

INFLUENCE RESPECTIVE DES REPÈRES VISUELS
ET DES REPÈRES CHIMIQUES DANS L'ORIENTATION
DE *FORMICA POLYCTENA* AU COURS DE L'EXPLOITATION
D'UNE SOURCE DE NOURRITURE

D. HENQUELL et H. ABDI

*Laboratoire de Psychophysiologie,
Faculté des Sciences, Route de Gray, F 25030 Besançon Cédex*

Reçu le 5 septembre 1979.

Accepté le 20 novembre 1979.

RESUME

La répétition des expériences de choix entre repères visuels et repères chimiques nous ont permis de constater que l'utilisation de ces repères orientationnels est variable : dans certains cas, toutes les fourmis s'orientent par rapport aux repères chimiques, dans d'autres cas le nombre de fourmis qui s'orientent par rapport aux repères visuels est supérieure, identique ou inférieure au nombre de fourmis qui s'orientent par rapport aux repères chimiques. Nous n'avons jamais obtenu le cas dans lequel toutes les fourmis s'orientent par rapport aux repères visuels. L'analyse des données par la méthode de l'analyse factorielle des correspondances montre que l'utilisation des repères visuels et chimiques dépend étroitement de certains paramètres qui ont varié au cours des expériences successives. Il ressort de cette analyse que dans la majorité des cas, toutes les fourmis s'orientent par rapport aux repères chimiques lorsque les expériences ont lieu au printemps, le matin, après une période de nourrissage préliminaire courte et sous certaines conditions climatiques. D'autre part, ce serait en été qu'un grand nombre d'entre elles s'orientent par rapport aux repères visuels. Les paramètres saison, heure de la journée, durée du nourrissage préliminaire apportent des éléments positifs à l'hypothèse suivant laquelle l'utilisation des repères visuels et chimiques est fonction de l'expérience individuelle des fourmis. Dans un premier temps, les ouvrières recrutées et donc « inexpérimentées » sont guidées vers la source de nourriture par la piste chimique déposée sur le substrat par les ouvrières qui ont découvert la source de nourriture par hasard. Lors des premiers voyages, recruteuses et recrutées guidées par les repères chimiques apprennent à s'orienter sur les repères visuels. Dans un deuxième temps, la piste chimique n'a qu'une influence minimale dans l'orientation de ces mêmes fourmis ; elles se dirigent alors par rapport à des repères visuels. En revanche, la piste qui continue à être déposée permet le guidage vers la source de nourriture de nouvelles ouvrières « inexpérimentées ». Le fait que les ouvrières expérimentées restent sensibles à la présence d'une piste chimique déposée sur le trajet qu'elles empruntent habituellement rend possible le retour aux repères chimiques en tant que repères orientationnels.

SUMMARY

Respective influence of visual and chemical cues in orientation of *Formica polyctena* which is foraging on a food source

We report the result of 34 experiments in which ants could use visual and chemical cues to orientate after foraging on honey.

In some cases, all ants used chemical cues ; in other cases most ants used visual cues as well as chemical cues. However, we never observed the case that all ants used only visual cues. Analysis of the data by correspondance analysis (= reciprocal averaging) shows that the use of chemical or visual cues closely depends on parameters which changed from one experiment to another throughout the year. In the majority of cases, all ants used chemical cues when experiments were carried out in spring, in the morning, after a preliminary short period of feeding and under certain climatic conditions. A greater number of ants used visual cues in summer. The study of parameters which influence the orientation in relation to chemical or visual cues tends to confirm the hypothesis that individual experience is involved in selection of visual cues rather than of chemical cues. When recruited ants were naive they find the food place by following the chemical trail which was laid down by experienced workers were foraging on that area. Then recruited ants progressively learn to use visual cues. But as the chemical trail would still be laid down, foragers could use chemical cues as well as visual cues.

INTRODUCTION

L'orientation chez les Fourmis est un processus fort complexe qui fait appel à des mécanismes différents d'une espèce à l'autre. La plupart des espèces peuvent s'orienter sur plusieurs repères : l'utilisation des différents types de repères dépend alors des caractéristiques de l'environnement et de l'expérience individuelle des Fourmis. Certaines peuvent utiliser simultanément plusieurs repères (« integrated navigation » : J.H. SUDD, 1967 et T.C. SCHNEIRLA, 1953). Chez d'autres espèces, il y a substitution des stimulations (« substitution of stimuli » : D.M. VOWLES, 1954 et R. JANDER, 1963). Par exemple, chez *Formica inserta* l'apprentissage d'un labyrinthe dépend de l'emplacement de la source lumineuse, mais il est facilité par des repères chimiques et tactiles (T.C. SCHNEIRLA, 1954). Ou bien, les ouvrières de *Myrmica rubra* s'orientent dans un premier temps par rapport à des repères visuels puis, de façon progressive, par rapport à la piste chimique qu'elles déposent (D.M. VOWLES, 1955). Chez *Pogonomyrmex*, les ouvrières s'orientent à la fois par rapport aux repères célestes, terrestres et chimiques : l'importance relative de ces différents repères varie selon la présence ou l'absence des uns et des autres et selon qu'il s'agit du trajet de départ ou du trajet de retour au nid (B. HÖLLDOBLER, 1971, 1976). La nuit, lorsque la lune est absente, *Cataglyphis bicolor* s'oriente par rapport à la direction du vent (P. DUELLI, 1973) ; le jour, elle s'oriente par rapport au soleil et par rapport à des

repères terrestres (R. WEHNER, P.L. HERRLING, I. FLATT, 1970). Les ouvrières de *Camponotus sericeus* se dirigent principalement par rapport à des repères visuels, mais, lorsqu'ils manquent, elles se dirigent par rapport à des repères chimiques (B. HÖLLDOBLER et coll., 1974). Il en est de même chez *Leptothorax unifasciatus* (A.P. LANE, 1977).

Quant à *Formica polyctena*, si on sait que les repères terrestres jouent un rôle essentiel dans l'orientation diurne, on ignore la part qui revient aux repères célestes, chimiques, tactiles et géotactiques dans l'orientation nocturne. Par ailleurs, les repères chimiques déposés par les ouvrières « expérimentées » pourraient intervenir au printemps dans le guidage des jeunes ouvrières alors que les premières s'orienteraient sur des repères terrestres appris à l'automne précédent (R. ROSENGREN, 1971, 1977 a, 1977 b ; R. ROSENGREN et P. PAMILO, 1976). De façon générale, K. HORSTMANN (1976) émet l'hypothèse que la piste chimique aiderait les jeunes approvisionneuses au cours de leur première sortie : il constate en effet que les ouvrières familiarisées à l'exploitation d'une source de nourriture s'orientent surtout par rapport à des repères terrestres quand on leur laisse le choix entre des repères optiques et des repères olfactifs.

