

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:243-250 (1989)

ETUDE DE L'ORIENTATION DE *Camponotus æthiops* AU LABORATOIRE:
RELATIONS AVEC LE POLYMORPHISME

B. LAFFORT & G. BEUGNON & V. FOURCASSIE

Centre de Recherches en Biologie du Comportement, URA CNRS 664, Univ. Paul Sabatier, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

RESUME

Cette expérimentation concerne les modes d'orientation et leurs variations selon la taille des individus. Sont testés essentiellement les repères visuels "terrestres" et dans une moindre mesure les repères olfactifs. Les données recueillies sont de deux types : Orientation initiale et relevés de trajets, et sont traités à l'aide de plusieurs tests statistiques (statistiques circulaires, analyse factorielle des correspondances).

Résultats principaux :

- Les repères visuels terrestres sont dûment employés par *C. æthiops*. Cependant, ceux-ci ne semblent être utilisés que lorsqu'ils sont placés latéralement (des repères placés au dessus de l'animal ne sont pas pris en compte).

- L'orientation olfactive existe chez cette espèce, mais a été peu observée au cours de cette expérimentation. Lorsque des repères terrestres et des repères olfactifs (supposés tels) étaient proposés d'une façon compétitive, les repères visuels étaient largement utilisés.

- Alors qu'aucune différence n'a été mise en évidence concernant le choix des repères en fonction de la taille des ouvrières, l'étude des trajets a permis de montrer une différence de comportement liée à la taille, vis à vis de ces repères.

Ces résultats montrent l'influence du polymorphisme sur les capacités d'orientation des fourmis étudiées, influence qui se révèle ici plus dans l'utilisation faite des repères, que dans leur choix.

Mots clefs: *Camponotus æthiops*, fourmi, orientation visuelle, polymorphisme

**LABORATORY EXPERIMENTS ON CAMPONOTUS æthiops' ORIENTATION:
RELATIONS WITH POLYMORPHISM.**

SUMMARY

The orienting modalities and their variation relative to the ant's size have been observed. The importance of the terrestrial visual cues, and at a lesser degree that of the olfactive ones, has been assayed.

Two types of data have been collected: Initial bearings and Paths characteristics. Data were processed with several statistical tests (circular statistics, factor analysis).

Main results are :

- Terrestrial visual cues are strongly used by *C. æthiops* to find its way. However, these cues seem to be efficient only when they are perceived in the frontal view field.

- Olfactive cues are also, used by this species, but in this experimental conditions, very few demonstrations of it were observed. When terrestrial and olfactive cues were proposed in a competitive way, visual guiding is largely pre-eminent.

- When no differences were observed in the choice of the cues by the study of initial bearings, path characteristics revealed a difference in orienting behaviour between small and large ants.

These results show the influence of polymorphism on orienting abilities of ants, in so far as we consider not only the choice of a given cue, but also the manner in which it is used.

Keywords: *Camponotus æthiops*, ant, visual orientation, polymorphism.

I. INTRODUCTION

La fourmi *Camponotus æthiops* Latr. (Sous-famille Formicinae) est une espèce abondante dans le midi de la France. Son nid, toujours sous-terrain, se trouve le plus souvent sur des talus exposés au Sud (Dartigues, 1978).

Présentant un polymorphisme net quoique continu, cette fourmi fait très peu de pistes chimiques persistantes, les ouvrières ayant plutôt tendance à fourrager seules. On peut donc supposer qu'elles utilisent dans leurs déplacements diurnes une information spatiale d'origine visuelle.

Ces caractéristiques font de *C. æthiops* un modèle intéressant pour l'étude du polymorphisme en relation avec l'orientation visuelle. Le choix de ce modèle s'explique d'autant mieux, que son polymorphisme mène à une morphologie de la tête très différente suivant la taille de l'insecte. Ainsi, les petites fourmis ont des yeux composés en position latérale, alors que les grosses les ont en position plutôt frontale (fig. 2).

De ce fait, il est tout à fait légitime d'imaginer des capacités d'orientation, différentes en fonction de la taille des ouvrières, qui conduiraient à un polyéthisme (division du travail) peu souple, puisque basé au moins en partie sur des caractéristiques déterminées dès la nymphose.

