

Biomécanique

Transport de charges chez la fourmi

Un résumé de Quentin Ortiz



Préambule

Pour ce projet de biomécanique, j'ai décidé de me pencher sur les fourmis, plus particulièrement sur leur mode de transport. C'est bien connu, les fourmis peuvent transporter jusqu'à des masses 5/10/15 fois supérieures que leurs propres masses. Chez certaines espèces ce rapport est de 100 comme c'est le cas chez les *Oecophylla longinoda*. Je me suis donc posé deux questions. La première est d'où provient leurs forces ? Et la deuxième est pourquoi il n'existe pas de fourmi plus grosse ?

Introduction

Pour ce projet j'ai choisi une thèse réalisée à Toulouse à l'UPS (Université Paul Sabatier) par Hugo Merienne intitulé *Biomécanique et énergétique de la locomotion et du transport de charge chez la fourmi*. Pour être en accord avec les notions abordés en cours, nous allons essayer de répondre au mieux à la deuxième question ici et traiterons la première question dans un rapport ultérieur.

On peut distinguer 4 thèmes abordés dans la thèse de Mr.

Merienne :

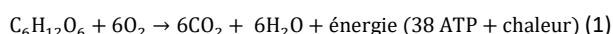
- La cinématique
- La dynamique
- L'énergie
- Le coût métabolique

Ainsi nous allons nous intéresser aux deux derniers thèmes et compléter avec de la documentation extérieure. L'objectif c'est d'évaluer les fourmis selon leurs tailles. Une bonne approche est de regarder le rapport entre l'énergie qu'une fourmi apporte à la colonie et l'énergie qu'elle dépense pour faire cela.

On va donc d'abord s'intéresser au coût métabolique et voir en quoi cela va nous aider dans notre démarche. Puis nous parlerons des résultats obtenus lors des expérimentations de la thèse et les conclusions qu'on peut en tirer. Nous parlerons après d'autres facteurs qui influent sur la taille des fourmis.

Coût et taux métabolique

Tout corps vivant a besoin d'énergie pour pouvoir subsister et cette énergie est puisée dans les aliments qu'on ingère. Pour étudier ce qu'un corps consomme en énergie, une des méthodes consiste à s'intéresser à la consommation d'oxygène. Si les êtres vivants respirent c'est pour pouvoir réaliser le processus d'oxydo-réduction de la respiration cellulaire (1). Lors de ce processus, les nutriments (glucides, peptides, lipides) sont oxydés avec du dioxygène produisant du CO₂, de H₂O de l'énergie. Cette énergie est utilisée pour produire de l'ATP (adénosine-triphosphate) et de la chaleur. (La production d'ATP se met en place dans le cycle de Krebs que nous ne détaillerons pas ici).



Ainsi en mesurant la quantité de CO₂ ou de O₂ en entrée et en sortie d'un système contrôlé on peut mesurer avec une précision satisfaisante la quantité d'énergie consommée par un individu. Un tel système s'appelle une chambre respirométrique.

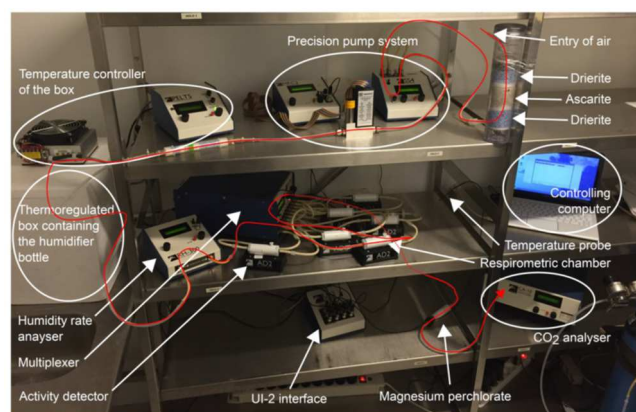


Figure 1 : Photo du système expérimental. Le trait rouge correspond au trajet de l'air traversant une des chambres respirométriques

Le taux métabolique Y [J.s⁻¹] est la quantité d'énergie dépensée ramenée par unité de temps lors d'une activité. Le coût métabolique E [J] quant à lui, est la quantité d'énergie dépenser pour une activité donnée.

$$E = Y * t$$

On parle de taux métabolique spécifique Y_s [J.s⁻¹.kg⁻¹] quand Y est ramenée par unité de masse.

