitz J, Büschges A. 2004 Load sensing and control of posture and locomotion.  
581 *Arthropod Structure & Development* **33**, 273–286. (doi:10.1016/j.asd.2004.05.005)
- 582 31. Full RJ, Tu MS. 1991 Mechanics of a rapid running insect: two-, four- and six-legged  
583 locomotion. *Journal of Experimental Biology* **156**, 215–231.
- 584 32. Weier JA, Feener DHJ. 1995 Foraging in the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* :  
585 are energy costs important? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**, 291–300.
- 586 33. Merienne H, Latil G, Moretto P, Fourcassié V. 2021 Dynamics of locomotion in the seed  
587 harvesting ant *Messor barbarus*: effect of individual body mass and transported load  
588 mass. *PeerJ* **9**, e10664. (doi:10.7717/peerj.10664)
- 589 34. Detrain C, Tasse O, Versaen M, Pasteels JM. 2000 A field assessment of optimal foraging  
590 in ants: trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*.  
591 *Insectes Sociaux* **47**, 56–62. (doi:10.1007/s000400050009)

- 592 35. Nielsen MG, Baroni-Urbani C. 2008 Energetics and foraging behaviour of the European  
593 seed harvesting ant *Messor capitatus*: I. Respiratory metabolism and energy consumption  
594 of unloaded and loaded workers during locomotion. *Physiological Entomology* **15**, 441–  
595 448. (doi:10.1111/j.1365-3032.1990.tb00533.x)
- 596 36. Reyes JL, Fernández Haeger J. 1999 Sequential co-operative load transport in the seed-  
597 harvesting ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux* **46**, 119–125.  
598 (doi:10.1007/s000400050121)
- 599 37. Nickele MA, Filho WR, Pie MR. 2015 Sequential load transport during foraging in  
600 *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Myrmecological News* **21**, 73–  
601 82.
- 602 38. Röschard J, Roces F. 2011 Sequential load transport in grass-cutting ants (*Atta*  
603 *vollenweideri*): maximization of plant delivery rate or improved information transfer?  
604 *Psyche: A Journal of Entomology* **2011**, 1–10. (doi:10.1155/2011/643127)
- 605 39. Arnan X, Ferrandiz-Rovira M, Pladevall C, Rodrigo A. 2011 Worker size-related task  
606 partitioning in the foraging strategy of a seed-harvesting ant species. *Behavioral Ecology*  
607 *and Sociobiology* **65**, 1881–1890. (doi:10.1007/s00265-011-1197-z)
- 608 40. López F, Agbogba C, Ndiaye I. 2000 Prey chain transfer behaviour in the African stink  
609 ant, *Pachycondyla tarsata* Fabr.: *Insectes sociaux* **47**, 337–342.  
610 (doi:10.1007/PL00001726)
- 611 41. Evans MEG, Forsythe TG. 1984 A comparison of adaptations to running, pushing and  
612 burrowing in some adult Coleoptera: especially Carabidae. *Journal of Zoology* **202**, 513–  
613 534. (doi:10.1111/j.1469-7998.1984.tb05049.x)
- 614 42. Detrain C, Deneubourg J-L. 1997 Scavenging by *Pheidole pallidula* a key for  
615 understanding decision-making systems in ants. *Animal Behaviour* **53**, 537–547.  
616 (doi:10.1006/anbe.1996.0305)
- 617 43. Laland KN, Williams K. 1998 Social transmission of maladaptive information in the  
618 guppy. *Behavioral Ecology* **9**, 493–499. (doi:10.1093/beheco/9.5.493)
- 619 44. Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM. 1990 Collective decision making  
620 through food recruitment. *Insectes Sociaux* **37**, 258–267. (doi:10.1007/BF02224053)
- 621

622 **Table 1:** Output of model statistics for the regression analyses.

