

# Doctorat de l'Université de Toulouse

préparé à l'Université Toulouse III - Paul Sabatier

---

Morphologie fonctionnelle et biomécanique du transport de charge chez la fourmi

---

Thèse présentée et soutenue, le 18 octobre 2024 par

**Jordan DRAPIN**

**École doctorale**

SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingenieries

**Spécialité**

Ecologie, biodiversité et évolution

**Unité de recherche**

CRCA - Centre de Recherches sur la Cognition Animale

**Thèse dirigée par**

Pierre MORETTO et Vincent FOURCASSIE

**Composition du jury**

M. Claudio Lazzari, Rapporteur, Université de Tours

M. Anthony Herrel, Rapporteur, Université Paris-Sud

Mme Audrey Dussutour, Examinatrice, CNRS

Mme Anick Abourachid, Examinatrice, Université Paris-Sud

M. Julien Serres, Examinateur, Aix-Marseille Université

M. Pierre Moretto, Directeur de thèse, Université Toulouse III - Paul Sabatier

M. Vincent Fourcassié, Co-directeur de thèse, CNRS





**Morphologie fonctionnelle et  
biomécanique du transport de charge chez  
la fourmi**



*"La vérité scientifique a pour signe la cohérence et l'efficacité."*

**Aimé Césaire**



## Remerciements

Cette thèse est en réalité le fruit du concours de nombreuses personnes, qui ont su chacune à leur manière m'aider à franchir le gouffre que représente une thèse.

Tout d'abord **Pierre Moretto**, qui a su poser les idées directrices de cette thèse, et qui, depuis mon stage de M2, m'a aiguillé et m'a permis de m'ouvrir au monde international de la recherche et à celui de la biomécanique. Ce doctorat, je n'aurais pas pu l'accomplir sans ton soutien malgré les rebondissements initiaux et sans ta confiance pour les projets un peu partout dans le monde.

Ensuite, mon très cher **Vincent Fourcassié**, que je tenais à remercier très chaleureusement pour toutes nos discussions scientifiques sur les points méthodologiques (ou biomécaniques) de ma thèse. J'ai eu beaucoup de chance de travailler à tes côtés : ton savoir impressionnant, ta bienveillance (parfois un peu trash), ta justesse peu importe ton interlocuteur, ton efficacité, ta patience et ta rigueur scientifique m'ont énormément apporté tout au long de la thèse et lors de la rédaction de ce manuscrit. Merci également d'avoir écouté mes doutes lorsque je les ai partagés et de m'avoir aiguillé pour la suite de mes aventures.

Je remercie également l'ensemble des membres du jury : les rapporteurs, **Anthony Herrel** et **Claudio Lazzari** pour avoir accepté d'évaluer mon travail. Les examinateurs.ices, **Anick Abourachid** et **Julien Serres** d'avoir accepté de faire partie de mon jury, ainsi que ma très chère **Audrey Dussutour**. Enfin je remercie Santiago Arroyave-Tobon, d'avoir fait le déplacement pour ma soutenance. Malgré la charge supplémentaire de travail qu'incombe de faire partie d'un jury de thèse, vous avez tous · tes répondu présents et acceptés d'évaluer l'intérêt et la pertinence de ces travaux. Vos retours, propres à vos domaines d'expertises ont été, riches en positivité et stimulants sur le plan scientifique tout au long de nos discussions. J'espère vous avoir fait découvrir aussi, quelques aspects du monde des fourmis.

J'aimerais bien-sûr remercier toutes les personnes avec qui j'ai eu la chance de collaborer de près ou de loin, et qui m'ont énormément aidé dans la réalisation ou l'amélioration de cette thèse.