Ayant constaté que parfois les ouvrières s'orientent surtout par rapport à des repères visuels et que, parfois elles s'orientent surtout par rapport à des repères chimiques, nous avons tenté de cerner la part respective qui revient à l'un et à l'autre de ces repérages dans l'exploitation d'une source de nourriture.

MATERIEL ET METHODE

A. Les principes de la méthodologie

Nous avons utilisé des labyrinthes faits de couloirs en bois disposés en croix. L'un des couloirs étant placé au pied du dôme, les fourmis qui l'ont parcouru ont le choix entre 3 couloirs qui ne contiennent aucune source de nourriture.

Dans l'un des 3 couloirs, les fourmis ont la possibilité de s'orienter par rapport à un ensemble de repères géotactiques, célestes et terrestres. Dans un autre, elles peuvent s'orienter par rapport à un ensemble de repères chimiques, visuels et tactiles. Le 3^e couloir sert de témoin : il ne présente pas de repère particulier par rapport aux deux autres.

B. Les fourmilières expérimentales

Les deux fourmilières B₁ et B₂ de *Formica polyctena* sur lesquelles nous avons réalisé nos expériences ont été récoltées en 1971 dans une forêt de feuillus à 12 km de Besançon (Doubs, France). Nous avons dénombré dans cette forêt plus d'une trentaine de nids, dont certains sont en communication avec d'autres. La plupart sont situés en bordure d'un chemin forestier.

Ces deux fourmilières ont été installées dans un terrarium extérieur, à proximité immédiate du Laboratoire. Le terrarium a une forme circulaire : son diamètre est de 15 mètres. Il est délimité par une bordure en ciment et entouré d'un grillage à larges mailles de 2 mètres de haut. Les fourmis sont ainsi protégées des prédateurs terrestres

éventuels et peuvent circuler sans « contraintes » particulières à l'intérieur et à l'extérieur du terrarium.

Les fourmilières ont bien supporté la transplantation puisqu'elles ont produit tous les ans du couvain d'ouvrières et des reines ailées.

C. Le dispositif expérimental et la méthode de comptage

La figure 1. représente le dispositif expérimental. Le couloir C₃, couloir en bois de 100 cm × 5 cm × 3 cm, est placé à la base du dôme en direction de l'Est. On évite ainsi que l'entrée de C₁ ne coïncide avec le départ d'une piste naturelle. Ce couloir se raccorde

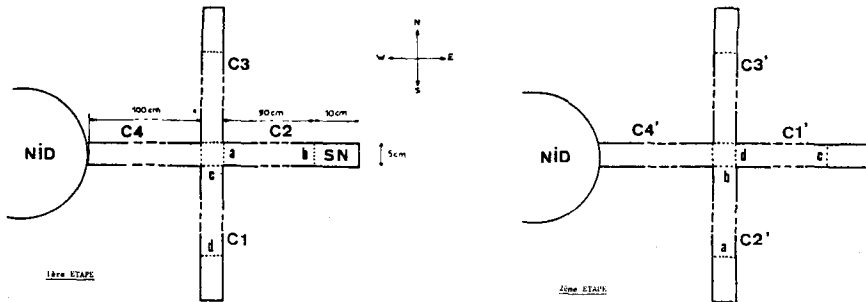


Fig. 1. — Dispositif expérimental.

1^{re} étape : la source de nourriture (SN) est placée dans l'élément terminal du couloir C₂.

2^e étape : C₂ est mis à la place de C₁ et inversement. Les polarités de C₁ et de C₂ sont changées : l'extrémité distale devient proximale. La source de nourriture est retirée.

Fig. 1. — Experimental arrangement.

1st stage : The food source (SN) is introduced in the terminal part of the wooden route C₂.

2nd stage : Route C₂ replaces route C₁ and vice versa. The polarities of routes C₁ and C₂ change. The food source is removed.

à trois couloirs en bois de 100 cm × 5 cm × 3 cm prolongés par un élément terminal amovible de 10 cm × 5 cm × 3 cm. C₁ est placé en direction du Sud, C₂ dans le prolongement de C₄ et C₃ en direction du Nord. Ces couloirs sont, selon les expériences, fermés par un couvercle de plexiglass ou de grillage. Une toile peut être tendue à 2 mètres au-dessus du sol : le soleil est ainsi masqué.

Avant chaque expérience, une coupelle de nourriture est introduite dans l'élément terminal de C₂ : elle contient du miel mélangé à de l'eau. La coupelle est laissée en place pendant 20 minutes à 4 heures. Les quantifications ne commencent que lorsque le nombre de fourmis se dirigeant vers la source de nourriture est au moins de 6 par minute.

L'expérimentation proprement dite se déroule en 2 étapes :

Première étape :

Une source de nourriture étant placée à l'extrémité de C₂, nous comptons pendant 1 minute le nombre de fourmis qui viennent du nid et dépassent la moitié d'un couloir

donné (soit 50 cm). Les comptages étant faits successivement dans les 4 couloirs avec 15 secondes d'intervalle entre eux, c'est toutes les 5 minutes que nous comptons les fourmis dans chaque couloir. Les résultats obtenus pour chaque expérience correspondent à la moyenne de deux comptages.

La distance de 50 cm par rapport à l'entrée et à l'extrémité des couloirs permet d'éviter de prendre en compte les fourmis qui s'engagent sur une vingtaine de cm dans un couloir, hésitent, puis reviennent. Cette distance permet aussi d'éviter de prendre en compte les fourmis qui font des aller et retour sur une vingtaine de cm après avoir découvert la nourriture. Seules les fourmis qui viennent du nid sont prises en compte : nous avons pu observer que leur nombre est fonction du nombre de celles qui rentrent au nid.

2^e étape :

Après avoir enlevé la source de nourriture, fait tomber les fourmis qui se trouvaient dans les couloirs et changé l'élément terminal, C₂ est mis à la place de C₁ et inversement. Cette permutation est accompagnée d'un changement de polarité de ces mêmes couloirs : l'extrémité la plus proche du nid devient la plus éloignée. La polarité des couloirs est changée pour éviter un repérage possible sur une succession orientée de repères visuels et tactiles.