623

624

625

626

627

628

629

630

631

632

633

634

635

636

637

638

639

640

641

642

643

644

645

Variable	$\beta$	CI <sub>95%</sub>	$z$	$P$	$N$
<i>Probability of upward extraction</i>					792
Angle	-0.08	[-0.16 -0.00]	-1.947	0.052	
Position	23.91	[18.45 29.86]	8.273	<0.001	
Angle x Position	-0.43	[-0.87 0.01]	-1.926	0.054	
<i>Probability of observing an upward effective pull</i>					579
Angle	-0.11	[-0.18 -0.03]	-2.644	0.008	
Position	16.69	[11.28 22.48]	8.858	<0.001	
Angle x Position	0.33	[-0.13 0.80]	1.379	0.167	
<i>Probability of observing an effective pull after grasping the object</i>					3257
Distance	-18.68	[-26.54 -10.97]	4.706	<0.001	
Force	-943.70	[-1255.34 -622.17]	-5.842	<0.001	
Distance x Force	3629.97	[ 364.27 5912.78]	3.129	<0.001	
Size class	-0.43	[-0.61 -0.24]	-4.531	<0.001	

646  
647  
648  
649  
650  
651  
652  
653  
654  
655  
656  
657  
658  
659  
660  
661  
662  
663  
664  
665  
666  
667  
668

**Table 2:** Output of the Cox proportional hazard analyses on the rate of release of the object. The hazard ratio (HR) is the ratio of the rate of release of the object observed for media vs. major workers for the size class, and that of downwards vs. upwards pulling for the pulling direction.  $N= 729$  pulls.

Variable	HR	CI <sub>95%</sub>	z	P
<i>Calculated on time</i>				
Size class	1.657	[1.288 2.131]	3.931	<0.001
Pulling direction	0.486	[0.370 0.638]	-5.190	<0.001
<i>Calculated on distance pulled</i>				
Size class	1.513	[1.175 1.949]	3.213	<0.001
Pulling direction	1.916	[1.443 2.544]	4.498	<0.001
<i>Calculated on mechanical work</i>				
Size class	1.627	[1.266 2.090]	3.798	<0.001
Pulling direction	0.875	[0.670 1.142]	-0.985	0.324
<i>Calculated on mechanical work normalized by body mass<sup>2/3</sup></i>				
Size class	0.885	[0.692 1.132]	-0.913	0.331
Pulling direction	0.856	[0.673 1.089]	-1.263	0.207

669 **FIGURE CAPTIONS**

670 **Figure 1.** Colony-level extraction of the obstacle. (A) Probability of upward extraction of the  
671 obstacle as a function of both the inclination angle of the tube and the initial distance of the  
672 obstacle from the downward end of the tube (0m = downward end, 0.3m = upward end). The  
673 blue dashed lines are the lines of isoproability of upward extraction. The solid purple line is  
674 the line of equiprobability of downward/upward extraction. The yellow line corresponds to the  
675 isowork line, i.e., to the values of slope and distance to the downward end of the tube for which  
676 the mechanical work required for an upward or downward extraction of the obstacle is the same.  
677 The yellow area around the line is the 95% confidence interval (based on the 95% confidence  
678 interval of the friction coefficient  $\mu_s$ ) (B) Probability of upward extraction of the obstacle as a  
679 function of the mechanical fitness of the upward solution. The average empirical probabilities  
680 of upward extraction (along with their 95% confidence interval), calculated for 10 bins of 0.1,  
681 are shown as green dots. The purple line is the logistic fit surrounded by its 95% error bounds  
682 (purple area). The horizontal yellow dashed line shows the value of probability of upward  
683 extraction for which equal mechanical work is required to extract the obstacle by either end of  
684 the tube. The yellow area around the line is the 95% confidence interval (based on the 95%  
685 confidence interval of the friction coefficient  $\mu_s$ ).  $N = 792$  extractions.