Je remercie tout d'abord 'les gens de Marseille' comme je vous appelais. **Santiago Arroyave-Tobon**, avec qui j'ai passé un nombre incalculable d'heures à échanger par zoom ou par mail depuis le M2 et que j'ai enfin pu rencontrer physiquement 4 ans après, durant les 5h de ma soutenance. Tu es l'une des personnes les plus importantes de ce projet, et je te remercie d'avoir été en quelque sortes mon troisième encadrant de thèse. Je remercie aussi **Jean-Marc Linares**, la force tranquille qui sait ramener à la réalité pour sa contribution.

Dear **Pr. Evan Economo**, I was very honored to have worked with you during these 6 months. Thank you for this unique opportunity that few PhD students get to experience during their thesis. Thank you also for all your advice and supervision, which I hope will continue over time.

Merci également à **Mathieu Molet** et **Michaël Gauthier** qui ont accepté de faire partie de mon comité de suivi de thèse. Ça a été un honneur pour moi d'avoir pu bénéficier de vos conseils qui ont su faire évaluer mon travail, et d'avoir pu échanger avec vous tout au long de mon parcours.

Merci, **Dominique Carval** et **Mathieu Coulis** de m'avoir permis d'apporter une toute petite pierre au développement de la recherche sur mon île, de m'avoir ouvert vos locaux et de m'avoir

emprunté du matériel pour cette mission. J'espère pouvoir continuer d'échanger avec vous, pour entretenir ce lien créé.

Je souhaite sincèrement remercier l'ensemble des stagiaires que j'ai eu la chance d'encadrer qui, représentent le sens même de ce travail. Tous.tes m'ont permis d'avancer de manière significative dans le traitement des données de cette thèse. Avant ma thèse, **Tanguy Puluhen** et **Moran Le Gléau** avec qui on échangeait quotidiennement sur le modèle. Pendant ma thèse : **Anton Kaniewski, Etienne Lopi, Pierre-Alexandre Grott, Nicolas Carrere, Dmitry Sverkalov et Juliette Verheye**. Je m'excuse encore pour le travail qui était souvent long, fastidieux et répétitif et je vous remercie de vos sourires et de votre investissement malgré cela. Les nombreuses heures de discussions avec vous, mais aussi vous taquiner, me manqueront.

Ps : N'oubliez pas d'écrire vos mat et met, de ne pas me challenger (Juliette oui tu es la plus forte), de vous ouvrir aux gens autour de vous et surtout de vous faire confiance.

Dans ce cadre un peu plus professionnel, je remercie la **Collectivité Territoriale de la Martinique**, d'avoir fait confiance à mon projet et d'avoir financé ma thèse au cours de ces 3 années.

J'aimerais également remercier l'ensemble de l'équipe CAB dans laquelle j'ai été accueilli avec beaucoup de bienveillance. Je veux remercier particulièrement **Cristian Pasquaretta, Renaud Bastien, Richard Bon, Ramon Escobedo, Guy Theraulaz et Christian Jost** pour leurs conseils lors des réunions d'équipe. Merci beaucoup, **Valentina Rodriguez-Rada** de t'être occupée de mes petites fourmis capricieuses et de partager avec moi la peine de voir le soleil disparaître et le froid s'installer. **Hugo Mérienne**, mon prédécesseur de thèse, merci d'avoir pris le temps de me conseiller sur les setups et les mauvaises habitudes des Messor. Ton aide m'a permis de me lancer sous les meilleurs auspices. Un très grand merci à **Mathieu Morreau**, avec qui j'ai passé trop peu et beaucoup de temps sur les codes, les formations et les réseaux de neurones resNet. On n'a pas réussi à achever notre projet mais merci pour ton acharnement et ta bienveillance envers tout le personnel non permanent. Un immense merci à **Maud Combe** que tout le monde va voir avec la phrase : «Maud j'ai un problème, tu peux m'aider 5 min stp?», 5 min qui se transforment en 3h ou 3 jours. Merci beaucoup, pour tout ce que tu fais au labo et pour nous au quotidien. Je remercie **Patrick Arrufat**, l'une des mémoires vivantes du labo, pour avoir amélioré lumineusement mon dispositif expérimental. Merci pour ta pédagogie et ta passion pour l'électronique et la physique dont je ne comprends toujours pas toutes les subtilités. Les nouvelles générations de doctorants ne savent pas ce qu'elles perdent à ne pas te connaître. J'aimerais remercier **Aurore Avarguès-Wever, Antoine Wystrach, Jean-Marc Devaud, Raphaël Jeanson, Jean-Paul Lachaud, Enikő Csata et Abel Bernadou** pour le temps précieux qu'ils m'ont accordés malgré leur emploi du temps chargé. Un grand merci à **Katia Bailey** pour son aide tout au long de ma thèse ("Madame Baileyyyyyyyy! je n'ai pas de pointe bic"), mais aussi **Mathilde Rasolomalala et Charlotte Belley** pour leur efficacité.

