

ARTICLE ORIGINAL

Orientation et apprentissage chez une fourmi polymorphe : *Camponotus aethiops* (*Hymenoptera* : *Formicidae*)¹

par

S. AL HADDAD² et B. DELAGE-DARCHEN²

SUMMARY : Orientation and learning of *Camponotus aethiops* ant polymorphs : *Hymenoptera* : *Formicidae*.

Hungry ants deposited on an isotropic circular arena, had to look for honey (the target). During the two first experiments, they had to find their food at random. During the next ones, they had to adjust their behavior to this situation in correlation to a black landmark. We have specially studied :

1. The changes of ants behavior after the introduction of the landmark ;
2. The evolution of learning during the successive experiments.

We have collected two types of data :

- a. The direction of the trips (angles) from the starting point ;
- b. The coordinates of the displacements.

We have used different statistical tests (circular statistics, variance analysis). We are able to conclude that :

— The visual orientation of *Camponotus aethiops* is performed by data correlated to the landmark, memorized and adjusted to the environment by an increasing feed back.

This learning is characterized by :

1. Best trip orientations from the starting point ;
2. Shorter trips ;
3. A speed up, at least during the three first trips.

— This learning is greatly disturbed by any landmark move.

— At last, we have clearly shown the different performances of two morphs (« minor », « major ») living in *Camponotus aethiops* populations.

Key-words : *Camponotus aethiops*, ant, visual orientation, polymorphism.

¹ Manuscrit reçu le 18 mai 1994 ; accepté le 15 juillet 1994.

Ce travail a été réalisé dans l'équipe de Monsieur Jean-Pierre SUZZONI que nous remercions pour son aide et ses conseils (Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 TOULOUSE Cedex, France).

² Ecole d'Apiculture Tropicale, Université Paris VI, 13 rue de la République, F-24620 LE BUGUE, France.

RÉSUMÉ

Cette expérimentation concerne les modalités de l'orientation visuelle chez *Camponotus aethiops*. A cette fin, nous avons utilisé une arène circulaire isotrope sur laquelle les insectes affamés venaient chercher leur nourriture, et un repère mobile introduit sur le dispositif à la 3^{ème} expérience. Nous avons spécialement étudié :

1. Le rôle du repère dans la recherche de la nourriture ;
 2. L'évolution de l'apprentissage au cours de chaque série expérimentale.
- Les données recueillies sont de deux types :
- a. La direction première de chaque trajet parcouru par les fourmis ;
 - b. Les relevés des trajets.

Les résultats sont interprétés à l'aide de plusieurs tests statistiques (statistiques circulaires, analyse de variance). Les résultats obtenus amènent à conclure que :

— Le comportement d'orientation visuelle de *Camponotus aethiops* est basé sur des informations mémorisées en fonction du repère qui conduisent à un apprentissage. Celui-ci se traduit, en effet, par une amélioration notable des performances des ouvrières entre le premier et le 5^{ème} trajet : la direction première est de plus en plus orientée vers la cible (nourriture), la longueur du trajet est plus courte et la vitesse est réduite jusqu'au 3^{ème} trajet.

— Le changement de la position du repère visuel modifie considérablement les performances acquises lors des 5 trajets effectués auparavant.

— Nous avons enfin mis en lumière l'influence du fort polymorphisme de cette fourmi sur les performances dans ces mêmes conditions expérimentales.

Mots-clés : *Camponotus aethiops*, fourmi, orientation visuelle, polymorphisme.

Introduction

L'orientation chez les fourmis résulte d'un processus complexe faisant appel à des mécanismes différant d'une espèce à l'autre. Chez la plupart des espèces, plusieurs types de repères jouent un rôle important dans l'orientation. Leur utilisation dépend :

— **De l'expérience individuelle des fourmis** : certaines fourmis utilisent simultanément plusieurs repères (*integrated navigation* : SUDD, 1967 et SCHNEIRLA, 1954). Prenons l'exemple de *Formica nigricans* : BEUGNON et FOURCASSIE (1988), montrent l'utilisation simultanée de tous les repères disponibles au moment où se déroule l'orientation.

Chez d'autres espèces, il y a substitution des stimulations (*substitution of stimuli* : VOWLES et JANDER, 1963). Chez *Formica inserta*, SCHNEIRLA (1954) montre que l'apprentissage d'un labyrinthe dépend de l'emplacement de la source lumineuse, mais il est facilité par les repères chimiques et tactiles.

Chez d'autres espèces, les meilleures performances sont obtenues en présence de deux types de repères visuels et chimiques disposés de manière concordante (SUZZONI *et al.*, 1990 sur *Camponotus aethiops*).

— **Des caractéristiques de l'environnement** : DUELLI (1973) montre chez *Cataglyphis bicolor* que la nuit, en absence de la lune, la fourmi s'oriente par rapport à la direction du vent alors que, le jour, elle utilise le soleil et des repères terrestres (WEHNER *et al.*, 1970).