686

687 **Figure 2.** Individual pulling behavior. (A) Probability of observing an upward effective pull of  
688 the obstacle as a function of both the inclination angle of the tube and the distance of the  
689 obstacle from the downward end of the tube (0m = downward end, 0.3m = upward end). The  
690 dashed lines are the lines of isoproability of upward pull. The solid purple line is the line of  
691 equiprobability of downward or upward pull. The yellow line corresponds to the isowork line,  
692 i.e., to the values of slope and distance to the downward end of the tube for which the

693 mechanical work required for an upward or downward extraction of the obstacle is the same.  
694 The yellow area around the line is the 95% confidence interval (based on the 95% confidence  
695 interval of the friction coefficient  $\mu_s$ ) (B) Probability of observing an upward effective pull on  
696 the obstacle as a function of the mechanical fitness of the upward solution. The purple line is  
697 the logistic fit surrounded by its 95% error bounds (purple area). The average empirical  
698 probabilities of upward extraction (along with their 95% confidence interval), calculated for 10  
699 bins of 0.1, are shown as green dots. The purple line is the logistic fit surrounded by its 95%  
700 error bounds (purple area). The horizontal yellow dashed line shows the value of probability of  
701 upward effective pulls for which equal mechanical work is required to extract the obstacle by  
702 either end of the tube.  $N=579$  pulls.

703

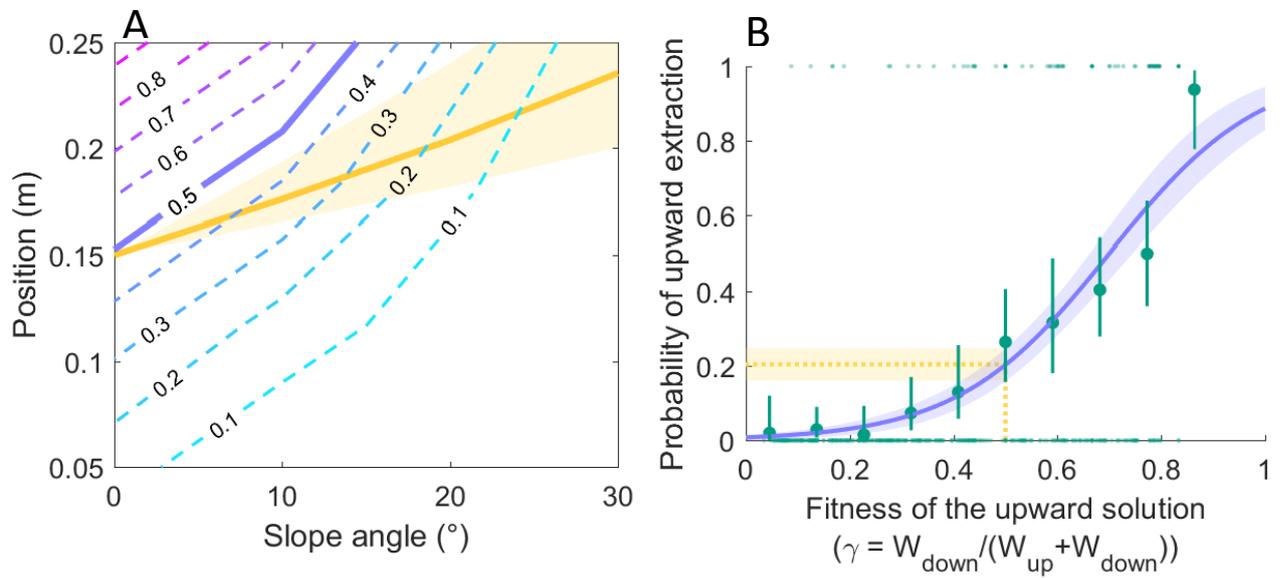
704 **Figure 3.** Kaplan-Meier survival curves of pulling behaviour, partitioned by worker size  
705 category (media/major) and pulling direction (upwards/downwards), as a function of (A) the  
706 time elapsed since the initiation of the pull, (B) the distance travelled while pulling and (C) the  
707 mechanical work achieved. (D) the mechanical work normalized by the mass<sup>2/3</sup> of the workers.  
708  $N = 729$  pulls.