Après permutation, C₁ est désigné par C'₁ et C₂ par C'₂. Les comptages sont faits dès que les couloirs C'₁ et C'₂ sont mis en place. Les résultats obtenus correspondent à la moyenne de 5 comptages effectués alternativement en C'₄, C'₂, C'₁ et C'₃ (C₄ et C₃ n'ont pas changé de position mais ils sont désignés par C'₄ et C'₃ pour montrer qu'il s'agit de la 2^e étape de l'expérience). Au total, nous avons réalisé 34 expériences.

RESULTATS

Les résultats de toutes les expériences sont consignés dans le tableau I. Le nombre de fourmis variant d'une expérience à l'autre, nous avons, pour l'exploitation statistique des résultats, substitué aux valeurs réelles les rapports:

$$K_1 : \frac{\text{nombre de fourmis qui dépassent la moitié du couloir } C_1}{\text{somme des nombres de fourmis qui dépassent la moitié des couloirs } C_1, C_2 \text{ et } C_3}$$

K₂ : idem mais couloir C₂

K₃ : idem mais couloir C₃

$$K'_1 : \frac{\text{nombre de fourmis qui dépassent la moitié du couloir } C'_1}{\text{somme des nombres de fourmis qui dépassent la moitié des couloirs } C'_1, C'_2 \text{ et } C'_3}$$

K'₂ : idem mais couloir C'₂

K'₃ : idem mais couloir C'₃

Pour établir ces rapports, nous avons pris en compte la somme des nombres de Fourmis qui dépassent la moitié des couloirs C₁, C₂, C₃ plutôt que le nombre de fourmis qui dépassent la moitié du couloir C₄. En effet, quelques-unes des fourmis qui sont observées dans ce couloir retournent

au nid avant d'avoir dépassé la moitié des autres couloirs. Elles n'interviennent donc pas dans l'exploitation de l'espace expérimental.

Les rapports obtenus pour chacune des expériences sont donnés sous forme de diagramme (fig. 2a et 2b).

A. Analyse globale des résultats

Si nous comparons les rapports K_1 , K_2 , K_3 , nous observons que K_2 est supérieur à K_1 et K_3 et que K_1 et K_3 sont identiques (significatif au seuil 0,01, test de Wilcoxon). Ainsi, au premier stade de l'expérience, c'est le couloir C_2 , à l'extrémité duquel les fourmis trouvent de la nourriture, qui est logiquement le plus fréquenté. Dans les deux couloirs C_1 et C_3 , le nombre de fourmis est identique et très faible.

Si nous comparons ensuite les rapports K'_1 et K'_2 , nous observons que K'_2 est supérieur à K'_1 (significatif au seuil 0,01, test de Wilcoxon). La comparaison de K'_1 et K'_3 montre que K'_1 est supérieur à K'_3 .

Après le retrait de la source de nourriture et la permutation des couloirs, les fourmis qui ont le choix entre les couloirs C'_1 , C'_2 et C'_3 empruntent donc de préférence les couloirs C'_1 et C'_2 , ce dernier couloir étant préféré à C'_1 .

Les différences de fréquentation des couloirs ont été analysées en fonction des repères visuels, tactiles et chimiques que peuvent rencontrer les fourmis à la sortie du nid et du couloir initial C'_4 .

Tableau I. — Nombre de fourmis qui dépassent la moitié de chaque couloir (1^{er} stade : moyenne de 2 comptages d'une minute. 2^e stade : moyenne de 5 comptages d'une minute).

C_1, C_2, C_3, C_4 :	Fréquentation des différents couloirs lorsqu'une source de nourriture est placée à l'extrémité de C_2 .
C'_3, C'_4 :	Fréquentation de C_3 et C_4 après que la source de nourriture ait été enlevée.
C'_2 :	Fréquentation de C_2 sans source de nourriture mis à la place de C_1 .
C'_1 :	Fréquentation de C_1 sans source de nourriture et mis à la place de C_2 .

Table I. — The average numbers of ants that run at least half way in every wooden route (1st stage: mean of two one-minute counts. 2nd stage: mean of five one-minute counts).

C_1, C_2, C_3, C_4 :	Frequency in every wooden route. A food source is present in the terminal part of C_2 .
C'_3, C'_4 :	Frequency in C_3 and C_4 wooden routes after the food sources was removed.
C'_2 :	Frequency in C_2 wooden route after it was put in place of C_1 and after the food source was removed.
C'_1 :	Frequency in C_1 wooden route after it was put in place of C_2 and after the food source was removed.

Numéros des expériences	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
													1 ^{er}
C ₄				5,5	6	1,5	7	15,5	38	16	67,5	43,5	S
C ₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	2,5	3	T
C ₂	8	11,5	10,5	5	8	3,5	7	16,5	41	15,5	77,5	60	A
C ₃	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,5	1	0	D
C ₁ + C ₂ + C ₃	8	11,5	10,5	5	8	3,5	7	16,5	43,5	16,5	81	63	E
													2 ^e
C ₄				9,8	6,6	3,6	5,2	12,6	44,6	18,6	48,4	50,8	S
C ₁	2,8	0,6	1,4	13,8	1,4	3	3,6	2	13	12,6	2,2	7,4	T
C ₂	23,6	13,2	17	13,2	7,4	3,6	9,2	9	53,6	23,6	44,6	62,8	A
C ₃	0	0	0,2	0,8	0	0	0,6	3,6	6	3,4	2,8	5,4	D
C ₁ + C ₂ + C ₃	25,4	13,8	18,6	27,8	8,8	6,6	13,4	14,6	72,6	39,5	49,6	75,6	E
Numéros des expériences	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
													1 ^{er}
C ₄	83	11,5	23,5	125	55,5	57,5	41,5	23	33	31	19,5		S
C ₁	0	1,5	0	0,5	2,5	2	0,5	0,5	2,5	1,5	2,5		T
C ₂	102,5	22	25	142,5	76	70	27,5	17,5	27,5	27,5	21		A
C ₃	0	0	2	0,5	4,5	0,5	0,5	0	0	0,5	1,5		D
C ₁ + C ₂ + C ₃	102,5	23,5	27	143,5	83	72,5	28,5	18	30	29,5	25		E
													2 ^e
C ₄	46	9,6	11,8	87	34	44,4	38	10,4	20	29,8	12,6		S
C ₁	17,4	21	13,4	82,2	3	69,2	24,8	9	20	18,6	3		T
C ₂	66,4	10	3,8	73,2	29	30,4	25,4	7	30	33,4	11,4		A
C ₃	0,4	2,6	0,8	2,8	3	9,8	2,6	3,6	4	3	1,4		D
C ₁ + C ₂ + C ₃	84,2	33,6	18	158,2	35	109,4	52,8	19,6	54	55	15,8		E
Numéros des expériences	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34		
													1 ^{er}
C ₄	16	35	41	76	34,5	50,5	12	17,5	23	20	13,5		S
C ₁	0,5	0,5	3	2	1	1	0	3,5	0	1,5	4		T
C ₂	20	40,5	33,5	73	27,5	53,5	10	30	25	19	12,5		A
C ₃	2	2,5	0,5	0,5	1	0,5	0	4,5	2	0	0		D
C ₁ + C ₂ + C ₃	22,5	43,5	37	75,5	29,5	55	10	38	27	20,5	16,5		E
													2 ^e
C ₄	20,4	11,8	18,8	43,2	20,2	26	8,6	21,4	17	21,4	8,2		S
C ₁	13,2	6,4	4,8	13,4	8,4	6,4	2,4	13,4	5,6	9	1,6		T
C ₂	14,6	9,2	32,6	28,8	17,4	10,6	11	22,8	17	20,4	3,4		A
C ₃	3,2	3	1,2	3,8	2,8	1,8	1	10	3,4	0,8	0,4		D
C ₁ + C ₂ + C ₃	31	18,6	38,6	46	28,6	18,8	14,4	46,2	26	30,2	5,4		E