Camponotus aethiops, que nous étudions ici est une fourmi terricole, abondante dans le midi de la France. Son nid est toujours souterrain. Elle a des affinités calcicoles. C'est une espèce monogyne. Les ouvrières qui patrouillent individuellement sont capables de retrouver l'entrée de leur nid grâce à des repères olfactifs qu'elles déposent lors du fourragement, à une distance du nid égale à peu près à 40 cm (SUZZONI *et al.*, 1990). Mais on a montré qu'elles utilisent indubitablement des repères visuels terrestres. Cependant, ceux-ci ne semblent être efficaces que lorsqu'ils sont placés latéralement (LAFFORT *et al.*, 1989), ce qui exclut l'influence de l'ombre produite par les fondaisons. Pourtant il s'agit d'une fourmi nocturne-crêpusculaire, active de 17 h à 5 h (BARONI URBANI, 1978 et DELALANDE, 1984). Si on suppose que les repères visuels terrestres jouent un rôle essentiel dans l'orientation diurne, on ignore quels types de repères utilise cette espèce dans l'orientation nocturne à longue distance.

Ces observations sur l'orientation visuelle de *Camponotus aethiops* sont à mettre en parallèle avec des expériences sur le grillon domestique où il est montré que l'utilisation d'une forme visuelle déclenche une réponse orientée, en l'absence complète de mouvement relatif entre l'objet et le sujet. Seul le caractère spatial de la configuration peut être pris en compte (CAMPAN *et al.*, 1976). Dans ce cas, des processus cognitifs sont impliqués dans l'activité de l'orientation : le comportement fait donc intervenir des informations mémorisées. COSENS et TOUSSAINT (1985) ont d'ailleurs montré que les ouvrières de *Formica aquilonia* peuvent construire une image mentale ou acquérir une connaissance spatiale de l'environnement.

Or, peu d'études ont été réalisées concernant l'apprentissage des repères visuels au niveau individuel. Cette étude s'avère indispensable pour comprendre comment les ouvrières de *C. aethiops* arrivent peu à peu à obtenir une représentation de l'espace dans lequel elles évoluent. De plus, le polymorphisme présenté par cette espèce permet de comparer les capacités d'apprentissage entre ouvrières de différentes sous-castes.

Matériel et méthodes

1. Les fourmis

Pour cette étude nous avons utilisé des fourmis provenant d'un élevage maintenu au laboratoire.

Le polymorphisme des ouvrières de cette espèce est bimodal ; nous avons utilisé dans nos expériences des individus appartenant aux deux sous-castes « minor » et « major » en les marquant après avoir vérifié qu'ils étaient bien représentatifs de la sous-caste considérée.

2. Le dispositif expérimental

Il est constitué d'une arène circulaire de 84 cm de diamètre, percée en son centre d'un orifice par lequel les ouvrières peuvent y accéder grâce à un tube en plastique. Toutes les fourmis sont introduites dans le tube plastique (à l'aide d'une pince) relié au centre de l'arène. Cette arène est dépourvue de repères apparents, mis à part 5 cercles concentriques tracés discrètement sur un bristol

blanc, permettant d'apprécier le déplacement de l'ouvrière. Une tente de tissu plastique blanc coiffe l'arène, masquant tous les repères externes au dispositif. Au-dessus de la tente est fixé un camescope enregistrant des trajets et relié à un moniteur qui permet de suivre le déroulement des expériences lors de l'enregistrement (**fig. 1**).

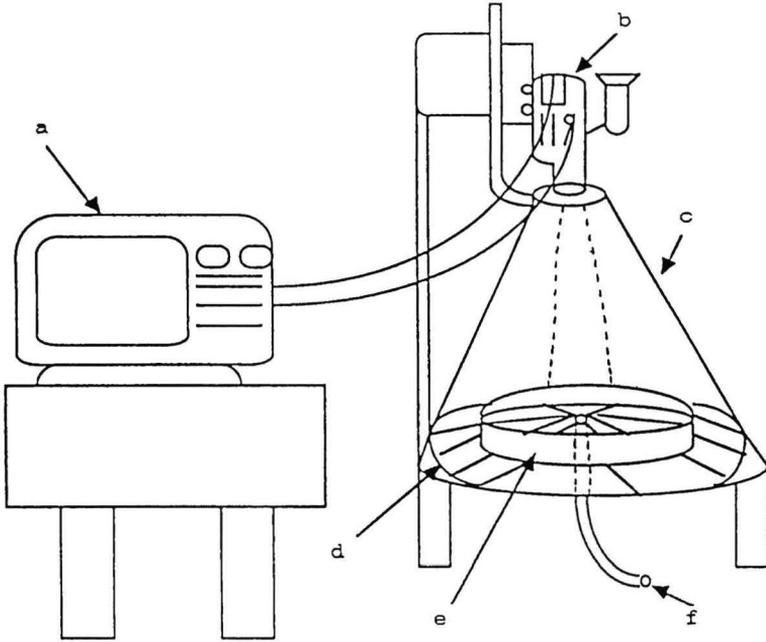


Fig. 1. Dispositif expérimental.