Reprenons notre chambre respirométrique et maintenant mettons y une fourmi. Pour mesurer le coût métabolique d'une activité, il faut connaître trois données : la quantité de CO₂ en entrée, en sortie et la nourriture. En connaissant la nourriture que consomme notre fourmi, on connaît la réaction s'opérant lors de la respiration cellulaire. Et en connaissant la quantité de CO₂ produit, on connaît la quantité d'énergie pour réaliser l'activité. En faisant donc la différence entre la quantité de CO₂ en entrée et celle en sortie on a notre quantité de CO₂ produit. Prenons comme exemple l'oxydation du glucose. On sait qu'on produit 38 moles d'ATP dans un cas idéal et 1 ATP correspond à 31 kJ.mol⁻¹ (qu'on notera ATP). On cherche d'abord la quantité de moles de CO₂ présent avec la loi des gaz parfaits (2). Ensuite le nombre de moles de glucose consommé (3). Puis on cherche le nombre de moles d'ATP produit (4). Enfin on multiplie ce dernier par l'énergie par mole d'un ATP (5)

$$n_{CO_2 tot} = \frac{PV}{RT} \quad [\text{mol}] \quad (2)$$

$$n_{glucose tot} = \frac{n_{CO_2 tot}}{n_{CO_2}} = \frac{1}{6} n_{CO_2 tot} \quad [\text{mol}] \quad (3)$$

$$n_{ATP tot} = \frac{n_{glucose tot}}{n_{glucose}} * n_{ATP} = \frac{1}{6} n_{CO_2 tot} * 38 = \frac{19}{3} n_{CO_2 tot} \quad [\text{mol}] \quad (4)$$

$$E_{tot} = n_{ATP tot} * ATP = \frac{19}{3} n_{CO_2 tot} * 31.10^3 \quad [J] \quad (5)$$

$$E_{tot} = 31.10^3 * \frac{19}{3} * \frac{PV}{RT}$$

Pour un volume d'1 mL de CO₂ à une pression de 1 Bar et une température de 27°C, on a :

$$E_{tot} = 31.10^3 * \frac{19}{3} * \frac{10^5 * 10^{-6}}{8,314 * 300} = 7,87 J$$

On va d'abord réaliser un test où la fourmi est inactive, noté E_0 . Puis un deuxième test où la fourmi n'a pas de charge pour connaître l'énergie (surplus) qu'elle dépense juste en marchant, noté $E_{+,U}$:

$$E_{+,U} = E_{measured,U} - E_0 \quad [J]$$

Un troisième test est réalisé où elle est chargée, noté $E_{S,L}$:

$$E_{+,L} = E_{measured,L} - E_0 \quad [J]$$

La somme de ces deux mesures d'énergie nous donnera le coût en énergie du transport de charge d'une fourmi, qu'on notera E_s :

$$E_s = E_{+,U} + E_{+,L}$$

Analyse des résultats des expérimentations

Avant d'analyser les résultats, il faut pouvoir les exploiter, et cela passe par de la manipulation d'équation. On introduit le taux de charge LR (Load Ratio) qui est le quotient de la masse de la fourmi m additionnée à la masse transportée m_{load} par la masse de la fourmi.

$$LR = \frac{m + m_{load}}{m}$$

Ensuite on introduit le taux énergétique net ζ qui correspond au taux auquel une fourmi pratiquant une activité de fourragement (chercher une graine) donnée apporte (si ce taux est positif) de l'énergie à la colonie :

$$\zeta = \frac{E_C^F - E_+^F}{t^F} \quad (6)$$

Avec E_C l'énergie contenue dans la graine et t le temps pour réaliser l'activité. Un exposant F (Field) a été rajouté en référence à l'activité de fourragement réalisée sur le terrain, en opposition à L (Laboratory) l'activité réalisée en laboratoire. Pour la suite, faisons l'hypothèse que les données en laboratoire correspondent aux données sur le terrain.

$$X^L = X^F$$

On peut après exprimer E_C en fonction de LR, de la masse de la fourmi m et de la valeur énergétique par unité de masse de la graine C :

$$E_C = m_{load} C$$

$$E_C = C(m + m_{load} - m)$$

$$E_C = mC(LR - 1)$$

On continue avec E_{su} en l'exprimant par rapport au taux métabolique. Le coût métabolique d'une activité est égal au taux métabolique lors de l'activité moins le taux métabolique au repos multiplié par le temps pour réaliser l'activité :

$$E_{+,X} = m * \left(\int_0^t Y_{S,X}(m, v(m, t), t) dt - Y_{S,0}(m) * t \right)$$