Après la permutation des couloirs, les fourmis peuvent emprunter C_1 en se fondant surtout sur un ensemble de repères célestes, terrestres et géotactiques. En effet, ce couloir est orienté dans la *direction* où les fourmis exploitaient auparavant une source de nourriture. Nous dirons qu'il possède le caractère D (direction). En ce qui concerne l'ensemble des repères qui peuvent jouer un rôle en C_1 , nous ne parlerons que de repères visuels. En effet, selon R. ROSENGREN (1971), les repères géotactiques ne jouent qu'un rôle mineur dans l'orientation des fourmis lorsque les repères visuels sont présents.

Dans le couloir C_2 , les fourmis ont la possibilité de s'orienter par rapport à un ensemble de repères comprenant des repères chimiques et des repères visuels et tactiles. En effet, il a été fréquenté auparavant par des fourmis qui exploitaient la source de nourriture. Il a donc été *marqué* par une substance chimique déposée par les fourmis qui revenaient au nid. (K. HORSTMANN, 1976 ; D. HENQUELL, 1976, 1978). De plus, ce couloir est caractérisé par des *repères visuels* et *tactiles* que les fourmis ont pu prendre à l'intérieur même de ce couloir lorsqu'elles exploitaient la source de nourriture : en effet, bien que tous les couloirs aient les mêmes dimensions et soient faits du même bois, ils ne peuvent être rigoureusement identiques. Cependant, nous avons montré que les repères *visuels* et *tactiles* ne jouent qu'un rôle mineur dans l'orientation des fourmis lorsque les repères chimiques sont présents (D. HENQUELL, 1978). En conséquence, nous dirons que le couloir C_2 est surtout caractérisé par un marquage chimique (caractère M).

Le couloir C_3 ne possédant pas de repères particuliers par rapport aux autres, est pris comme couloir de référence.

La fréquentation des différents couloirs a été analysée en fonction des repères visuels, tactiles, chimiques et géotactiques. Nous n'avons pas encore envisagé l'influence des repères kinesthésiques qui peuvent être présents en C_1 et C_2 . L'étude expérimentale de la sensibilité kinesthésique chez les Fourmis présente en effet de grandes difficultés. Cependant, tout

Fig. 2a. — 1^{re} étape.

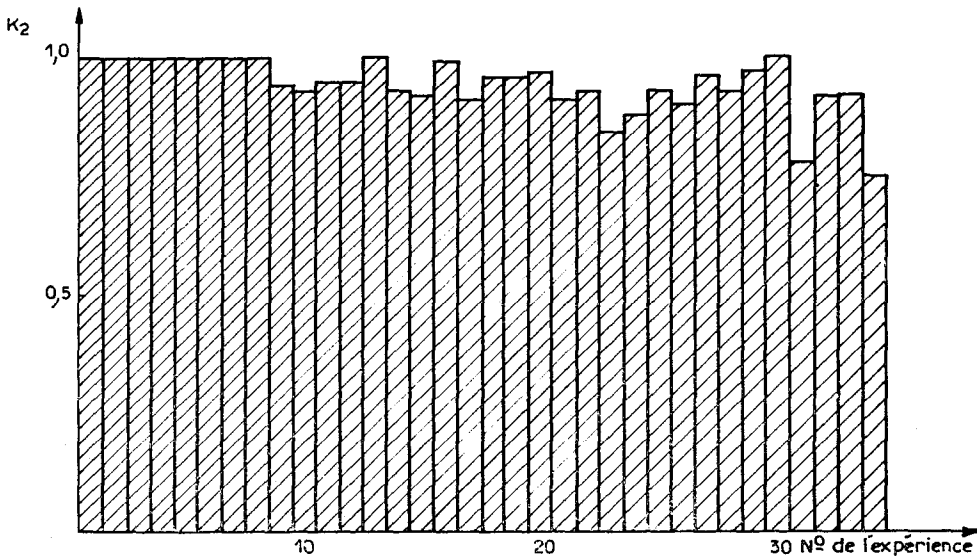
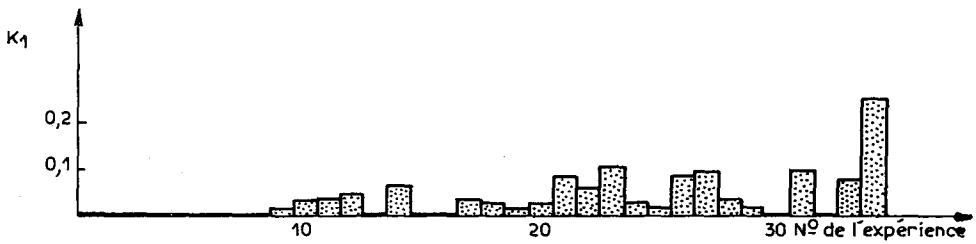
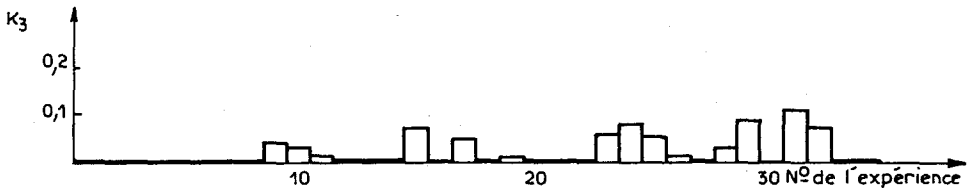
$$\text{Rapport } K_1 : \frac{\text{Nombre de fourmis qui dépassent la moitié du couloir } C_1}{\text{Somme des nombres de fourmis qui dépassent la moitié des couloirs } C_1, C_2 \text{ et } C_3}$$

Rapport K_2 : idem mais couloir C_2 .
 Rapport K_3 : idem mais couloir C_3 .