Dans un premier temps, nous chercherons à préciser la nature du polymorphisme chez les ouvrières de cette espèce. A la suite de quoi, les capacités d'orientation à point de départ visuel et chémoréceptif de ces insectes seront testées dans un dispositif expérimental permettant de manipuler indépendamment les deux types de repères visuels et chimiques. Les différences éventuelles dans les capacités d'orientation de fourmis de tailles différentes seront envisagées aussi bien en ce qui concerne la nature des repères utilisés que dans la façon dont les ouvrières les utilisent suivant les conditions expérimentales auxquelles elles sont confrontées.

II. MATERIEL ET METHODES

Les ouvrières de *C. æthiops* sont élevées au laboratoire dans une boîte rectangulaire approvisionnée en eau et en nourriture (grillon domestique et sucre de mélasse). Le couvain est placé dans un tube opaque et humide au sein du nid artificiel.

L'étude du polymorphisme est basé sur les mesures au microscope binoculaire de la longueur et de la largeur des têtes des 372 ouvrières composant la colonie.

Le dispositif expérimental conçu pour tester les mécanismes d'orientation est décrit dans la figure 1.

Situations expérimentales:

- **Situation d'apprentissage:** les ouvrières sont libres de se déplacer dans le dispositif pendant une dizaine de jours. L'accès au couvain est indiqué soit par une bande verticale noire placée à 60° à gauche de la seule issue y conduisant (fig. 1, i), soit par une autre bande noire placée à l'intérieur du dôme (fig. 1, j).

- **Situation contrôle:** afin de tester l'influence éventuelle de repères non contrôlés, aucun repère visuel n'est placé dans l'arène et le plan de course des fourmis est nettoyé à l'alcool dilué afin d'éliminer toute trace olfactive.

- **Première série expérimentale:** afin de tester le rôle des repères visuels en l'absence de repères chimiques éventuels, les repères visuels sont laissés dans les mêmes positions que lors de la phase d'apprentissage (i, j), et la plate-forme est nettoyée à l'alcool dilué.

- **Seconde série expérimentale:** afin de tester le rôle des repères visuels en présence de repères chimiques éventuels, la cible verticale (i) est déplacée de 180° juste avant le test, et les repères chimiques sont laissés dans leur position originelle.

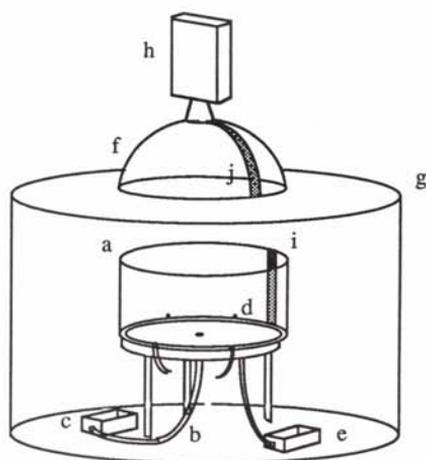


Figure 1: Experimental set-up for the study of ants' spatial orientation. Ants ascend spontaneously to the center of an arena (a) ($\varnothing=1$ meter) climbing inside a plastic tube (b) connected to the nest (c). They can then go back using the same exit, or choose one of the four other ones placed symmetrically in the wall. Only one of them (d) leads to a box (e) in which brood taken from the nest by the experimenter was placed before the beginning of each experiment. The three others tubes are culs-de-sac. A white opaque plastic dome (f) and a cylindrical screen (g) hide all the external visual landmarks from the ants' view. A videocamera (h) placed above the set-up, allows the recording of the animal's paths.

Figure 1: dispositif expérimental pour l'étude de l'orientation spatiale des fourmis. Les ouvrières accèdent spontanément au centre de l'arène ($\varnothing=1$ mètre) grâce à un tube plastifié (b) relié au nid (c). Elles peuvent ensuite revenir par la même issue, ou choisir une des quatre autres placées de façon symétrique autour de l'arène. Une d'entre elles (d) conduit à la boîte (e) dans laquelle le couvain a été préalablement déplacé par l'expérimentateur au début de chaque expérience. Les trois autres issues sont des dead-ends. Un dôme opaque en plastique blanc (f) et un écran cylindrique (g) masquent tous les repères visuels externes au dispositif, au dessus duquel un caméscope permet l'enregistrement des trajets des insectes.

Analyse des données:

- Orientation: indique la direction prise par une ouvrière dans l'arène, i.e. valeur angulaire relevée au premier point d'intersection du trajet de l'insecte avec un cercle proche de la périphérie. Données angulaires traitées à l'aide des statistiques circulaires (Batschelet, 1981).