709

710 **Figure 4.** Comparison of the probabilities of upward extraction, calculated from the  
711 experiments and from the results of the simulations, as a function of the distance from the  
712 downward (nest) end of the tube and of its inclination angle. The green dots show the value of  
713 average empirical probabilities (along with their 95% confidence interval) calculated for five  
714 5cm-distance bins. The probabilities calculated in the simulations are shown in purple. 1000  
715 runs of the simulations were achieved for each combination of angle and initial obstacle position  
716 in the tube.

717 **FIGURES**

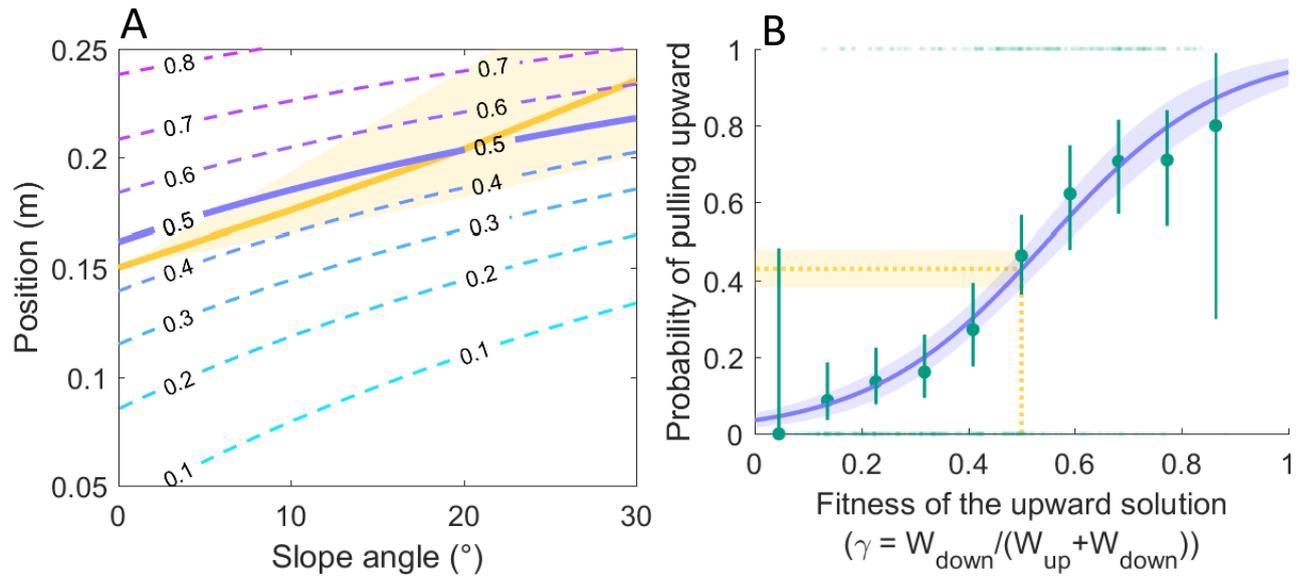
718



719

720

721 Figure 1

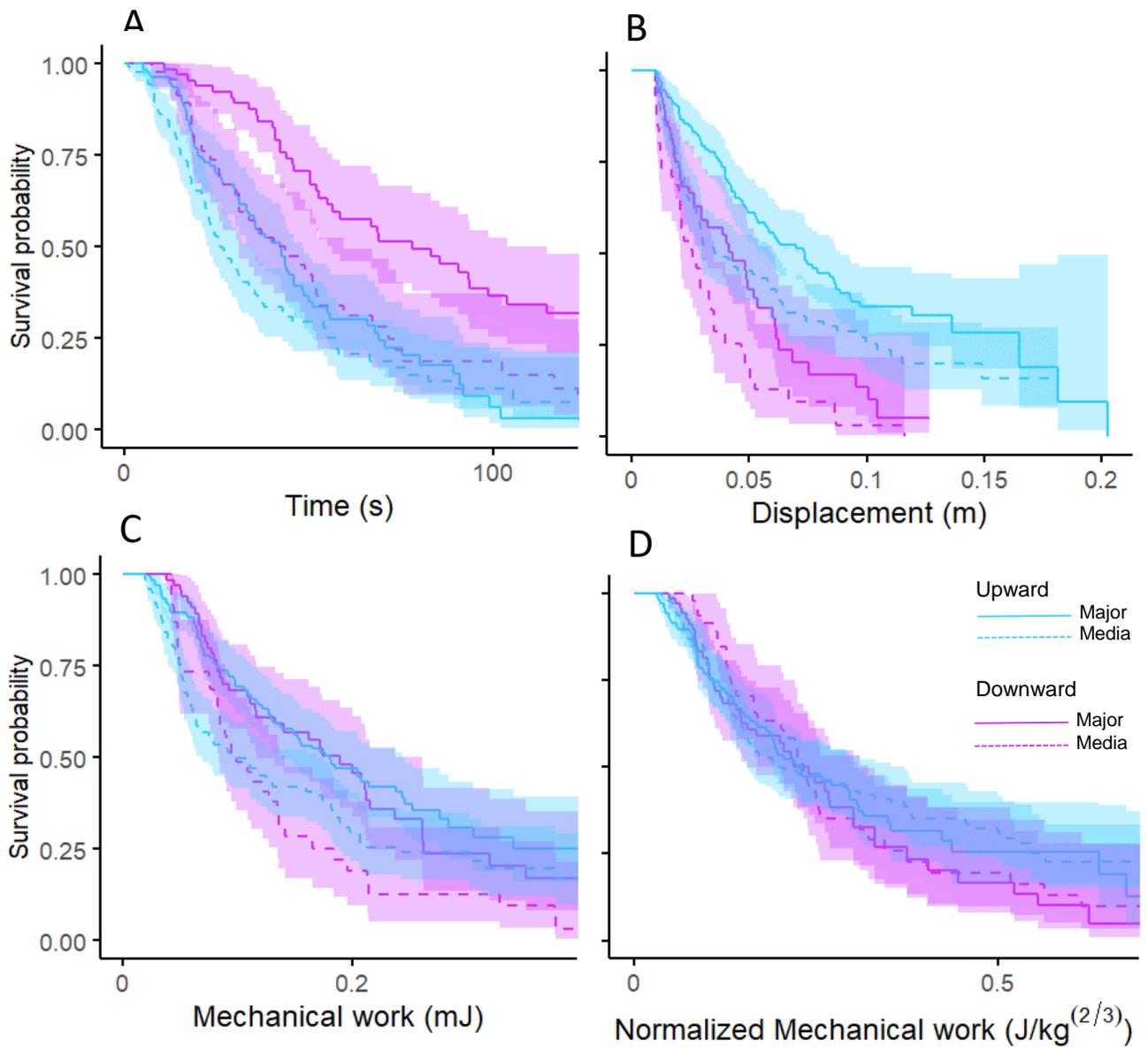


722

723 Figure 2

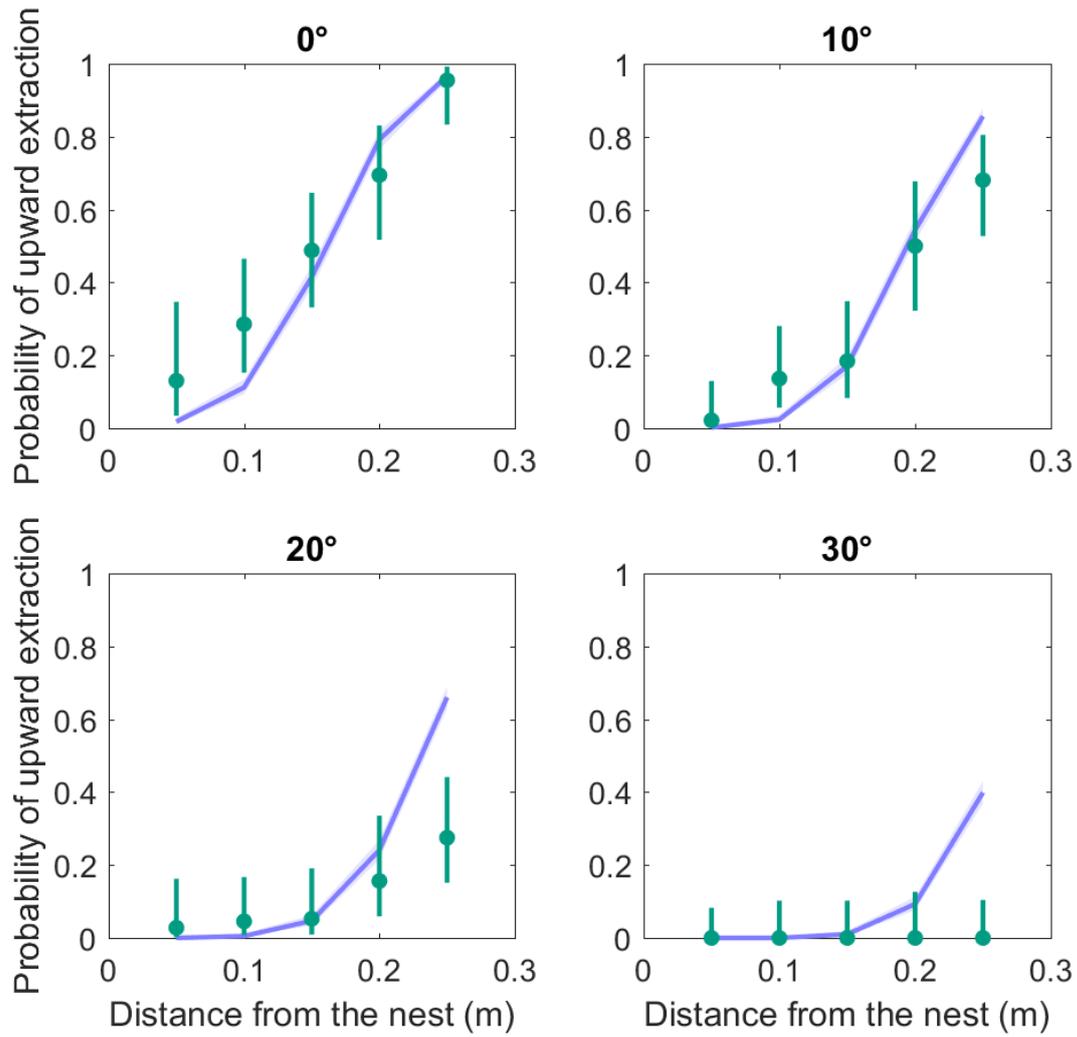
724

725



726

727 Figure 3



728

729 Figure 4

730

# Louis Devers

DOCTORANT · BIOLOGIE QUANTITATIVE

13 rue Bida, 31000 Toulouse

✉ [devers.louis@gmail.com](mailto:devers.louis@gmail.com) | 🏠 <https://deverslouis.wixsite.com/research>

## Éducation

---

### Université Toulouse III Paul Sabatier

DOCTORAT (BIOLOGIE)

- Sujet : "Étude du comportement de transport de charges et de manipulation d'objets par des groupes de fourmis"
- Directeur: Vincent Fourcassié

CRCA-CBI Toulouse

Oct. 2019 - Fev. 2023

### Chalmers University of Technology

MSC COMPLEX ADAPTIVE SYSTEMS (PHYSIQUE APPLIQUÉE)

- Options: Biologie quantitative, théorie des graphes, systèmes dynamiques

Göteborg, Suède

Août 2017 - Juin 2019

### Université de Bordeaux

LICENCE MIASHS (MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES)