Ainsi on exprime le taux métabolique spécifique lors d'une activité en fonction de la masse de la fourmi, de sa vitesse et du temps. Pour simplifier on réalise les hypothèses suivantes :

- La variation de la masse de la fourmi lors de l'activité est négligeable
- On ramène la vitesse de la fourmi à une moyenne sans prendre en compte les variations dans le temps (régime stationnaire)
- On suppose que la fatigue musculaire, si elle existe, n'a pas d'incidence sur le taux métabolique

On a maintenant les vitesses et les taux métabolique qui dépendent juste de la masse de la fourmi ($Y_S(m)$ et $v(m)$). On exprime le temps en fonction de la vitesse et de la distance parcouru et enfin on incorpore tout cela dans (6) :

$$t = \frac{d}{v} \quad \text{et} \quad t = t_U + t_L$$

$$\Rightarrow t = \frac{d_U}{v_U(m)} + \frac{d_L}{v_L(m)}$$

Or $d_U = d_L = d$

$$\Rightarrow t = d \left(\frac{1}{v_U(m)} + \frac{1}{v_L(m)} \right)$$

$$\zeta = \frac{mC(LR - 1) - mt_U(Y_{S,U} - Y_0) - (m + m_{load})t_L(Y_{S,L} - Y_0)}{d \left(\frac{1}{v_U(m)} + \frac{1}{v_L(m)} \right)}$$

$$\Rightarrow \zeta = \frac{\frac{C}{d} (m(LR - 1)) - m \left(\frac{Y_{S,U} - Y_0}{v_U(m)} + \frac{LR * Y_{S,L} - Y_0}{v_L(m)} \right)}{\left(\frac{1}{v_U(m)} + \frac{1}{v_L(m)} \right)}$$

Considérer la masse de la fourmi constante se révèle ne pas être exacte, car la fourmi se dessèche. Ainsi on considère la masse comme étant la masse initiale fraîche. Le doctorant et son équipe ont ainsi regardé la proportion de masse perdu lors d'une expérience de déshydratation des fourmis. Pour les expériences dans les chambres respirométriques, une humidité de 67% est gardé tout le long pour réduire les pertes de masse des fourmis. De plus, si une fourmi mourait lors de l'expérience, les résultats jusqu'à une heure avant son décès n'étaient pas gardés. Les expériences ont été menées sur deux colonies différentes à deux températures différentes (27°C et 34°C).

Des mesures de vitesses de fourmi sans charge ont donné :

$$v_U(m) = 29,08 \pm 4,47 \text{ mm.s}^{-1}$$

Un modèle linéaire a été utilisé pour obtenir la vitesse de la fourmi avec charge :

$$v_L = 31,61 - 0,1854 * m - 28,91 * \log_{10} LR \quad [\text{mm.s}^{-1}]$$

Lors de l'expérience sur la déshydratation, les fourmis étaient privées de sources d'eau pendant six heures, ainsi les fourmis se desséchaient et perdaient de la masse (Figure 3).

Cette perte était proportionnellement plus importante pour les petites fourmis alors même que la proportion totale de masse sèche était la même pour toutes les tailles de fourmis.

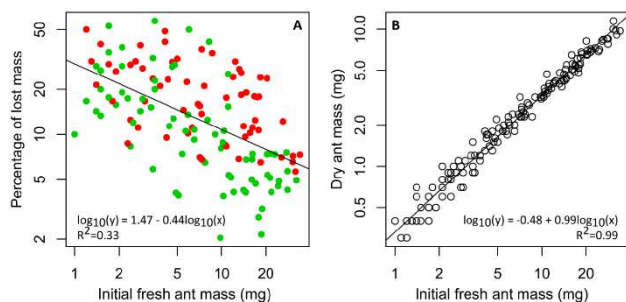


Figure 2 : Variation de la masse de la fourmi. A : Variation du pourcentage de masse perdue durant les six heures de l'expérience à 27°C (en vert) et 34°C (en rouge) en fonction de la masse fraîche initiale de la fourmi. B : Variation de la masse sèche de la fourmi en fonction de sa masse fraîche initiale.

Pour la suite des graphiques, on va voir l'influence de paramètres sur le taux métabolique d'abord pour des fourmis non chargées, puis chargée.