Légendes :

- a = Moniteur (Télévision) ;
- b = Camescope ;
- c = Tente ;
- d = Arène ;
- e = Cyclindre en carton ;
- f = Tube en plastique.

Fig. 1. Experimental item.

Legends :

- a = Television ;
- b = Videocamera ;
- c = cover ;
- d = Arena ;
- e = Carton cylinder ;
- f = Plastic tube.

3. Situations expérimentales

Lors de chaque expérience, l'arène circulaire est nettoyée à l'alcool pour éliminer toute trace odorante que pourrait laisser la fourmi. Notre expérimentation s'est déroulée dans l'ordre chronologique suivant :

3.1. Expérience de contrôle

Aucun repère ne se trouve dans le dispositif expérimental.

3.2. Expérience témoin

Aucun repère ne se trouve dans le dispositif expérimental mis à part 4 coupelles en plastique transparent déposées selon les branches d'une croix à la périphérie de l'arène. Chaque coupelle contient une capsule dont une seule contient du miel : les 3 autres sont vides mais colorées identiquement à la première.

3.3. Expérience d'orientation et d'apprentissage

(Dispositif identique à 3.2 : Expérience témoin). Une repère visuel constitué par une bande de papier noir de 1 cm de large représentant une largeur angulaire de 10° depuis le centre de l'arène. Ce repère est placé latéralement (vu du trou d'accès) au voisinage de la capsule de miel et faisant un angle de 10° par rapport à celle-ci.

Dans les trois situations, le test est effectué sur 20 « minors » et 20 « majors » ; les ouvrières sont suivies individuellement.

4. Analyse des données

4.1. Trajets

Les trajets sont dessinés à l'aide d'un transparent fixé sur l'écran de télévision, en passant le film image par image. Ils sont ensuite analysés, retranscrits sous forme de coordonnées orthonormées, puis stockés sur disquette, grâce à une table à digitaliser couplée à un ordinateur (Apple 2).

Pour chaque fourmi, l'expérience a été répétée 6 fois. Au total 240 trajets ont été obtenus concernant l'expérience d'apprentissage et d'orientation, ce qui nous permet de comparer minors-majors dans les deux situations différentes :

1. Repère constitué par une bande noire verticale présente dans l'arène pour un certain nombre de trajets aller (nombre = 5) réalisés par la même fourmi.
2. Bande déplacée de sa position initiale (avant le trajet n° 6).

Les 4 paramètres suivants ont été retenus :

- longueur des trajets (cm) ;
- Durée des trajets (secondes) ;
- Rectitude ;
- Vitesse des trajets (cm/sec).

Une analyse de variance a été utilisée sur ces données.

4.2. « Les directions premières »

Cette méthodologie a été utilisée lors de l'expérience de contrôle. Pour chaque fourmi, on note le point où elle croise chaque cercle concentrique pour la première fois. Chaque trajet est défini par un ensemble de points caractérisés par les valeurs angulaires de l'orientation. Ces trajets sont reportés sur un diagramme figurant le fond de l'arène (5 cercles concentriques divisés en quartiers de 10° en 10°). Les relevés donnent une idée de la répartition des ouvrières dans l'arène, en l'absence de tout repère visuel. En effet, nos données sont sous forme d'angles pouvant prendre des valeurs allant de 0 à 360° . Nous avons donc utilisé les méthodes statistiques adaptées à ces données circulaires (BATSCHOLET, 1981). Pour chaque cercle, nous calculons l'angle moyen, la longueur du vecteur

moyen ainsi que l'écart-type. Ceci afin d'avoir une meilleure vision de l'ensemble de la répartition des pourvoyeuses dans l'arène circulaire. Le test de RAO est utilisé pour traiter les directions premières.

Résultats

1. Expérience de contrôle

Cette expérience permet d'observer la distribution des fourmis dans le dispositif expérimental, afin de vérifier la non existence de repères dans l'arène circulaire. L'arène est dépourvue de tout repère visuel et chimique. Chaque fourmi passe une seule fois dans le dispositif. Pour vérifier l'absence de repères visuels dans le dispositif expérimental, nous avons choisi la méthode des « directions premières » (**paragraphe 4.2.**). Le test statistique utilisé est le test de RAO adapté aux résultats circulaires, pour tester l'uniformité de la distribution. Nous remarquons que les distributions des petites et des grandes ouvrières ne s'avèrent pas différentes, et ceux-ci pour les 5 cercles (test de RAO, UC1 = 124, N.S ; UC2 = 110, N.S ; UC3 = 128, N.S ; UC4 = 149, N.S ; UC5 = 126, N.S). La répartition des minors et des majors est représentée sur les **figures 2 et 3**. Quelle que soit leur taille, les ouvrières se sont réparties uniformément dans l'arène circulaire. On peut donc penser qu'aucun repère spatial n'est utilisé par les fourmis. En absence de tout repère visuel et chimique, les fourmis se distribuent au hasard.