- Parcours Sciences Cognitives
- Sujet de projet : "Segmentation d'image par algorithmes de fourmis artificielles"
- Direction : Pierrick Legrand

Bordeaux

Sept. 2015 - Juin 2017

### IUT de Vannes

DUT STID (STATISTIQUES)

- Statistique et Informatiques Décisionnelles

Vannes

Sept. 2012 - Juin 2014

## Expériences professionnelles

---

- 2023-24 **Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (ATER, 1 an)**, Institut de Mathématiques de Toulouse, équipe Statistique et Optimisation, Université Toulouse Paul Sabatier III
- 2018 **Stage de M2 (9 mois)**, "Bio-Inspired Transportation Network Optimization", dirigé par Mark Fricker, Department of Plant Sciences, University of Oxford, Oxford
- 2018 **Stage de M1 (3 mois)**, "Nodes equivalences in Physarum Polycephalum networks", dirigé par Toshiyoki Nakagaki, Hokkaido University, Mathematical and Physical Ethology Lab, Sapporo
- 2016 **Stage de L2 (4 mois)**, "Analysis of the structure of the song of domestic canary", dirigé par Xavier Hinaut, INRIA and IMN, Bordeaux
- 2014 **Stage de fin de DUT (2 mois)**, "Methodology and continuity of the analysis of socioeconomical activity in Eure-et-Loir", Conseil général d'Eure-et-Loir, Chartres

## Publications

---

### SOU MIS

**Devers, Louis Étienne**, Clémentine Cléradin, Gérard Latil, Vincent Fourcassié. 2023. Do ants make energetically optimal transport decisions? The case of gallery clearing in *Messor barbarus* ants. (Animal Behaviour)

### SOU MISSION PROCHAINE

**Devers, Louis Étienne**, Elle Goutorbe, Zoé Semanaz, Vincent Fourcassié. 2023. Should I stay or should I go? How ants' dynamical mandibular grasps behaviour adapts to collective transports efficiency.

## Awards, Fellowships, & Grants

---

2019	<b>Bourse d'étude doctorale</b> , École doctorale SEVAB (17 mois de salaire)	72 510 €
2022	<b>Bourse de mobilité</b> , Société d'Étude du Comportement Animal (SFECA)	150 €
2023	<b>Bourse de mobilité</b> , Société d'Étude du Comportement Animal (SFECA)	150 €
2022	<b>Prix de la meilleure communication orale</b> , Colloque SFECA 2022 Clermont-Ferrand	"Prix castor"
*	<b>Des étudiant.es disant merci à la fin d'un cours</b> , Paul Sabatier	Inestimable

## Presentations

### PRÉSENTATIONS EN COLLOQUES

**SFECA 2023 (talk)**, Prise de décision lors de la désobstruction de galeries souterraines chez la fourmi *Messor barbarus* : les fourmis se comportent-elles de façon optimale ?, Tours

**SFECA 2022 (talk)**, Lâcher ou pas ? Impact de l'avantage mécanique sur les prises de décision des fourmis lors du transport collectif d'objets, Clermont-Ferrand

**Animal Behaviour Live 2022 (online poster)**, Are ants mechanically optimal when they clear their way? a story of millinewtons and joules, en ligne

**SFECA 2021 (talk)**, Prise de décision et travail mécanique lors de la désobstruction de galeries souterraines chez la fourmi *Messor barbarus*, en ligne

### INVITÉ EN SÉMINAIRES

**2022**, Hints of mechanically optimal decision making during gallery clearing in *Messor barbarus* ants, Edinburgh University