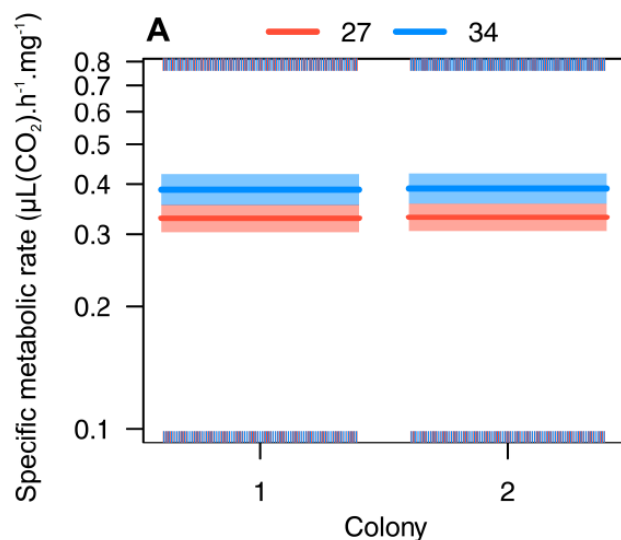


Figure 3 : Effets de la colonie sur le taux métabolique spécifique des fourmis non chargées.

On remarque que le taux métabolique augmente avec la température et que les résultats sont similaires selon les deux colonies.

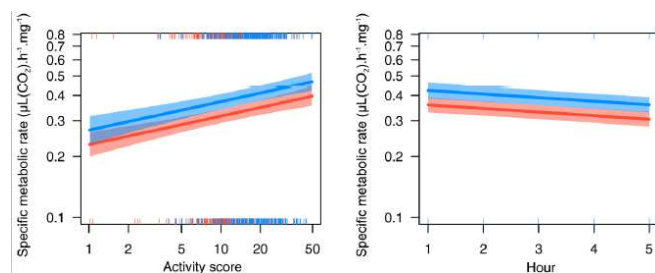


Figure 4 : Effets du score d'activité et du temps écoulé depuis le début de l'expérience sur le taux métabolique spécifique des fourmis non chargées.

On remarque que plus une fourmi est active, plus le taux métabolique spécifique augmente. Et que le taux métabolique diminue avec le temps.

Intéressons-nous maintenant au voyage avec charge :

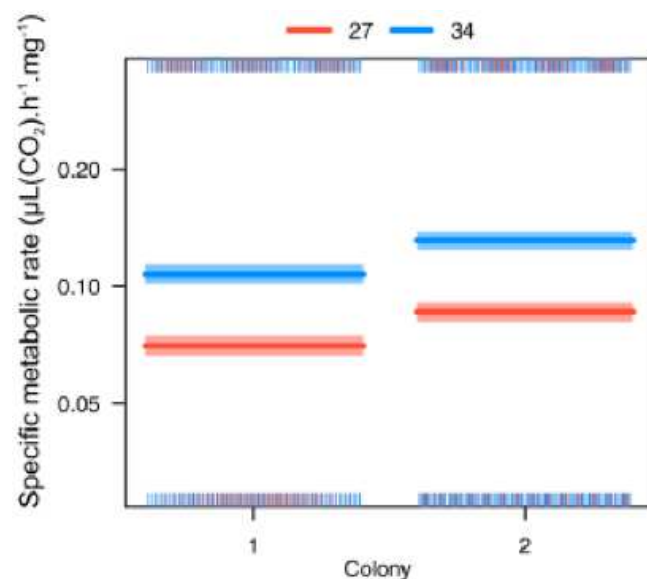


Figure 5 : Effets de la colonie sur le taux métabolique spécifique des fourmis chargées.

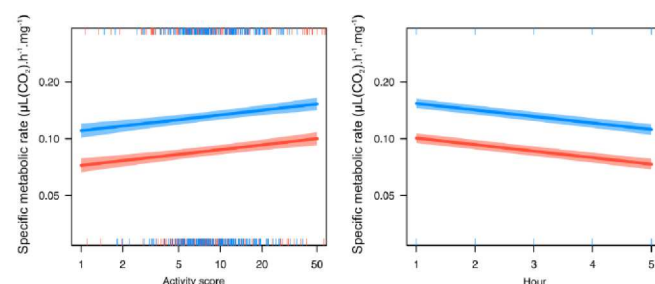


Figure 6 : Effets du score d'activité et du temps écoulé depuis le début de l'expérience sur le taux métabolique spécifique des fourmis chargées.