- Trajets: l'ensemble des trajets décrits par les fourmis ont été discrétisés au moyen d'une table à digitaliser, et analysés sur micro-ordinateur (Apple II®).

Six paramètres ont été retenus:

- Vitesse moyenne (S, cm/sec.)
- Longueur totale du trajet (L, cm)
- Distance moyenne à l'origine (DO, cm)
- Index de sinuosité (W, %/cm)
- Vecteur moyen de la distribution des angles des azimuts

(longueur et direction)

Une analyse factorielle des correspondances a été effectuée sur ces données; les paramètres et les trajets sont alors représentés sur le même schéma descriptif.

III. RESULTATS

1. Polymorphisme:

Les valeurs des longueur et largeur des têtes des ouvrières sont transformées en coordonnées logarithmiques (figure 2), sur lesquelles une droite unique de pente différente de 1 peut être tracée, indiquant une allométrie monophasique selon Wilson (1971). Cette droite n'indique aucun point de rupture pouvant servir de limite claire susceptible de caractériser différentes sous-castes.

L'histogramme de fréquence de ces longueurs et largeurs de tête (fig. 3) nous indique cependant une distribution bimodale. Sur ce type de distribution, 3 sous-castes sont classiquement reconnues, bien qu'aucune base morphologique ou anatomique ne justifie ce choix, et que des données comportementales semblent, au moins dans le cas de *Camponotus sericeiventris* plutôt indiquer une séparation en deux sous-castes (Busher *et al.*, 1985). De ce fait, deux classes de tailles ont été délimitées dans le cas présent ("petites" et "grandes" ouvrières), et les ouvrières ont été marquées selon leur classe de taille à l'aide de peinture à maquette.

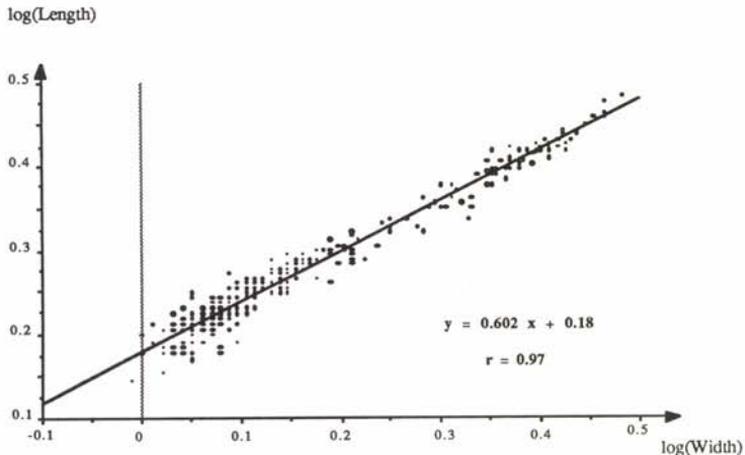


Figure 2: Plotting of the values of the length and width of the ant's head on a logarithmic/log curve (n=372). r: correlation coefficient.

Figure 2: Distribution des longueur et largeur de tête en coordonnées logarithmiques (n=372). r: coefficient de corrélation.

2. Orientation spatiale:

Etant donné le faible niveau d'activité des grandes ouvrières à l'intérieur du dispositif quand elles cotoient celles de petite taille, les individus ont été séparés selon leur classe. Les expériences ont été effectuées sur les petites ouvrières dans un premier temps, puis répliquées sur les grandes.

2.1. Orientation (valeurs angulaires):

2.1.1 Groupe contrôle: Les distributions des petites et des grandes ouvrières ne s'avèrent pas différentes (Test de Watson, $U_2=0,445$; ns). Les données ont donc été représentées sur le même graphique (figure 4). Quelque soient leur taille, les ouvrières se sont réparties uniformément (Test de Rayleigh, $Z=0,18$; ns) à la périphérie de l'arène. On peut donc penser qu'aucun repère spatial non contrôlé n'est utilisé par les fourmis testées.