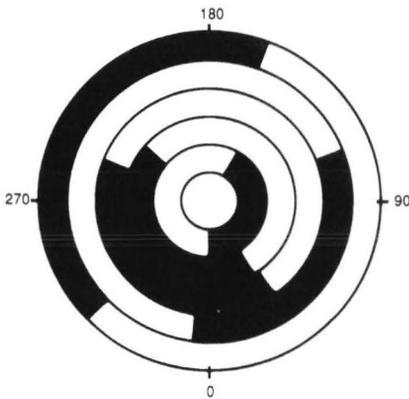


Fig. 2. Distribution des directions premières pour les ouvrières minors ($N = 20$).
Fig. 2. Distributions of the first directions for the minors workers ($N = 20$).

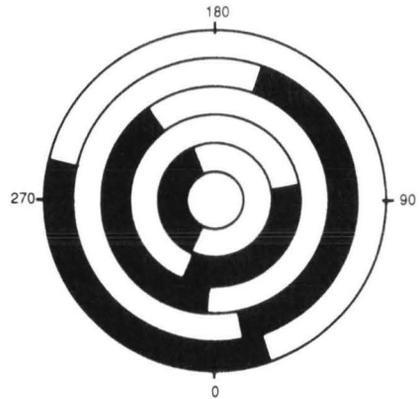


Fig. 3. Distribution des directions premières pour les ouvrières majors ($N = 20$).
Fig. 3. Distributions of the first directions for the majors workers ($N = 20$).

2. Expérience témoin

Le but de cette expérience est de montrer si l'odeur du miel placée dans l'arène est attractive ou non pour les fourmis. Nous disposons 4 coupelles contenant 4 capsules ayant la même couleur à la périphérie de l'arène. Une seule capsule contient du miel. Les trois autres sont vides. Pour chaque trajet réalisé par la fourmi, nous procédons de la façon suivante : nous partageons notre arène en 4 parties A, B, C et D. Nous effectuons un comptage des ouvrières dans chaque partie et ceci en suivant le trajet de la fourmi depuis sa sortie jusqu'à son arrivée à la nourriture. Les distributions des petites et des grandes ouvrières ne s'avèrent pas différentes (test de chi 2, $P > 0,05$, N.S). Il n'y a pas de différences entre les 4 parties partageant l'arène, la répartition des fourmis est homogène dans le dispositif. En absence de toute repère visuel et chimique, l'odeur du miel est non attractive pour les fourmis.

3. Expérience d'orientation et d'apprentissage

Cette expérience a une double finalité :

- 1° Faire une étude globale des minors et des majors ;
- 2° Etudier la différence entre minors et majors.

3.1. Faire une étude globale des minors et des majors

Comme nous nous sommes assurés qu'aucun repère visuel ou chimique ne perturbe le dispositif expérimental, nous introduisons le repère visuel noir verticalement à 10° de la capsule de miel. Chaque fourmi est prélevée dans l'aire de récolte de son nid d'élevage et marquée à l'aide d'une pastille numérotée déposée sur le thorax. Puis elle est introduite dans le tube plastique relié au centre de l'arène. Une fois qu'elle a effectué son premier trajet vers le miel, nous la replaçons dans l'aire de récolte de son nid d'origine. Les fourmis sont à jeun pendant au moins 24 h avant l'expérience. Après un délai variant entre 50 et 70 minutes, nous reprenons la même fourmi et nous la mettons de nouveau dans le dispositif. Chaque fourmi effectue ainsi 6 trajets, les 5 premiers avec repère noir fixe, le 6^{ème} trajet après changement de position du repère de 40° . Le test statistique utilisé sera l'analyse de variance. Il montre l'évolution des performances au niveau des paramètres. Nos résultats sont représentés sur les **graphiques 4, 5, 6 et 7**. On étudie les 4 paramètres en prenant comme abscisse le rang de trajets et comme ordonnée le paramètre étudié.

a. Quand le repère est fixe

La longueur du trajet diminue lorsqu'on passe du trajet 1 au trajet 5.

— Le temps mis par la fourmi pour arriver à la cible, diminue lorsqu'on passe du trajet 1 au trajet 5.

— Alors que la rectitude augmente lorsqu'on passe du trajet 1 au trajet 5.

— La vitesse tend plutôt à se stabiliser à partir du 3^{ème} trajet.

La différence entre le trajet 1 et le trajet 5 est partout significative au seuil de 0,1 %.

Quand le repère est fixe, il y a une nette amélioration des performances se traduisant par une diminution de la longueur des trajets et du temps.

Alors que la rectitude augmente, ce qui montre que le trajet devient de mieux en mieux orienté vers la cible. La diminution de la vitesse entre le trajet 1 et le trajet 2 s'explique par l'augmentation du nombre d'arrêts. Le plateau qui

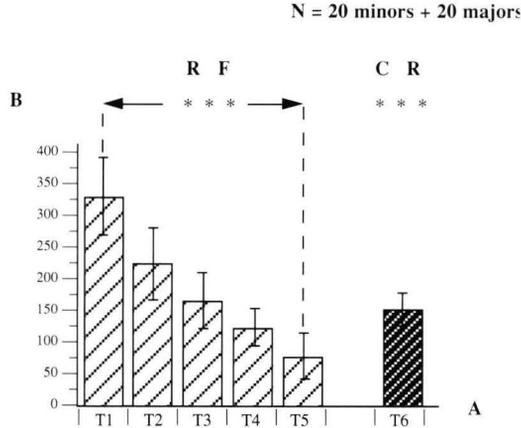


Fig. 4. Evolution de la longueur du trajet en fonction du nombre de trajets.