On réalise les mêmes conclusions avec comme différence, qu'on voit bien l'impact de la température sur le taux métabolique.

Maintenant, analysons trois courbes qui (selon moi) vont nous donner un élément de réponse. Avant cela, parlons de la loi de Kleiber. Cette loi nous montre que le taux métabolique Y est proportionnel à la masse puissance $\frac{3}{4}$. Ramené par unité de masse, cela nous donne :

$$Y = m^{\frac{3}{4}}$$

$$Y_s = m^{-\frac{1}{4}}$$

Le taux spécifique est une fonction décroissante par rapport à la masse.

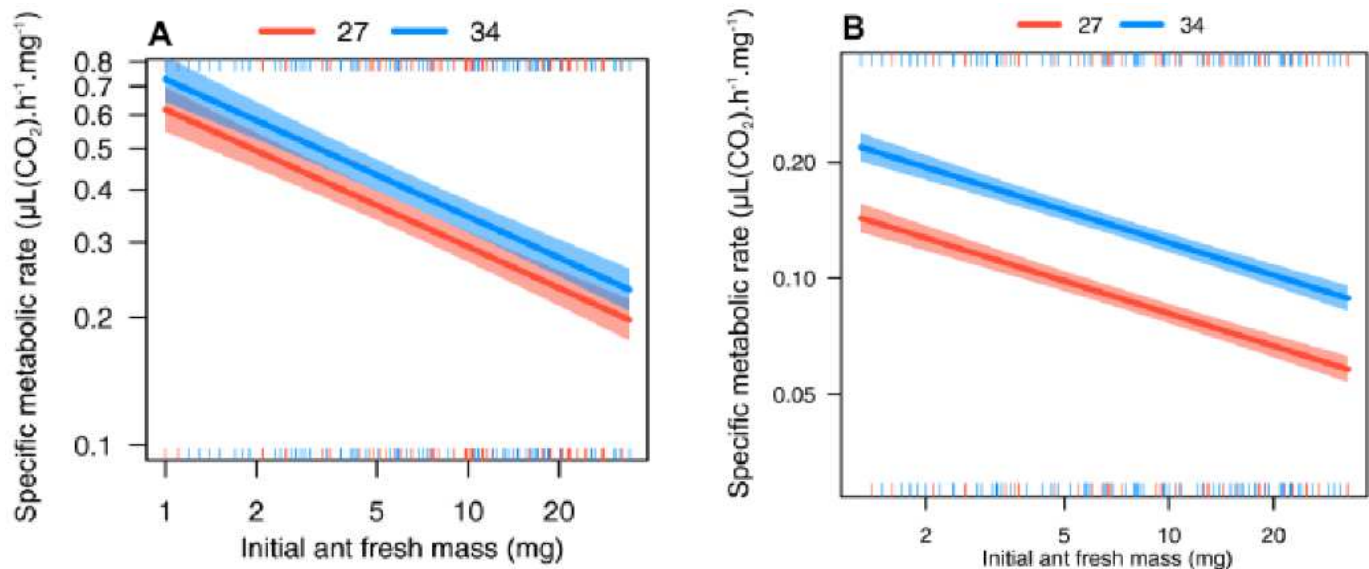


Figure 7 : Effets de la masse sur le taux métabolique spécifique des fourmis non chargées (A), et chargées (B).

On voit bien sur ces deux graphiques cette décroissance du taux métabolique selon la masse.