I would also like to extend my heartfelt thanks to the members of my second team, **Arilab**, for all the time they spent training me despite their busy schedules, for all their positivity and for all their kindness on this little paradise that is OIST on the island of Okinawa : **Adam Khalife, Leonardo Tozetto, Yazmín Zurápiti, Gaurav Agavekar, Larisa Kiseleva, Riou Mizuno, Francisco Hita Garcia, Jamie Kass** (I miss your smile, bravo for your position!) and all the students I met.

Of course I can't forget my landmarks during this mini adventure : **Julian Katzke** (office Sensei, blender mentor), **Lazzat Aibekova** (working girl and my muscle supervisor), **Alexandre Casadei Ferreira** (Caribbean food friend and 3D slicer supervisor), **Adrian Richter** (the guy with the life of 10,000 ants), **Shubham Gautam** (my forever buddy), **Arthur Matte** (Frenchy coup de coeur). Miss you guys!! And last but not least, **Chisa Oshiro** for all her professionalism. You are the keystone of this team. I'm very proud to have met you, and I will not forget my promise of french apero when our paths will cross again.

Aussi j'aimerais remercier **Pascale Mercier** d'avoir acceptée d'être ma mentore et d'avoir pris du temps pour moi et mes doutes lors de nos repas dans le cadre du mentorat initié par **Julie Batut**. Julie, je n'ai pas les mots pour décrire tout le bien et la joie que tu fais autour de toi. J'ai eu beaucoup de chance d'avoir croisé ton chemin, tu es une personne Formidable. Ayez une Julie dans vos vies!

Il m'est impossible d'oublier l'ensemble des personnes que j'ai pu rencontrer lors de cette belle aventure de thèse, que ce soit à Toulouse ou au Japon. Ces trois années de thèse n'auraient pas été les mêmes sans votre présence au quotidien. Ainsi je remercie les membres du labo qui font que cet endroit reste un endroit chaleureux.

Il ne peut être qu'évident que ma plus profonde gratitude va vers **Gérard Latil**, une autre mémoire vivante de ce labo. Je n'accepte toujours pas ton abandon pour la retraite. Les autres générations de doctorants ne connaîtront pas ce que c'est de t'avoir. On en a bouffé de la poussière à travers nos aspirateurs et consommé de l'acide formique pour les TP, mais toujours dans la bonne humeur. Merci infiniment d'avoir été sur ma route et de m'avoir suivi en Martinique pour récolter les fourmis. On admettra tous les deux que sans **Josseline** on n'aurait pas réussi. Je te remercie également pour tous ces moments au labo, de m'avoir partagé ton amour pour les fourmis et ta passion pour la médiation scientifique. Ps : toujours pas fan du ski n'en déplaie à Josseline mais toujours partant pour le brame du cerf, mais, s'il te plait arrêtes de pleurer, on reviendra, promis.

Ce paragraphe beaucoup trop sentimental me permet de faire la transition et de remercier les membres du « Comité Gégé Bonheur » : **Audrey Dussutour, Isabelle Massou, Marlène Botella** et **Alix Gabrielli**. Merci pour ce moment, votre soutien, votre gentillesse et votre bonne humeur quotidienne. Plus encore, je sais que dans le monde scientifique actuel vous êtes une « safe place ».