Légendes :

- A = Nombre de trajets ;
- B = Longueur du trajet (cm) ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position du repère ;
- *** = Significatif à 0,1 %.

Fig. 4. Evolution to the length of the trip in function to the trip numbers.

Legends :

- A = Number of trips ;
- B = Length of the trip ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significant to 0.1 %.

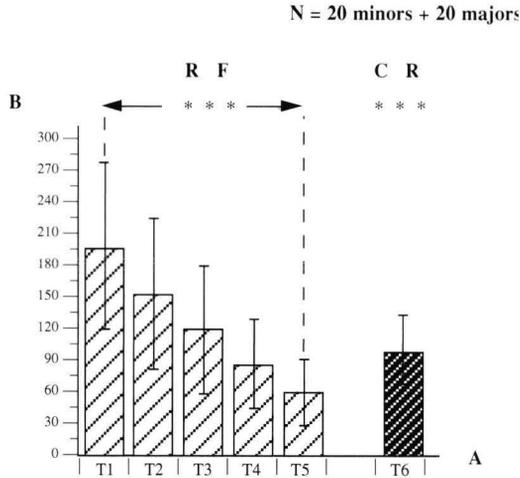


Fig. 5. Evolution du temps en fonction du nombre de trajets.

Légendes :

- A = Nombre de trajets ;
- B = Temps (cm) ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position de repère ;
- *** = Significatif à 0,1 %.

Fig. 5. Evolution to the time in function to the trip numbers.

Legends :

- A = Number of trips ;
- B = Time (sec) ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significant to 0.1 %.

N = 20 minors + 20 majors

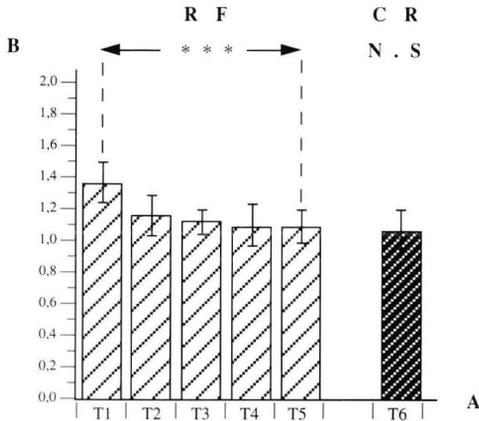


Fig. 6. Evolution de la rectitude en fonction du nombre de trajets.

Légendes :

- A = Nombre de trajets ;
- B = Rectitude ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position de repère ;
- *** = Significatif à 0,1 %.

Fig. 6. Evolution to the rectitude in function to the trip numbers.

Legends :

- A = Number of trips ;
- B = Trips rectitude ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significatif to 0.1 %.

N = 20 minors + 20 majors

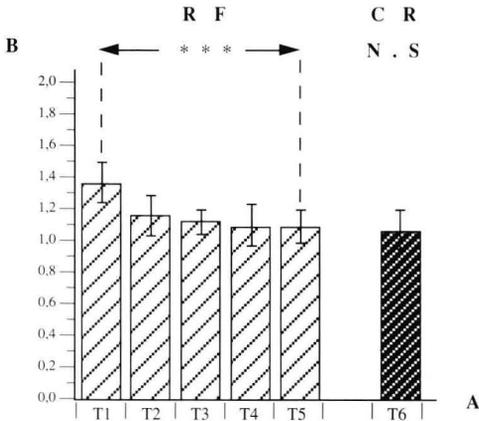


Fig. 7. Evolution de la vitesse du trajet en fonction du nombre de trajets.

Légendes :

- A = Nombre de trajets ;
- B = Vitesse (cm/sec) ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position du repère ;
- *** = Significatif à 0,1 % ;
- N . S = Non significatif.

Fig. 7. Evolution to the speed in function to the trip numbers.

Legends :

- A = Number of trips ;
- B = Speed (cm/sec) ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significatif to 0.1 % ;
- N . S = No significatif.

s'observe à partir du 3^{ème} trajet correspond à une diminution du nombre des arrêts. La fourmi a donc appris son trajet aller en utilisant durant son orientation un repère visuel placé verticalement.

b. Le 6^{ème} trajet est effectué après le changement de position du repère fixe de 40°

La longueur du trajet 6 augmente par rapport au trajet 5. Celle-ci n'atteint pas la valeur relevée lors du premier passage.

— Il en est de même pour le paramètre temps.

— La rectitude diminue, il y a une différence entre le 6^{ème} et le 5^{ème} trajet, mais celle-ci n'atteint pas la valeur relevée lors du premier passage.