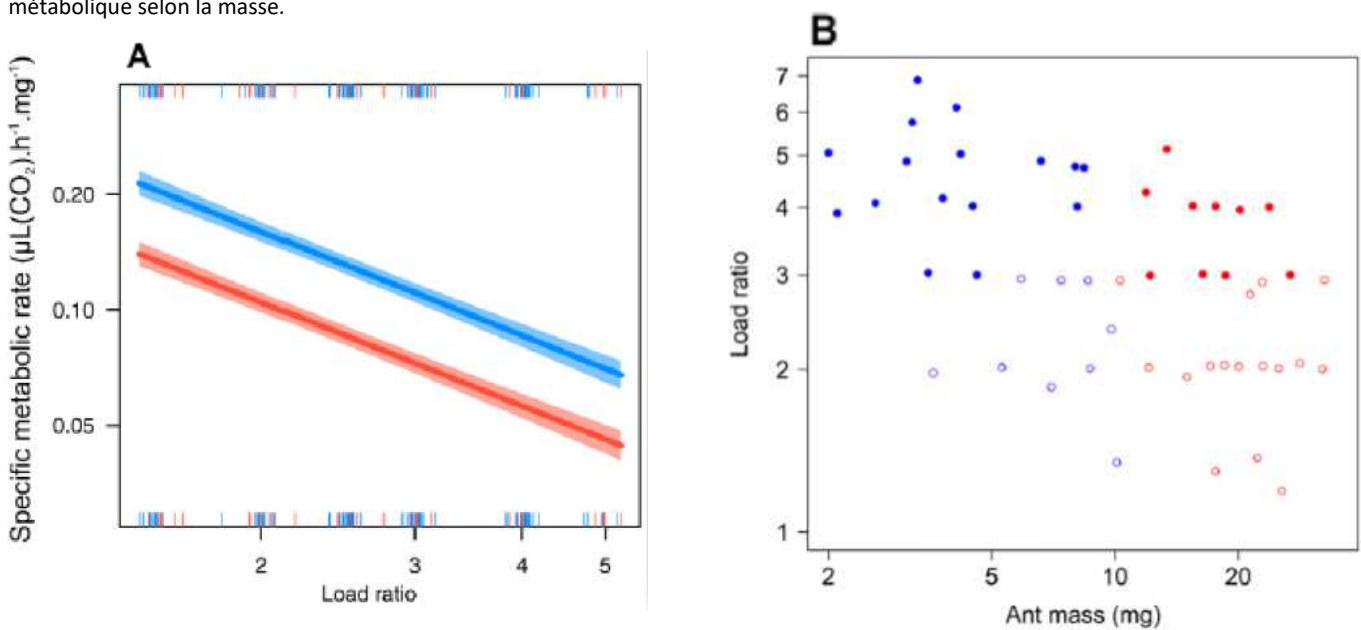
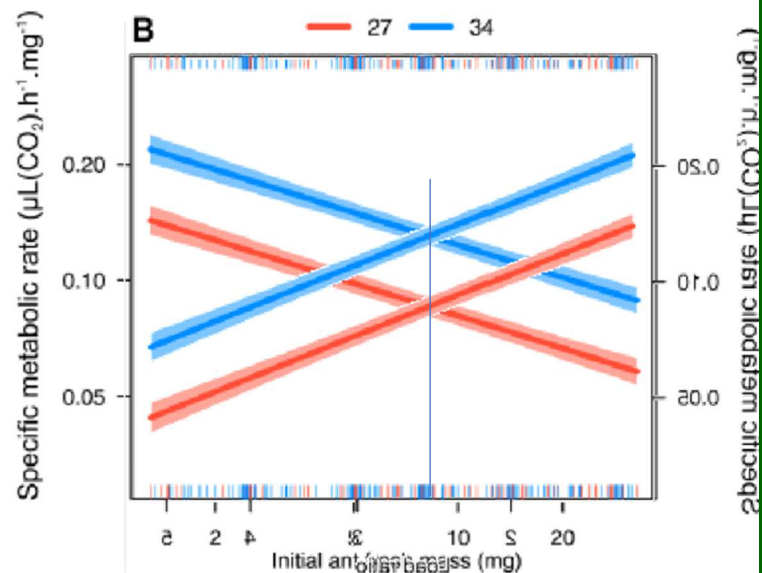
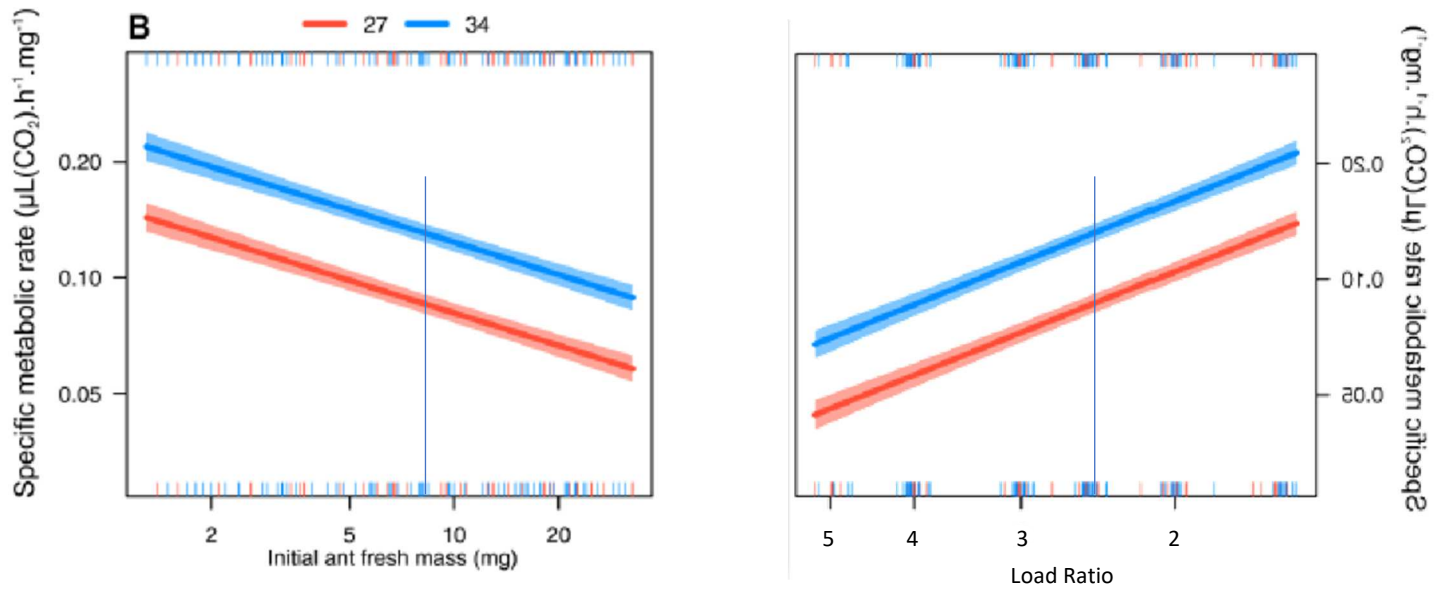