Fig. 2a. — 1st stage.

$$\text{Proportion } K_1 : \frac{\text{Number of ants that run at least half way in wooden route } C_1}{\text{Sum of numbers of ants that run at least half way in every wooden route } C_1, C_2 \text{ and } C_3}$$

Proportion K_2 : idem but route C_2 .
 Proportion K_3 : idem but route C_3 .



montre que l'orientation individuelle sur des repères kinesthésiques semble jouer un rôle mineur lorsque les repères chimiques et visuels sont présents.

L'analyse globale des résultats montre ainsi que lorsque les ouvrières de Formica polyctena ont le choix entre des repères visuels (caractère D) et des repères chimiques (caractère M), le plus grand nombre d'entre elles s'orientent par rapport aux repères chimiques.

Mais l'analyse attentive des résultats montre qu'il n'en est pas toujours ainsi.

En effet, l'étude des résultats de chacune des expériences montre que suivant les cas, le nombre de fourmis en C'_2 (caractère M) peut être supérieur, identique ou inférieur au nombre de fourmis en C'_1 (caractère D). Nous avons classé les résultats obtenus en utilisant les rapports K'_1 , K'_2 , K'_3 . Compte tenu que K'_3 n'est supérieur à 0,10 que pour 5 expériences sur 34, nous avons retenu cette valeur comme critère de comparaison. Nous dégageons ainsi, plusieurs catégories de données :

Catégorie M : pratiquement toutes les fourmis s'orientent par rapport aux repères chimiques

- la différence entre K'_1 et K'_3 est inférieure ou égale à 0,10,
- la différence entre K'_2 et K'_1 est supérieure à 0,10.

Catégorie M > D : Le nombre de fourmis qui s'orientent par rapport aux repères chimiques est supérieur au nombre de fourmis qui s'orientent par rapport aux repères visuels

- la différence entre K'_1 et K'_3 est supérieure à 0,10,
- la différence entre K'_2 et K'_1 est supérieure à 0,10.

Catégorie M = D : Le nombre de fourmis qui s'orientent par rapport aux repères chimiques est identique au nombre de fourmis qui s'orientent par rapport aux repères visuels.

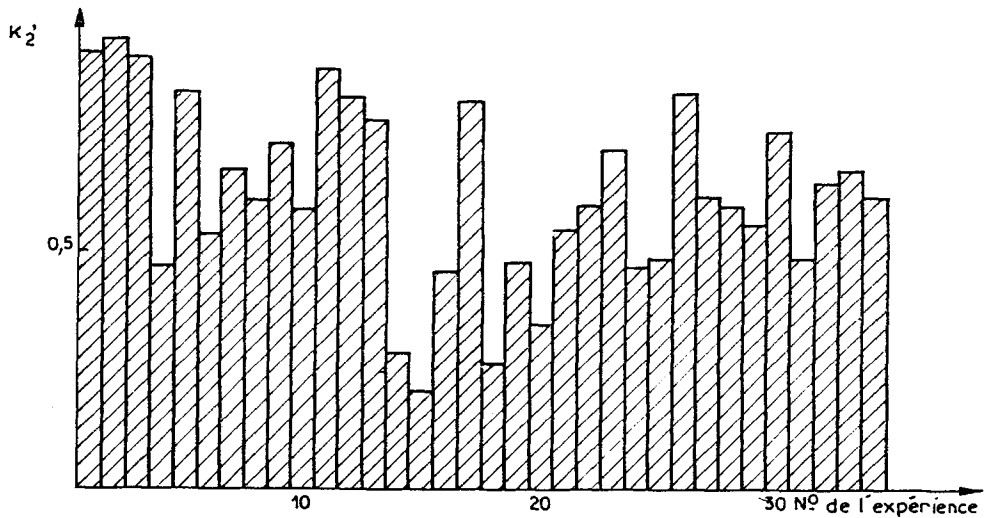
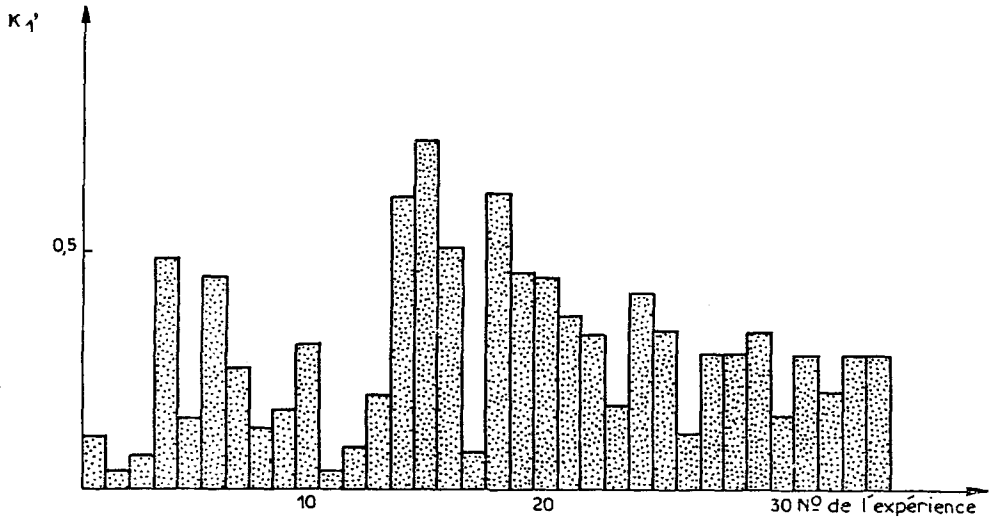
- la différence entre K'_1 et K'_3 est supérieure à 0,10,
- la différence entre K'_2 et K'_1 est inférieure ou égale à 0,10.