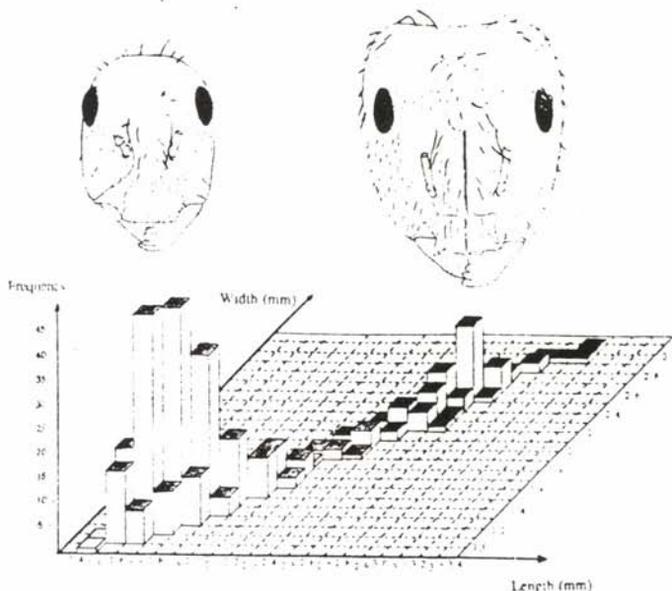


Figure 3: - Bottom: Frequency histogram of the length and width values of the workers' heads ($n=372$). Black tops : large ants, grey tops : small ants.

- Top: Drawings of the head of a small and a large ant based on photographs taken with a scanning electron microscope.

Figure 3: - Bas: Histogramme des fréquences des valeurs de longueur et largeur des têtes d'ouvrières ($n=372$). En noir: grandes ouvrières, en grisé: petites ouvrières.

- Haut: Dessins de têtes d'une grande et d'une petite ouvrière d'après photographies au microscope électronique.

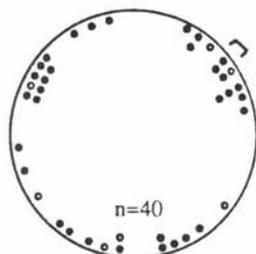


Figure 4: Distributions of small (\bullet) and large (\circ) ants at the periphery of the arena without visual and chemical cues. The exit hole leading towards the nest with the displaced brood is indicated by an open rectangle at the top right of the circle.

Figure 4: Distribution des petites (\bullet), et des grandes (\circ) ouvrières à la périphérie de l'arène, sans repère visuel ou chimique. L'issue menant à la boîte contenant le couvain est indiquée par un rectangle ouvert, en haut à droite du cercle.

2.1.2 Première série expérimentale: repère visuel latéral, plateforme nettoyée à l'alcool. Les deux distributions ne sont plus uniformes (figure 5), (Test de Rayleigh, $Z=14,78$; $p<0.001$ pour les petites et $Z=32,47$; $p<0.001$ pour les grandes ouvrières), et quelque soit leur taille (Test de Watson, $U_2=0,054$; ns), les fourmis se sont significativement dirigées entre l'issue menant au couvain et la cible latérale noire, en un point localisé à l'intérieur de l'intervalle de confiance encadrant le vecteur moyen, avec une probabilité Q de 0,95.

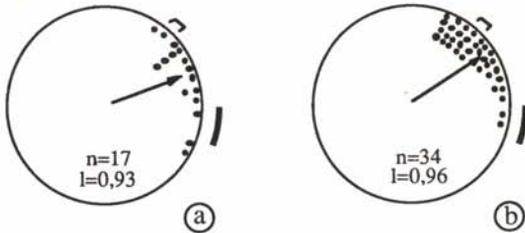


Figure 5: Distributions of the small (a) and large (b) workers in the experimental set-up. The vertical visual target is indicated by the black arc of circle. Each black point represents the direction taken by an individual when arriving at the periphery of the arena. The arrow corresponds to the mean vector of the distribution. Its length $0 \leq L \leq 1$ is an indication of the concentration of the distribution of the sample. Dotted lines are the limits of the confidence interval of the mean vector with a probability $Q=0.95$. Other notations as in figure 4.

Figure 5: Distribution des petites (a) et des grandes (b) ouvrières dans le dispositif expérimental. Le repère visuel latéral est indiqué par l'arc de cercle noir. Chaque point noir représente la direction prise par un individu en arrivant à la périphérie de l'arène. La flèche correspond au vecteur moyen de la distribution. Sa longueur comprise entre 0 et 1 est fonction de la concentration des points de l'échantillon. Les lignes pointillées sont les limites de l'intervalle de confiance du vecteur moyen, avec une probabilité Q de 0,95. Pour les autres notations se reporter à la figure 4.

Quand le repère visuel est placé dans la partie dorsale du champ visuel des ouvrières (figure 6), les distributions des petites ouvrières comme celles des grandes, sont uniformes (Test de Rayleigh, $Z=0,77$, ns pour les petites et $Z=0,60$, ns pour les grandes ouvrières). Ceci tend à montrer que cette cible visuelle dorsale n'est pas utilisée comme repère pour guider les insectes vers le couvain.