Figure 8 : Effets du taux de charge sur le taux métabolique spécifique des fourmis chargées (C), et le taux de charge selon la masse

On observe sur le graphique 8.A que le taux métabolique spécifique diminue avec le Load Ratio. Donc pour une même graine, une petite fourmi va avoir un coût métabolique moins important qu'une grosse fourmi. Or sur la figure 8.B on voit que les petites fourmis sont reliées aux plus grands taux de charge. Pour la suite, je propose une analyse personnelle en superposant le diagramme 7.B avec la courbe inversé 8.A. En réalisant cela, je dit, pour une masse de graine donné, que l'intersection des courbes se trouve être la masse d'une fourmi avec un minimum de taux métabolique spécifique pour un taux de chargement optimal. Nous obtenons une droite passant par ces deux croisements de courbes :





On a donc une masse de 8,67 mg pour un ratio de 2,52.

Bien sûr, ce n'est pas suffisant pour donner le modèle idéal d'une fourmi, car il manque le paramètre de la distance de parcours. Ainsi avec les mesures réalisées en laboratoire on exprime la masse optimale, le taux de charge optimal et le taux énergétique net selon la masse de la charge et C/d [$\text{J} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$] (L'énergie massique d'une graine divisée par la distance $d=d_U=d_L$) :