Je tiens ensuite à remercier comme il se doit les doctorants du labo qui ont été d'un soutien incomparable, et avec qui j'ai partagé des moments de réussite, de galères et de joie qui resteront gravé à vie. Merci pour les voyages partagés avec vous : en Tunisie, au Japon, ou Albi, les week-ends dans les Cévennes, dans les Asturies, à Guzet, Saléchan, Salou.. Mais également tous ces moments authentiques et agréables partagés qui m'ont aidées à me sortir du quotidien loin des miens et d'avoir supporté mon caractère.

Merci aux vieux (doctorants) du CRCA pour leur aide, leur soutien moral, au début de ma thèse. Non je ne voulais pas vous connaître et oui vous m'avez brisé le cœur en partant du labo. Je vous aime (pas).

**Nour Sghaier** ma partenaire in crime, de danse, de bouffe, de rire, de voyage et de directeur de recherche. Ma thèse n'aurait pas été la même sans toi, et non « ce n'est pas la Mecque ni la muraille de Chine ici on est au Japon ! ». Hâte de rire autant en Martinique et Saha de Jacob pour

lui avoir fait découvrir ton univers et celui de tes parents. Merci, **Emilie Mauduit**, ma « moche » préférée, concurrente en powerpoint, dans le cœur de Gégé, et reine des traquenards ! Bravo pour tous tes combats, et charbonnons, nous avons un labo à monter. Mais surtout n'oublies pas : 6 pattes c'est toujours mieux que 8. **Mathilde Lacombrade**, Jack Sparrow du labo, « bobo busy manip girl », merci pour toutes ces aventures, et pour toutes les situations rocambolesques de ta vie de saucisses. Tes cris d'effroi suite à mes tirs de nerfs étaient pour la plupart toujours justifiés. Ps : vive les temps calmes. Ma petite **Manon Ternois**, merci pour ta force tranquille et pour ta positivité débordante. Tu es la douceur qui m'a été indispensables pour avancer sur cette thèse, sauf quand tu as un fusil ou un couteau en main. Merci **Ines Noureddine**, la reine du style, pour tous les bons moments au grand bureau et les combats que tu as mené pour nous quitte à en perdre des plumes. Tu es assurément l'une des personnes les plus fortes que je connaisse, je suis fier d'avoir été à C2PO avec toi. **Stéphane Kraus**, allé là ! c'est ton tour, merci pour ta ronchontivité et ta clairvoyance engagée tout au long de ma thèse. **Julie Rivière**, alias mon piti shot de jus de pomme, merci pour la dose de cutitude trash qui t'accompagne tous les jours. Et je te l'accorde, des fois, juste des fois . . . Il était agréable de recevoir un de tes petits câlins. Aldi ou **Alid Al Asmar**, merci pour ta fibre artistique et photographique et pour les combats menés pour nous. Hâte de passer te voir au Japon.

Un chaleureux merci à **Louise Bestea** (pour toutes les soirées à l'appart, et m'avoir intégré), **Yuan Lai** ("Chienne de vie", yes I'm the best), **Mathieu Kunetz** (copain d'amour vache for ever), **Florent Le Moël** ("bougues trop et je te flingue", futur copain de cinématique ?), **Jessica Sanches** (can't wait to come to see Atta in Brasil), **Ana Moran** ("Je viens vous voir mais j'ai la flemme de partir", MSE for ever), **Léo Clément** (la meilleure pelleteuse en récolte de fourmis), **Gregory Lafon** ("mais t'inquiète ça va aller, regardez-moi"), **Farès Sayegh** (just for your smile), **Djamaa Atamena**, **Célia Bak**, **Antoine Prunier**, **Flora D'Olivera Da Silva**, **Weija Wang**, **Aurèle Bousard**, **Alexandre Dore**, **Matthias Durrieu**, **Florent Lockteff**, **Alex Rejaud**, **Claudie Carron**.