La différence des performances entre le 5^{ème} et le 6^{ème} trajet se traduit par une légère perturbation de la fourmi, après le changement de l'emplacement du repère fixe de 40°. Toutefois, cette perturbation n'est pas assez forte pour retrouver les valeurs du premier parcours. On peut dire que la fourmi garde en mémoire des informations acquises au cours des 5 premiers trajets sur l'emplacement du repère visuel, pour les utiliser au cours du 6^{ème} trajet et les réajuster.

3.2. Etudier la différence entre minors et majors

Le deuxième objectif de la 3^{ème} expérience est de comparer minors-majors. Qu'il s'agisse de longueur de trajet, de temps de parcours ou de rectitude nous remarquons que les performances des minors sont supérieures dans tous les cas à celles des majors, la différence entre ces deux lots étant significative au seuil de 0,1 %. Ces résultats se retrouvent même après le déplacement du repère de 40°. En ce qui concerne la vitesse, les minors parcourent les trajets avec une vitesse plus importante que les majors (fig. 8, 9, 10 et 11).

Discussion et conclusion

L'analyse de variance montre que, dans notre situation expérimentale, l'information visuelle acquise pendant le trajet aller dépend essentiellement de la reconnaissance du repère visuel placé latéralement, utilisé par les fourmis. En effet, l'utilisation de ce repère fait intervenir des processus cognitifs (mémorisation et apprentissage), se traduisant d'une part par une amélioration notable des performances successives et d'autre part par leur détérioration lors du changement de position du repère. Au cours de ses sorties, la fourmi se constitue une sorte de carte mentale ou cognitive. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par COSENS et TOUSSAINT (1985), qui ont montré que l'espèce *Formica aquilonia* pouvait construire une image spatiale de l'environnement sur la base des distances et des angles séparant des points de références particuliers (nid, source de nourriture, repères topographiques). D'autres études réalisées par ROSEGREN (1971) ont montré que l'utilisation des repères visuels chez *Formica* sp. dépend d'un apprentissage s'améliorant au fur et à mesure que les fourmis sont plus expérimentées. Les mêmes constats ont été vérifiés chez *Formica polyctena* (ROSEGREN et PAMILO, 1978) : les ouvrières expérimentées sont capables de retrouver le chemin ou la piste du trajet précédent grâce à leur mémorisation des repères visuels. L'apprentissage présente donc une importance considérable

chez les fourmis adultes en âge d'être fourrageuses. Il est très intéressant de noter à cette occasion combien les capacités d'apprentissage restent développées et fonctionnelles chez ces insectes ; ce qui leur permet de moduler leur comportement aux fluctuations éventuelles de leur environnement. De même TINBERGEN (1938) a montré chez *Philanthus triangulum*, l'existence d'une capacité de mémorisation des repères entourant le nid et les terriers où l'animal doit revenir régulièrement. En déplaçant les pommes de pins entourant le nid de cette guêpe, il constata qu'elle ne trouvait le nid que si on avait rétabli la configuration initiale. Ces expériences montrent qu'il y a intervention d'un processus d'apprentissage et d'orientation spatiale utilisant les repères topographiques.

D'autre part, nous avons remarqué que le polymorphisme a une incidence très nette sur les mécanismes d'orientation et d'apprentissage. Les performances réalisées par les ouvrières minors en fonction du nombre des trajets sont meilleures que celles enregistrées chez les ouvrières majors. Des études faites sur *Pheidole dentata* montrent que les minors effectuent la totalité des cycles comportementaux alors que les majors présentent un répertoire très réduit (WILSON, 1976c). Ceci va dans le sens de notre interprétation, à savoir que la capacité d'orientation différente entre minors et majors de *C. aethiops* ne dérive pas de situations d'apprentissage différentes, mais est ancrée plus profondément au niveau d'une différence de répertoire comportemental (les minors sont les plus actives et sortent davantage que les majors), ou au niveau de la structure du système visuel : WEHNER (1969) montre chez *Cataglyphis bicolor* une différence dans le mode d'orientation par rapport à des bandes noires et blanches entre minors et majors, les minors se dirigent vers les bandes noires et les majors vers les bandes blanches.

On peut supposer que dans la nature, la fourmi *C. aethiops* au moment où elle sort, utilise des repères visuels terrestres à proximité de la nourriture et pas très loin de l'entrée du nid. Ces repères visuels lui sont utiles aux périodes crépusculaires de son activité. Elle est rapide à apprendre l'emplacement de la cible, car comme on l'a constaté après 5 trajets appris au cours d'expériences intermittentes réparties arbitrairement sur 5 heures de temps, elle va directement vers la nourriture en se dirigeant d'après la bande noire repère. Pendant combien de temps la fourmi *C. aethiops* garde-t-elle en mémoire le trajet appris ? Nous n'avons pas abordé ce problème. A titre de comparaison nous savons cependant que d'autres espèces de fourmis présentent une fidélité aux pistes et une mémorisation à long terme, citons à titre d'exemple *Formica lugubris*. Il est donc raisonnable de penser que *C. aethiops* peut mémoriser elle aussi le chemin appris pendant un temps assez long. Nous nous trouvons ainsi, avec les fourmis, face à des insectes qui, adultes et non jeunes, sont capables d'apprendre relativement vite des trajets importants pour eux, de mémoriser longtemps ces apprentissages, tout en gardant en même temps la possibilité de réajuster leur système d'orientation en fonction de variations imprévues des repères visuels. Cette facilité du comportement déjà mise en évidence chez les fourmis adultes mais jeunes, s'inscrit dans la logique de l'adéquation de l'animal à son milieu de vie.