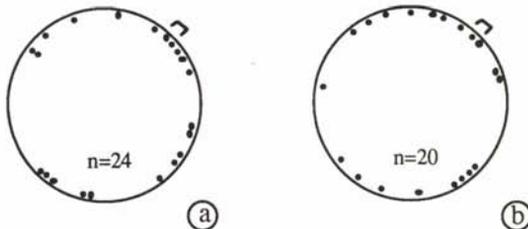


Figure 6: Distributions of the small (a) and large (b) workers with the visual black target located in the dome above the walking area. No mean vectors are indicated since distributions are randomly distributed. Other notations as in figure 7.

Figure 6: Distribution des petites (a) et des grandes (b) ouvrières, le repère visuel étant placée dans le dôme, au dessus de l'aire de déplacement. Aucun vecteur moyen n'est indiqué, car les distributions sont aléatoires. Pour les autres notations, se reporter à la figure 5.

Il semble d'après ces résultats, qu'il n'y ait pas de différences entre les deux classes de taille de fourmis, quant à leur orientation. En l'absence d'information olfactive, les fourmis des deux tailles utilisent le repère visuel latéral (quand sa position n'est pas modifiée par rapport à la situation d'entraînement), mais pas le repère dorsal.

2.1.3 Deuxième série expérimentale: Le repère visuel latéral est tourné de 180° juste avant l'expérience, et les éventuels repères chimiques sont laissés tels quels (figure 7). La distribution est uniforme pour les petites ouvrières (Test de Rayleigh, $Z=1,38$, ns) mais est plutôt bimodale pour ce qui concerne les grandes (test de Rao, $\bar{U}=196$, $p<0.01$). On pourrait penser que les grandes ouvrières s'orientent de façon olfactive, mais en observant

les trajets (figure 8), on s'aperçoit que les animaux ne vont pas directement vers la périphérie de l'arène.

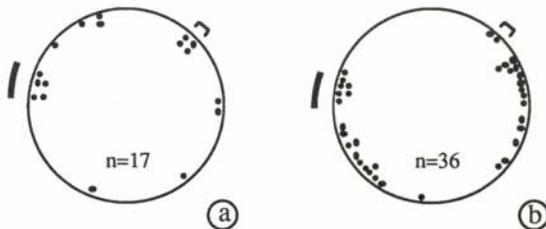


Figure 7: Distributions of small (a) and large (b) ants when the black vertical target is rotated by 180° just before the experiments. No mean vectors are indicated insofar as distributions are randomly distributed. Other notations as in figure 5.

Figure 7: Distribution des petites (a) et des grandes (b) ouvrières, quand le repère visuel latéral est tourné de 180° juste avant l'expérience. Aucun vecteur moyen n'est indiqué, les distributions étant aléatoires. Pour les autres notations, se reporter à la figure 5.

2.2 Analyse des trajets.

L'analyse des données basée uniquement sur les relevés d'orientation tels que nous les avons présentés jusqu'à présent n'a pas pu mettre en évidence de différence nette entre les ouvrières de taille différente. Neuf trajets ont été étudiés pour la situation contrôle ainsi que pour chacune des situations des premières et deuxième série concernant le repère visuel latéral. Une analyse factorielle des correspondances a été effectuée sur ces 45 trajets. Celle-ci révèle, par contre, une différence entre les fourmis pour chaque situation expérimentale (figure 8).

En effet, on peut observer que chaque groupe de trajet correspondant à une situation pour une taille donnée, se localise au minimum sur un demi-plan de la représentation (la situation contrôle mise à part).

Il est en fait possible de distinguer des groupes de trajets types en fonction de la taille des ouvrières:

- les trajets courts, s'étalant sur une petite surface et essentiellement vers la direction de l'issue menant au couvain (fig. 8: a, b, c), sont typiques des petites ouvrières en situation de repère visuel fixe (dont la position n'a pas été modifiée depuis la période d'entraînement). Les ouvrières de grande taille placées dans la même situation expérimentale effectuent des trajets plus sinueux et plus lents (d).

- pendant la deuxième série d'expérimentations (repère tourné), les petites ouvrières effectuent des trajets variables en ce qui concerne leur longueur (e, f, g) ou leur dispersion (r et D°), mais s'opposent aux trajets des grands individus sur le plan de leur vitesse (plus importante chez les grandes) et de leur sinuosité (plus forte chez les petites).