Fig. 2b. — 2^e étape.

$$\begin{aligned} \text{Rapport } K'_1 : & \frac{\text{Nombre de fourmis qui dépassent la moitié du couloir } C'_1}{\text{Somme des nombres de fourmis}} \\ & \text{qui dépassent la moitié des couloirs } C'_1, C'_2 \text{ et } C'_3 \\ \text{Rapport } K'_2 : & \text{idem mais couloir } C'_2. \\ \text{Rapport } K'_3 : & \text{idem mais couloir } C'_3. \end{aligned}$$

Fig. 2b. — 2nd stage.

$$\begin{aligned} \text{Proportion } K'_1 : & \frac{\text{Number of ants that run at least half way in wooden route } C'_1}{\text{Sum of numbers of ants}} \\ & \text{that run at least half way in every wooden route } C'_1, C'_2 \text{ and } C'_3 \\ \text{Proportion } K'_2 : & \text{idem but route } C'_2. \\ \text{Proportion } K'_3 : & \text{idem but route } C'_3. \end{aligned}$$



Catégorie $D > M$: le nombre de fourmis s'orientent par rapport aux repères visuels est supérieur au nombre de fourmis qui s'orientent par rapport aux repères chimiques

la différence entre K'_2 et K'_3 est supérieure à 0,10,

la différence entre K'_1 et K'_2 est supérieure à 0,10.

La *catégorie D* dans laquelle pratiquement toutes les fourmis s'orientent par rapport aux repères visuels n'est pas représentée.

Nous avons alors pensé que le choix des fourmis entre les différents repères était sous la dépendance des paramètres qui ont varié au cours des expériences successives : l'année d'expérience, la période de l'année, l'heure de la journée, l'ensoleillement, la température, l'humidité, la pression atmosphérique, la nature du couvercle (grillage ou plexiglass), la présence ou non d'une toile au-dessus du dispositif, la fourniture ou non de nourriture au cours des jours précédents, la durée du nourrissage préliminaire, le nombre de fourmis qui fréquentent la source, l'origine des fourmis issues de la fourmilière B_1 ou de B_2 . Pour traiter ces données, nous avons utilisé la méthode de l'analyse factorielle des correspondances (J.P. BENZECRI et coll., 1973).

B. Analyse des données par la méthode de l'analyse factorielle des correspondances

Contrairement aux méthodes probabilistes, cette méthode ne pose a priori aucune hypothèse sur la structure des données. Elle a l'avantage de s'appliquer à des tableaux de données très nombreuses et très diverses et de ce fait, elle est couramment utilisée par les biologistes : B. CHAUVIN (1976), M. TREUSSIER (1976), A. LENOIR et J.C. MARDON (1978), etc...

Les paramètres qui ont varié au cours des expériences successives, les catégories précédemment définies (catégories M , $M > D$, $M = D$, $D > M$) ainsi que chaque expérience ont été codés suivant le document appelé « plan carte » (tableau II). C'est à partir de ce document que sont codés les données : pour une variable donnée la modalité qui se trouve réalisée prend la valeur 1, les autres modalités prennent les valeurs 0. Ce mode de codage est appelé « codage disjonctif complet ». Les paramètres (caractères) qui apparaissent peu sont introduits comme « caractères supplémentaires » afin d'éviter que les résultats de l'analyse ne soient perturbés par des valeurs extrêmes. La méthode de l'analyse factorielle des correspondances présente en effet la propriété de pouvoir intégrer des « individus ou des caractères supplémentaires » : ces individus ou ces caractères n'interviennent pas directement dans l'analyse, mais se projettent à l'endroit où ils se seraient placés s'ils étaient intervenus dans l'analyse. Le nombre des paramètres introduits en tant que « caractères supplémentaires » varie d'une analyse à l'autre (3 analyses). En effet, l'interprétation de la première analyse nous a amenés à effectuer une deuxième analyse. Pour cette deuxième analyse, nous

Tableau II. — Plan carte.

— paramètres qui ont varié au cours des expériences successives.

Table II. — List of variables.

— variable parameters during successive experiments.

Identification des expériences	101 à 129 201 - 203 - 204 - 205 - 206
Ensoleillement	ciel dégagé ciel couvert ciel nuageux
Présence d'une toile au-dessus du dispositif	oui non
Saison	printemps été automne
Couvercle	en plexiglas grillagé
Heure à laquelle sont effectués les comptages	matin après-midi
Présence de nourriture les jours précédant l'expérience	pas la veille la veille 2 jours et plus
Durée du nourrissage préliminaire avant le début des comptages	entre 21 et 48 minutes plus de 49 minutes plus de 19 minutes (mais plusieurs périodes de nourrissage)
Nombre de fourmis qui fréquentent la source de nourriture avant la permutation des couloirs	entre 3,4 et 13 entre 15 et 34 entre 40 et 145
Température	entre 4°5 et 13°4 entre 13°5 et 19°4 entre 20° et 27°4
Humidité	inférieure ou égale à 69,9 % supérieure à 69,9 %
Pression atmosphérique	inférieure ou égale à 979,9 millibars supérieure à 979,9 millibars
Fourmilière	B ₁ B ₂
Catégorie d'influence respective des caractères D et M	M M = D M > D D > M M = D ou D > M
Année	1973 1974

avons intégré aux « paramètres supplémentaires » déjà définis pour la première analyse trois autres paramètres. Ce procédé est couramment utilisé dans l'analyse factorielle des correspondances (J.P. BENZECRI et coll., 1973 ; H. ABDI et J.J. GIRARDOT, 1977). Enfin, pour la troisième analyse, deux autres « paramètres supplémentaires » ont été introduits.

Les résultats des calculs effectués par l'ordinateur sont donnés sous forme de graphiques et de tableaux. Les graphiques permettent de visualiser simultanément les expériences et les paramètres qui les caractérisent. Les points « paramètres » et les points « expériences » se rangent le long de plusieurs axes. Ces axes sont hiérarchisés : le long de l'axe 1 s'alignent les points en fonction de la structure de corrélation la plus forte ; le long de l'axe 2 les points s'ordonnent en fonction de la structure suivante et ainsi de suite. L'analyse permet d'interpréter la signification de chaque axe.

Pour ne pas surcharger le texte, nous ne donnerons que les résultats de la troisième analyse et seuls les graphiques seront représentés (fig. 3a et 3b - les graphiques et les tableaux des trois analyses sont donnés par ailleurs, D. HENQUELL, 1978).