## Expériences d'enseignement

2019-2022	<b>Codirecteur d'unité d'enseignement</b> , Modélisation pour L2 Maths, Univ. Paul Sabatier	
2019-2022	<b>Modélisation</b> , L2 Maths, total : 6h de cours magistral, 42h de TP, Univ. Paul Sabatier	51 HeTD
2020-2022	<b>Modélisation mathématiques en biologie</b> , L2 Maths, total : 24h de TP, Univ. Paul Sabatier	24 HeTD
2019-2021	<b>Mathématiques</b> , L1 Science de la Vie, total : 64h de TD, Univ. Paul Sabatier	64 HeTD
2019-2021	<b>Méthodes numériques</b> , L1 Info, total : 24h de TP, Univ. Paul Sabatier	24 HeTD
*	<b>Total</b> , 6h de cours magistraux, 64h de TD, 90h de TP	163 HeTD

## Encadrements

2022	<b>Perrine Bonavita</b> , Étude de la dynamique des réseaux de pistes de phéromones chez les termites	M2 (6 mois)
2022	<b>Molly Dugan</b> , Études de la dynamique du transport collectif chez <i>Aphaenogaster senilis</i>	M1 (3 mois)
2022	<b>Salambo Bajon</b> , Dynamiques de déblaiement d'une piste de fourrage par la fourmi <i>Formica rufa</i>	M1 (3 mois)
2022	<b>Zoe Semanaz</b> , Études de la dynamique du transport collectif chez <i>Aphaenogaster senilis</i>	M1 (6 mois)
2022	<b>Elle Goutorbe</b> , Études de la dynamique du transport collectif chez <i>Aphaenogaster senilis</i>	M1 (3 mois)
2022	<b>Anthony Loddo</b> , Dynamiques de déblaiement d'une piste de fourrage par la fourmi <i>Formica rufa</i>	L2 (3 mois)
2021	<b>Perrine Bonavita</b> , Identification et caractérisation des réseaux de pistes de phéromones chez les termites	M1 (3 mois)
2021	<b>Zoe Bescong-Michel</b> , Études du comportement de prise mandibulaire lors du déblaiement d'une galerie chez <i>Messor barbarus</i>	L3 (3 mois)
2021	<b>Clémentine Cléradin</b> , Analyse du comportement de désobstruction d'une galerie chez <i>Messor barbarus</i>	L3 (3 mois)
2020	<b>Paul-Alain Raynal</b> , Dynamiques de déblaiement d'une piste de fourrage par la fourmi <i>Formica rufa</i>	L2 (3 mois)
2019	<b>Caroline Dherbecourt</b> , Observation du comportement de transport collectif chez <i>Aphaenogaster senilis</i>	L3 (1 mois)

## Partage de connaissances

---

### WORKSHOPS DIRIGÉS

2021	<b>Introduction à la rédaction de rapport : Comment utiliser Zotero, Word et <math>\LaTeX</math>?</b> , Centre de Recherche sur la cognition Animale (CRCA-CBI)	2h
2019	<b>Introduction to report writing : How to efficiently work with Zotero, word and <math>\LaTeX</math>?</b> , Oxford University, Department of Plant Sciences	2h
2019	<b>Introduction to Matlab for biological modeling</b> , Oxford University, Department of Plant Sciences	10h
2018	<b>Introduction to Matlab for biological modeling</b> , Hokkaido University, Physical Ethology Team	15h

### VULGARISATION ET COMMUNICATION GRAND PUBLIC

**Grand oral (2022)**, Hébergé par le Museum d'histoire naturelle de Toulouse, des doctorant.es de tous domaines ont passé un "grand oral" sur leur sujet de thèse devant plusieurs classes de lycéens

**Fête de la science (2022)**, guide de visites du CRCA-CBI

**Film capsule de présentation du CRCA-CBI (2021)**, Co-réalisateur et acteur, coordination des membres du projet

**Déclat (2020)**, Présentation du doctorat à des lycéens

### COMMUNAUTÉS SCIENTIFIQUES

Société Française d'étude du comportement Animal (SFECA, depuis 2019)

Society for Mathematical Biology (SMB, depuis 2019)

International Union for the Study of Social Insects (IUSI, depuis 2020)

International Society for Artificial Life (ISAL, depuis 2016)