D'autres études seront à envisager sur le terrain, afin d'étudier les processus d'orientation durant la nuit, pour savoir quels types de repères utilise cette fourmi en milieu naturel.

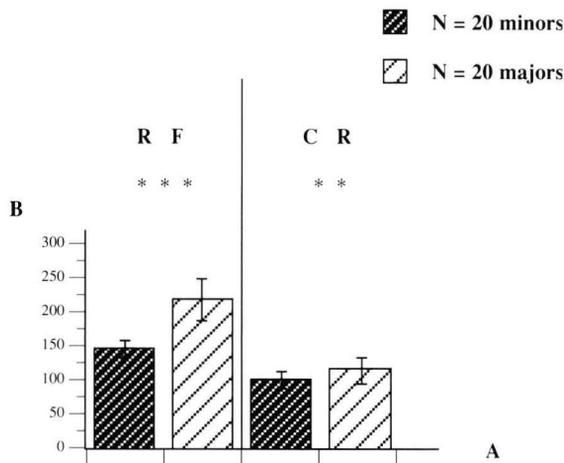


Fig. 8. Comparaison minors-majors pour le paramètre longueur du trajet.

Légendes :

- A = Sous-castes ;
- B = Longueur du trajet (cm) ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position du repère ;
- *** = Significatif à 0,1 % ;
- N . S = Non significatif.

Fig. 8. Comparison of minors-majors trips lengths.

Legends :

- A = Sub-castes ;
- B = Length of the trip (cm) ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significatif to 0.1 %.
- N . S = No significatif.

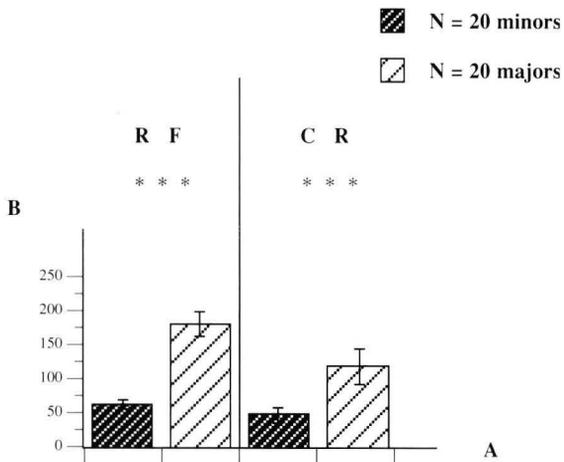


Fig. 9. Comparaison minors-majors pour le paramètre temps.

Légendes :

- A = Sous-castes ;
- B = Temps (sec) ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position du repère ;
- *** = Significatif à 0,1 % ;

Fig. 9. Comparison of minors-majors times.

Legends :

- A = Sub-castes ;
- B = Time (sec) ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significatif to 0.1 %.

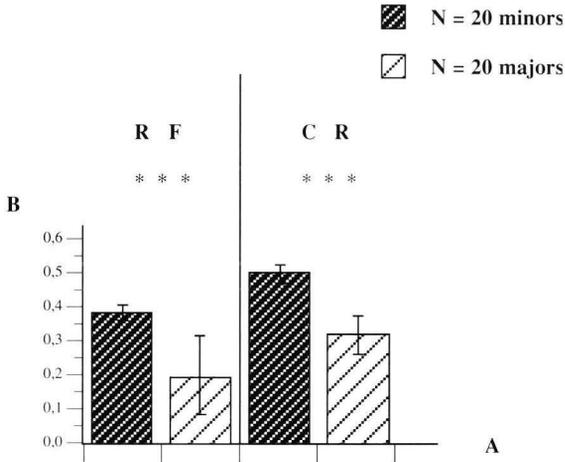


Fig. 10. Comparaison minors-majors pour le paramètre rectitude.

Légendes :

- A = Sous-castes ;
- B = Rectitude ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position de repère ;
- *** = Significatif à 0,1 % ;

Fig. 10. Comparison of minors-majors rectitudes.

Légends :

- A = Sub-castes ;
- B = Trips rectitude ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significatif to 0.1 %.