Résultats de la 3^e analyse

Les paramètres supplémentaires sont : ciel nuageux, présence ou non de la toile, fourmilière B₁ ou B₂, catégorie M = D, D > M, années 1973, 1974, automne, faible fréquentation de la source de nourriture, température située entre 4°5 et 13°4, couvercle de plexiglass et couvercle de grillage.

— Interprétation de l'axe 1 ($\pi = 24,46$).

Il singularise un ensemble de paramètres : toutes les fourmis s'orientent à l'aide de repères chimiques (catégorie M), les expériences se sont déroulées au printemps, le matin, sur la fourmilière B₂, le temps de nourrissage préliminaire se situe entre 21 et 48 minutes, le ciel est couvert, la température se situe entre 13°5 et 19°4, la pression atmosphérique est inférieure ou égale à 979,9 millibars, les fourmis ont été nourries la veille de l'expérience, les fourmis n'ont pas été nourries les jours précédant l'expérience (comme le montrent les calculs, ces deux dernières modalités sont relativement mal

Fig. 3a. — Représentation des " points observations " (•) et des " points paramètres " (*).
Axes 1 et 2. 3^e analyse (les paramètres soulignés sont cités dans le texte).

Fig. 3a. — Representation of " observation points " (•) and " parameters points " (*).
Axis 1 and 2. 3rd analysis (the underlined words are quoted in text).

Fig. 3b. — Représentation des " points observations " (•) et des " points paramètres " (*).
Axes 1 et 3. 3^e analyse (les paramètres soulignés sont cités dans le texte).

Fig. 3b. — Representation of " observations points " (•) and " parameters points " (*).
Axis 1 and 3. 3rd analysis (the underlined words are quoted in text).

corrélées et nous n'en tiendrons donc pas compte par la suite). L'axe 1 oppose cet ensemble de paramètres à tous les autres. Il démarque nettement les expériences effectuées au printemps de toutes les autres à une exception près (n° 110) que nous retrouvons proche des expériences d'été. Ce dernier point confirme ainsi l'importance de ce paramètre (i.e. le printemps) dans la constitution de cet axe. La réalisation des variables importantes (cf. ci-dessus) indiquent que leur apparition traduit des tendances marquées mais pas des démarquations tranchées.

Cet axe reste identique à ce qu'il était lors des première et deuxième analyses.

— Interprétation de l'axe 2 ($\pi = 11, 89$).

Il oppose les paramètres par lesquels s'expriment l'automne, à l'été et aux paramètres par lesquels s'exprime l'été. Cette opposition semble indiquer que le caractère « catégorie M > D » se place plutôt vers l'automne et que le caractère « catégorie D = M et D > M » se place plutôt vers l'été. Il rappelle ainsi l'axe 3 de la deuxième analyse.

— Interprétation de l'axe 3 ($\pi = 10,48$).

Il oppose les paramètres soleil, matin, présence de nourriture 2 jours et plus avant l'expérience, fréquentation moyenne de la source de nourriture. (ainsi que la catégorie M = D, en caractère supplémentaire) aux paramètres ciel couvert, pas de nourriture la veille, fréquentation importante, pression atmosphérique inférieure à 979,9 mb, catégorie M > D. Il révèle une liaison entre le temps couvert et l'utilisation préférentielle des repères chimiques.

CONCLUSION - DISCUSSION

L'analyse factorielle des correspondances montre que, dans notre situation expérimentale, l'utilisation des repères chimiques par toutes les fourmis qui s'engagent dans le labyrinthe (catégorie M) dépend étroitement des paramètres suivants :

- expériences faites au printemps,
- expériences qui se sont déroulées le matin,
- durée du nourrissage préliminaire de 21 à 48 minutes,
- ciel couvert,
- température entre 13°5 et 19°4,
- pression atmosphérique inférieure ou égale à 979,9 millibars.

En même temps, l'analyse des correspondances indique que, en été, les fourmis s'orientent surtout par rapport aux repères visuels ; elles sont alors aussi ou plus nombreuses que les fourmis s'orientant par rapport aux repères chimiques (catégories M = D, D > M). En revanche, en automne, le nombre

de fourmis qui se sont orientées par rapport aux repères chimiques est supérieur au nombre de fourmis qui se sont orientées par rapport aux repères visuels (catégorie $M > D$).

Les facteurs climatiques interviennent dans le degré d'utilisation des repères chimiques en automne et en été.

S'il nous est impossible de dissocier exactement la part respective des différents paramètres qui ont été analysés, notre étude apporte des éléments de réponse positive aux hypothèses formulées par d'autres Myrmécologues. En effet, R. ROSENGREN (1971, 1977), qui étudie plus spécialement la fidélité aux pistes et aux sites, émet l'hypothèse que les repères chimiques pourraient intervenir au printemps dans le guidage des jeunes ouvrières par les ouvrières « expérimentées ». Celles-ci s'orienteraient surtout par rapport aux repères visuels qu'elles ont appris l'automne précédent. Selon K. HORSTMANN (1976), qui étudie plus spécialement le recrutement en direction d'une source de nourriture, la piste chimique pourrait aider les jeunes approvisionneuses au cours de leurs premières sorties. De façon plus générale, les fourmis qui s'orientent par rapport aux repères chimiques seraient des fourmis « inexpérimentées », soit parce qu'elles effectuent leur première sortie, soit parce qu'elles n'ont pas encore appris à s'orienter sur les nouveaux repères visuels qu'elles rencontrent.

Ces hypothèses sont confortées par notre étude puisque l'association des paramètres « expériences se déroulant au printemps », « expériences se déroulant le matin », « expériences réalisées après une faible durée du nourrissage préliminaire », réunit les conditions optimales dans lesquelles la source de nourriture est exploitée essentiellement par des fourmis « inexpérimentées ». Lorsque ces conditions sont réunies, l'orientation de la totalité des fourmis engagées dans le labyrinthe se fait par rapport aux repères chimiques.

En effet, au printemps, les ouvrières qui sortent d'hibernation sont « inexpérimentées ». De plus, à cette époque de l'année la température nocturne est trop faible pour que les ouvrières sortent la nuit : le matin, les récolteuses font donc leurs premiers voyages à la source de nourriture. Cependant, lorsque ces mêmes ouvrières visitent régulièrement la source de nourriture, elles apprennent à se diriger sur des repères visuels. Elles n'utilisent plus la piste chimique pour elles-mêmes, alors qu'elles continuent à la déposer sur leur trajet de retour au nid, ce qui permet le guidage des nouvelles ouvrières recrutées à l'intérieur et à l'extérieur du nid.