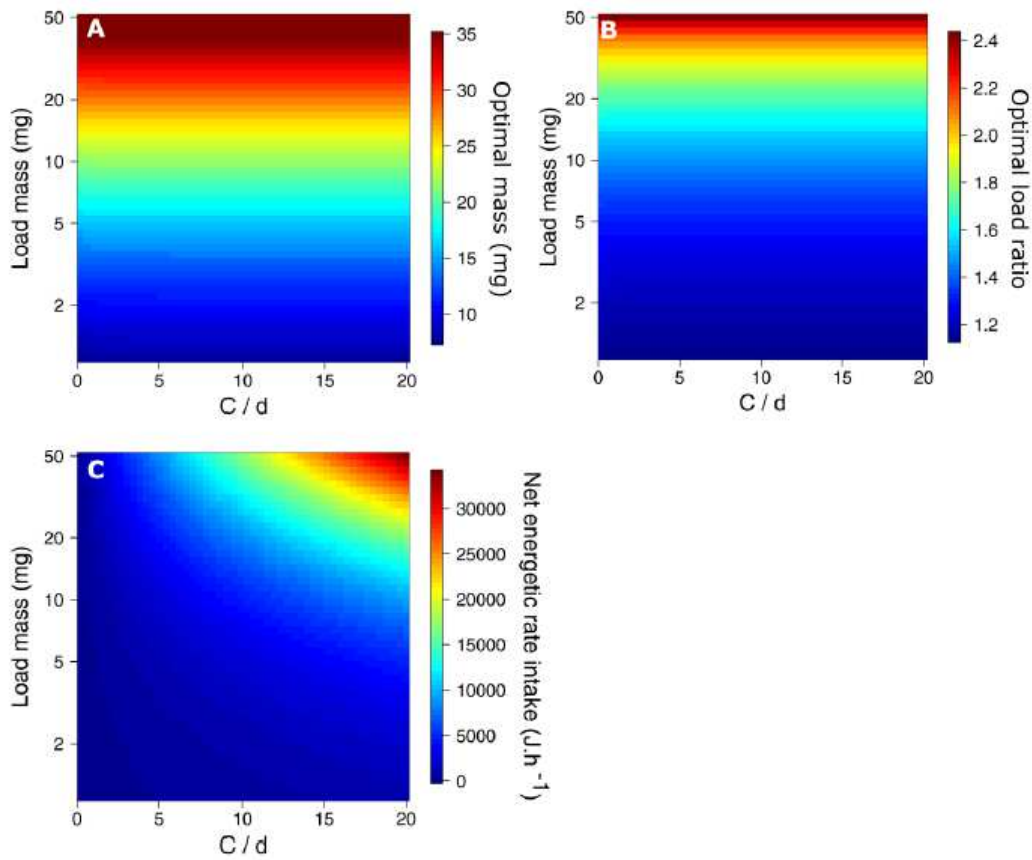


Figure 8 : Masse de la fourmi maximisant le taux énergétique net (A), du LR correspondant (B) et la valeur de ce taux associé (C) en fonction du paramètre caractérisant le fourragement C/d (en $\text{J} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$) et de la masse de la charge (mg)

Au final on voit bien que plus la fourmi est grosse plus elle a intérêt à transporter les charges les plus lourdes sur les plus longues distances, et c'est ce qui est observé. En effet, les plus petites fourmis ont tendances à laisser les charges lourdes pour les plus grosses. Il y a bien une corrélation entre la masse de la fourmi et la masse des charges. Mais des observations ont montrées que dans le cas le plus défavorable l'énergie dépensé est 100 fois inférieur à l'énergie apporté. On peut donc négliger celui-ci et le taux énergétique net ce réécrit :

$$\zeta = \frac{\frac{C}{d} * m}{\frac{v_L}{v_U} + 1} * v_L$$

Il pourrait être intéressant par la suite de regarder l'évolution du taux métabolique spécifique en fonction de la température, car on a pu constater que cela avait une influence significative lors du transport de charge.

Pour conclure sur les résultats, on a montré qu'on pouvait déterminer la taille d'une fourmi idéale, mais que cela ne prenait pas en compte la distance parcourue par la fourmi. En effet, plus une fourmi porte une charge importante, plus elle fatigue. Néanmoins, il a été observé chez beaucoup d'espèces de fourmi que les plus petites restent proches du nid, et le travail de fourrage est laissé au plus grosse. Ce qui correspond d'après nos observations des résultats à une maximisation du taux énergétique. Et les fourmis doivent choisir le couple masse de la graine / vitesse en locomotion chargée le plus adapté. Ainsi, s'il existait une fourmi plus grosse que celle que l'on peut trouver aujourd'hui, cette espèce devra trouver une autre solution pour maximiser ce taux, alors il semble que sa force ne soit plus seul facteur décisif sur les proportions de celle-ci.

Autres facteurs d'influence sur la taille des fourmis

La taille des fourmis dépend aussi du milieu dans lequel elles ont évolué et de leurs régimes alimentaires. Ainsi, certaines espèces ont des mandibules plus développées et d'autre ont la capacité d'injecter du venin. Des espèces vivent avec un climat frais et sec, tandis que d'autres vivent avec un climat chaud et humide.



Figure 9 : *Solenopsis invicta* (fourmi de feu) mesurant entre 2 et 6 mm originaire d'Amérique du Sud



Figure 10 : *Dinoponera* mesurant entre 2 et 4 cm originaire d'Amérique du Sud

De plus, les fourmis utilisent la respiration par diffusion (*Trachée des insectes*, Sbai & Labrid, 2023), et cette méthode limite la taille des insectes. On pourrait imaginer une fourmi avec un système musculaire pour la respiration, mais cela ne fera qu'augmenter le taux métabolique basal.