Un merci spécial aux post-doc avec qui j'ai pu discuter, **Iulia**, **Ben**, **Marco**, **Luigi**, **Pierrick**. Enfin je remercie particulièrement **Charlotte Doussot** ("mais c'est qui lui ?", mais enfin Chaaa !) et **Laure-Anne Poissonier** ("maiiis euuh ! !") pour tous ces moments passés ensemble.

Également un très grand merci au nouveaux doctorants (plus si nouveau). Mes deux compagnons de bureau **Josselin Duffrene** et **Perinne Bonavita** qui ont dû me supporter durant la rédaction du manuscrit. Merci pour toutes ces discussions, merci à vous de m'avoir alimenté et d'avoir su m'accompagner dans cette finalité. Mon petit Jo-bis restes toujours aussi à l'écoute que tu l'es. Perrine, ne doutes pas, tu connais maintenant ta voie. Un chaleureux merci à **Juliane Mailly**, **Oceane Dazere-Peres** ("saluut mer !"), **Samantha Bechet**, **Elena Kerjean**, **Anthony Defert** (drosoporn film maker), **Hugo Vey Peyre** (et ses soirées « tranquilles »), **Thomas Bechard**, **Zahra Ghasemi-Abyazani**, **Lola Faure**, **Cathaline Robert**, **Romain Hacquet**, **Catherine Maccrì**. Et à la relève **Antoine l'Empereur** et **Mario-us Albino**, je vous souhaite le meilleur pour cette grande aventure. Enfin je remercie **Sarah** (mon amie des curiosité), **Marion** (chuut ! !), et **Blandine** (on n'a toujours pas construit nos nids) ainsi que **Alice Rouzes** pour leur bonne humeur tout au long de leur passage. Aussi, je tiens particulièrement à remercier **Rémy Canet** et **Mélanie Delgarric** pour leur soutien, vous êtes les meilleur · es.

Enfin, au-delà du cadre académique, cette thèse a rythmé ma vie durant 3 années et je souhaite sincèrement remercier mes amis qui ont partagé avec moi les moments de joies et de peine.

First I would like to thanks all the OIST student community : **Alessandro, Léticia, Josi, Oliiii, Lorenna Baitan, Nikola, Tara, Kazi, Maria, Jack, Juliana, Diala, Courtney, Santa, Lakshmi, Camila, Paula, Ianto, Lea, Sam, Mat, Paulette, Sam and Naima**. Miss you guys and don't forget : don't fall in love with students.

Merci à ma famille de cœur, celle que j'ai choisie : **Céline Boulín, Cédric Nicar, Laurianne Relav, Clara Troc, Livia Cabasset-Bambou, Lindsay Trouard, Floriane Nérís, Evolène Rames, Jessica Mathieu-Printemps et Audrey Kanor**. Depuis plus de 10 ans vous êtes mon repère ici, et vous m'apprenez chaque jour ce qu'est de vivre (même en pleine rédaction : 'Free jojo'!). Et tous ceux qui font partis de ma vie depuis toujours : **Jordan, Samy, Krisly, Nico, Kath, Nao, Angie, Eva, Maryka, Youssou, Flat et Féfé**. Cette thèse est et a été ce qu'elle est grâce à vous. **Bel merci !!**

Le mot Merci n'est clairement pas suffisant pour décrire à quel point je suis honoré que tu sois présent dans ma vie **Maxime Bellocq**, merci de me rappeler de vivre au quotidien. Merci à toi et à ta **famille** pour votre écoute et tous ces moments, tout simplement merci d'être vous. Hâte de voir ce que l'avenir nous réserve, on se sait. Merci aussi à la team de Choc : **Inès, Camille, Valentin, Carzon et Eno, Vivian, Lucas, Hugo, Elisa, Loïse, Zack, Katy, Gilou et Coco, Fifi et Véro, LauLau et Jean-phi, et tous les dentaires** pour toutes les aventures passées à venir.