Le rôle de l'expérience individuelle dans la substitution progressive ou partielle des repères visuels aux repères chimiques est suggéré par l'analyse des résultats obtenus en été : à cette époque, la majorité des fourmis engagées dans le labyrinthe s'est orientée par rapport à des repères visuels mais, dans aucune expérience, la totalité des fourmis ne s'est orientée par rapport aux repères visuels.

Dans nos expériences, l'emplacement de la source de nourriture n'a pas varié au cours de l'année. Etant donnée la fidélité de *Formica polyctena* pour les pistes qu'elle parcourt (J. DOBRANSKA, 1958 ; R. CHAUVIN, 1962 ; R. ROSENGREN, 1971), il est donc vraisemblable que la majorité des fourmis qui ont exploité nos sources de nourriture en été aient été des fourmis « expérimentées ». Mais, il y a toujours des fourmis qui se dirigent par rapport à la piste chimique puisque de nouvelles récolteuses sont recrutées.

Les résultats obtenus en automne paraissent en contradiction avec notre interprétation. En effet, l'analyse indique qu'en automne, la majorité des fourmis se sont orientées par rapport aux repères chimiques. Cette contradiction peut s'expliquer par le fait qu'en automne les fourmis n'avaient jamais été nourries dans cette direction. De ce fait, le nombre de fourmis « inexpérimentées » est très important.

Par ailleurs, les ouvrières « expérimentées » restent sensibles à la présence de repères chimiques présentés sur le trajet qu'elles empruntent (D. HENQUELL, 1978). Le retour aux repères chimiques en tant que repères d'orientation est ainsi toujours possible. Les fourmis peuvent alors utiliser les repères chimiques lorsque les repères visuels sont absents ; elles peuvent dévier de leur route habituelle pour emprunter les nouvelles pistes qu'elles rencontrent.

Afin d'apporter une preuve directe à ces hypothèses, nous nous proposons maintenant d'étudier le processus d'orientation en direction d'une source de nourriture avec des ouvrières d'âge connu dont toutes les sorties du nid seront contrôlées.

Bibliographie

- ABDI H., GIRARDOT J.J., 1977. — A propos de l'élaboration des questionnaires : quelques remarques suscitées par l'analyse des correspondances. *Actes du 6^e colloque sur les méthodes mathématiques appliquées à la géographie*. Besançon.
- BENZECRI J.P. et coll., 1973. — L'analyse des données. *Dunod* 1973, Tome I et II.
- CHAUVIN B., 1976. — La dynamique des combats chez l'Épinoche. Thèse de Doctorat ès sciences, Université René-Descartes (Paris V).
- CHAUVIN R., 1962. — Observations sur les pistes de *Formica polyctena*. *Ins. soc.*, 12, 311-321.
- DOBRZANSKA J., 1958. — Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants. *Acta Biol. Exper.*, 18, 55-67.
- DUELLI P., 1973. — The relation of astromenotactic and anemomenotactic orientation mechanisms in Desert Ant, *Cataglyphis bicolor* (Formicidæ, Hymenoptera). In *Information processing in the visual systems of Arthropods*. Ed. by R. Wehner, Springer Verlag.
- HENQUELL D., 1976. — Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelle. *Ins. Soc.*, 23, 577-583.
- HENQUELL D., 1978. — Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelle. *Thèse de Doctorat 3^e cycle*. Université de Franche-Comté, 1-80.
- HÖLLDOBLER B., 1971. — Homing in the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Science*, 171, 1149-1151.
- HÖLLDOBLER B., MÖGLICH M., MASCHWITZ U., 1973. — Communication by tandem-running in the ant *Camponotus sericeus*, *J. Comp. Physiol.* 90, 105-127.

- HÖLLDOBLER B., 1976. — Recruitment behavior home range orientation and territoriality in harvester ants *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1, 3-44.
- HORSTMANN K., 1976. — Über die Duftspur-orientierung bei Waldameisen (*Formica polyctena*, Foerster). *Ins. soc.*, 23, 227-242.
- JANDER R., 1963. — Insect orientation. *Ann. Rev. Ent.*, 8, 95-114.
- LANE A.P., 1977. — Recrutement et orientation chez la fourmi *Leptothorax unifaciatus* (Latr.) : Rôle de la piste et des tandems. *Thèse de Doctorat 3^e cycle*. Université de Dijon. 1-124.
- LENOIR A., MARDON J.C., 1978. — Note sur l'application de l'analyse des correspondances à la division du travail chez les Fourmis. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 287, 555-558.
- ROSENGREN R., 1971. — Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera Formicidæ). *Acta Zool. Fenn.*, 133, 1-106.
- ROSENGREN R., PAMILO P., 1976. — Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (*Formica rufa* group) in early spring. *Proc. II. I.U.S.S.I. Symposium, Warsaw*, 57-62.
- ROSENGREN R., 1977 a. — Foraging strategy of the wood ant *Formica polyctena*. I. Retention of fidelity to routes during nocturnal foraging and through the hibernation period. The question of dial periodicity. *Acta Zool. Fenn.*, 149, 1-30.
- ROSENGREN R., 1977 b. — Foraging strategy of the wood ant *Formica polyctena*. II. The role of age polyethism. *Acta Zool. Fenn.*, 150, 1-30.
- SCHNEIRLA T.C., 1953. — Modifiability in insect behaviour. In: *Roeder K.D., Insect Physiology*, 723-745, New York.
- 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 8° de XVI-1032 p. *W.H. Freeman, Publi.*, San Francisco, Calif. 1972.
- SUDD J.H., 1967. — An introduction to the behaviour of ants. *Edward Arnold*, London.
- TREUSSIER M., 1976. — Repartition de quelques micromammifères et principalement du mulot (*Apodemus sylvaticus*) dans plusieurs milieux de l'Aigoual et des Causses. *La terre et la vie*, 3.
- VOWLES D.M., 1954. — The orientation of ants. I: the substitution of stimuli. *J. Exp. Biol.*, 31, 341-375.
- VOWLES D.M., 1955. — The foraging of ants. *Br. J. Animal Behaviour*, 3, 1-13.
- WEHNER R., HERRLING P.L., FLATT I., 1970. — Etude de l'orientation optique de *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidæ) dans son biotope désertique naturel. *Ann. Inst. nation. Rech. agron. Tunisie*, 43, 3-26.