IV. DISCUSSION

Les fourmis de l'espèce *C. athiops* présentent un polymorphisme du type allométrie monophasique avec une distribution bimodale. Les petites ouvrières se différencient des grandes par la position plus latérale de leurs yeux composés.

Les deux types d'ouvrières utilisent des repères visuels dans leurs déplacements quand ils sont placés dans la partie frontale (et non dorsale) de leur champ visuel.

L'analyse des trajets a permis de mettre en évidence une différence qualitative entre ouvrières des deux classes de taille, qui semble indiquer une meilleure maîtrise de l'environnement visuel par les petites fourmis.

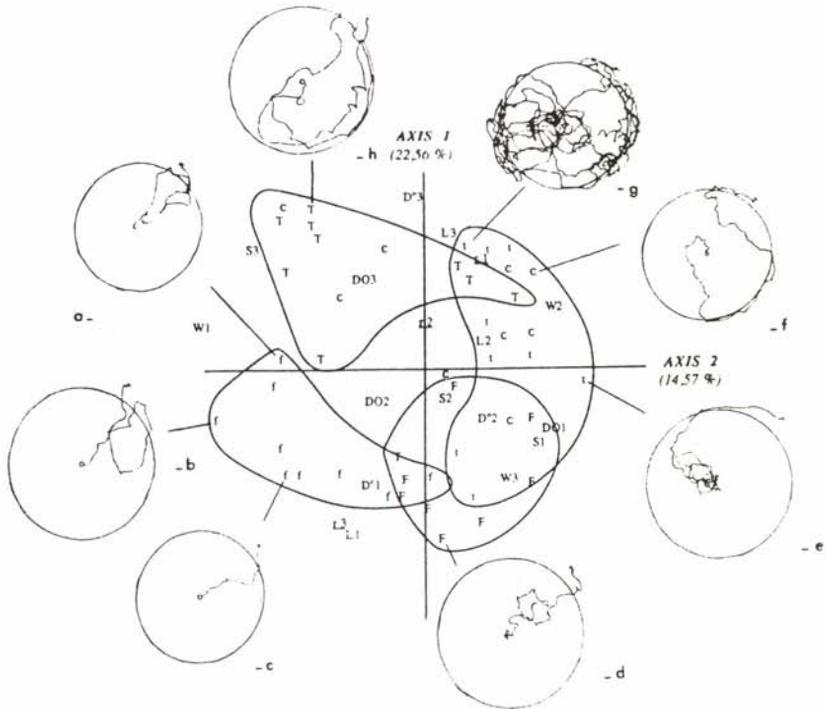


Figure 8 : Results of the factorial analysis indicating the localization of the 45 paths analyzed (nine paths/situation) and their descriptive parameters on the plane defined by the two first axes. 1-9 : small (f) & large (F) ants' paths in the first (fixed cue), in the second (t and T; turned cue) and in the control situation (S). a - h : typical paths of the different situations. W=winding index, S= speed of walking, L=length of the path, DO=mean distance to the origin point, D° & r : direction and length of the mean vector of the azimuthal angles ($0 \leq r \leq 1$).

Figure 8 : Résultats de l'analyse factorielle des correspondances indiquant la localisation des 45 trajets (9 trajets/situation), et de leurs paramètres descriptifs, dans le plan décrit par les deux premiers axes. 1-9 : trajets des petites (f) et grandes (F) ouvrières dans la première (repère fixe), dans la deuxième (t et T; repère tourné) situation expérimentale, ainsi que dans la situation contrôle (S). a-h : trajets typiques des différentes situations. W=index de sinuosité, S=vitesse moyenne, L=longueur du trajet, DO=distance moyenne à l'origine, D° et r : direction et longueur du vecteur moyen de la distribution des angles des azimuts ($0 \leq r \leq 1$).

REFERENCES

- BATSCHLET, E., 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, New-York, 371p.
- BUSHER, C. E., CALABI, P., TRANIELLO, J., 1985. Polymorphism and division of labor in the neotropical ant *Camponotus sericiventris* Guerin (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 78: 221-228.
- DARTIGUES, D., 1978. *Etude du polymorphisme chez Camponotus aethiops Latreille (Hymenoptera, Formicidae). Aspects biométrique et biologique*. Thèse de 3ème cycle, Toulouse, 130p.