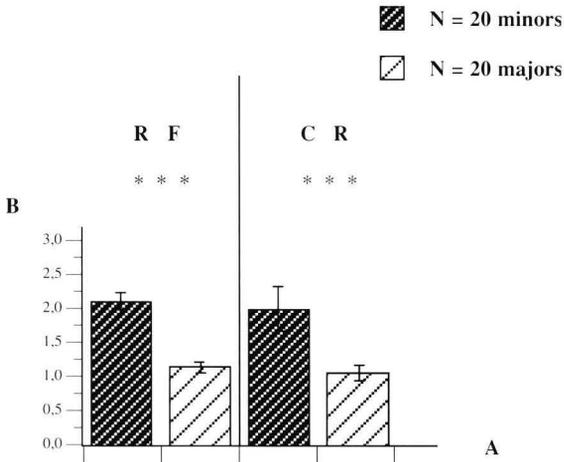


Fig. 11. Comparaison minors-majors pour le paramètre vitesse.

Légendes :

- A = Sous-castes ;
- B = Vitesse (cm/sec) ;
- R F = Repère fixe ;
- C R = Changement de position de repère ;
- *** = Significatif à 0,1 % ;

Fig. 11. Comparison of minors-majors speeds.

Légends :

- A = Sub-castes ;
- B = Speed (cm/sec) ;
- R F = Fixed cue ;
- C R = Change of the cue position ;
- *** = Significatif to 0.1 %.

BIBLIOGRAPHIE

- BARONI URBANI C. (1978). — Analyse de quelques facteurs autoécologiques influençant la microdistribution des fourmis dans les îles de l'archipel toscan. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, **51** : 367-376.
- BATSCHULET E. (1981). — *Circular statistics in Biology*. Academic Press, Mathematics in Biology. London Ltd, 352 p.
- BEUGNON G., FOURCASSIE V. (1988). — How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system ? II. Field Experiments. *Ins. Soc., Paris*, **35** (1) : 106-124.
- CAMPAN R., GOULET M., LAMBIN M. (1976). — Le rôle du mouvement relatif dans la perception des formes chez le grillon *Nemobius sylvestris*. *Biol. of Behav.*, **1** : 57-68.
- COSENS D., TOUSSAINT N. (1985). — An experimental study of the foraging strategy of the wood ant *Formica aquilonia*. *Anim. Behav.*, **33** : 541-552.
- DELANDE C. (1984). — Rythmes d'activité de quelques espèces de Fourmis en région méditerranéenne (*Hym. Formicidae*). *Act. Coll. Ins. Soc.*, **2** : 303-318.
- DUELLI P. (1973). — The relation of astromenotactic and animomenotactic orientation mechanisms in Desert Ant, *Cataglyphis bicolor* (*Formicidae, Hymenoptera*). In : Information processing in the visual systems of Arthropods. Ed. by R. Wehner, Springer Verlag.
- JANDER R. (1963). — Insect orientation. *Ann. Rev. Ent.*, **8** : 95-114.
- LAFFORT B., BEUGNON G., FOURCASSIE V. (1989). — Etude de l'orientation spatiale de *Camponotus aethiops* au laboratoire : relations avec le polymorphisme. *Act. Coll. Ins. Soc.*, **5** : 243-250.
- ROSENGREN R. (1971). — Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (*Hymenoptera, Formicidae*). *Acta Zool. fenn.*, **133** : 106 p.
- ROSENGREN R., PAMILO P. (1978). — Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (*Formica rufa* group) in early spring. *Memorabilia Zool.*, **29** : 143-155.
- SCHNEIRLA T.C. (1953a). — Modifiability in insect behaviour. In : Roeder K.D., ed., *Insect Physiology*, New York : 723-747.
- SCHNEIRLA T.C. (1954). — Problems and results in the study of ant orientation. In : Selected Writings of T.C. SCHNEIRLA. Edit by L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrmann, J.S. Rosenblatt, 1 vol. in 8è de XVI-1032 p. *W.H. Freeman*, Publ., San Fransisco, Calif., 1972.
- SUDD J.H. (1967). — An introduction to the behaviour of ants. *Edward Arnold*, London.
- SUZZONI J.P., GHAEMI F., DEPAMBOUR I. (1990). — Modalités de l'orientation spatiale chez *Camponotus aethiops* : Utilisation de repères olfactifs et visuels au sol. *Act. Col. Ins. Soc.*, **6** : 179-186.
- TINBERGEN N. (1938). — On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum* Fabr. : III. Selective learning of landmarks, In : *the animal in its world*, volume 1, Harvard University Press, Cambridge, 1972).
- VOWLES D.M. (1954). — The orientation of ants. I : The substitution of stimuli. *J. Exp. Biol.*, **31** : 341-375.
- WEHNER R. (1969). — Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von *Cataglyphis bicolor* Fab. *Revue Suisse Zool.*, **76** : 371-381.
- WEHNER R., HERRLING P.L., FLATT I. (1970). — Etude de l'orientation optique de *Cataglyphis bicolor* (*Hymenoptera, Formicidae*) dans son biotope désertique naturel. *Ann. Inst. nation. Rech. agron. Tunisie*, **43** : 3-26.
- WILSON E.O. (1976c). — Behavioral discrization and the number of castes in an ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1** (2) : 141-154.