Enfin, ma dernière pensée sera pour **ma famille**, pour leur soutien sans faille et leur compréhension parfois approximative mais toujours bienveillante. L'aventure n'a pas toujours été facile, mais nous avons su surmonter les dures épreuves de la vie tous ensemble. Votre soutien est au cœur de cette réussite. À **mes tantes, mes oncles** sans oublier **mes cousin.s.es** : oui je suis "docteur en fourmis maintenant".

À **ma mère, mon père, mon grand-père, mon frère et ma sœur**, on ne se le dit que très peu mais vous êtes les personnes les plus importantes de ma vie, je vous aime, on se sait. Ni les kilomètres, ni les océans, ni le temps ne saura nous séparer, vous avez su me le montrer. Mon plus beau cadeau était vos regards lors des étapes les plus importantes de cette thèse. Cette thèse est la mienne mais aussi la vôtre, on a réussi. Et, **maman**, ne t'inquiète, je suis souvent très loin, mais tout va bien, je suis bien entouré.

Un doctorat, c'est tout un parcours... Riche en aventures, en doutes, en travail acharné et en émotions... Une expérience que je n'ai pas regretté de vivre.

Encore une fois, à vous tous.tes merci !



## Résumé

L'éthologie s'intéresse depuis longtemps à la division du travail chez les insectes sociaux. Chez les insectes sociaux, certaines espèces sont caractérisées par un polymorphisme de la caste ouvrière, où les individus présentent souvent un rôle directement lié à leur morphologie externe. Chez les fourmis présentant ce polymorphisme par exemple, les individus les plus gros, appelés généralement soldats, assurent la défense de la colonie. Cependant, il arrive qu'il soit plus difficile d'établir ce lien pour certaines tâches, comme c'est le cas du comportement de transport de charge chez les fourmis. La fourmi granivore *Messor barbarus* que nous avons étudiée dans cette thèse présente une division du travail dans le transport de charge parmi les ouvrières de différents morphes appelés minor, media et major, sans pour autant que cela puisse être expliqué simplement par les différences dans leur morphologie externe. Notre hypothèse est donc que cette division du travail pourrait être expliquée par des différences dans l'organisation et les propriétés biomécaniques de leur système musculo-exosquelettique.

Dans l'objectif de tester cette hypothèse, nous avons utilisé dans ce travail une approche biomécanique du comportement de transport de charge chez la fourmi, qui intègre la morphologie fonctionnelle et va jusqu'à créer des modèles numériques inspirés par la biorobotique. La biomécanique est depuis toujours appliquée à la compréhension des structures et mécanismes impliqués dans la genèse du mouvement, et peut aujourd'hui proposer des simulations réalistes qui permettent, par exemple, de générer des patrons locomoteurs optimisant une contrainte. La comparaison avec l'expérimentation permet alors de répondre à certaines hypothèses faites sur l'émergence d'un patron locomoteur individuel voire collectif. Cette démarche est appelée ingénierie inversée. Développée ici spécifiquement à l'échelle de la fourmi, cette approche nous a permis d'étudier la coordination des différents segments d'un même individu (partie IV) voire de plusieurs dans le cas du transport collectif (partie VI), et d'aborder la coordination des muscles qui contrôlent la tête d'une fourmi lorsqu'elle transporte une charge entre ses mandibules (partie V).

Pour en arriver à ces résultats qui restent encore préliminaires, nous avons développé un modèle numérique réaliste du système musculaire des fourmis avec le logiciel Opensim, ce qui a nécessité d'intégrer des données structurelles identifiées grâce à la microtomographie par rayon X (partie III) et des données cinématiques 3D reconstruites à partir de caméras de haute résolution synchronisées (partie IV). Notre avatar numérique nécessite d'être achevé, cependant, il a déjà permis d'optimiser les données cinématiques 3D, de discuter des rôles attribués aux différents muscles du thorax et d'aborder la coordination dynamique de différents muscles impliqués dans le contrôle d'une articulation. A terme ce modèle pourra être développé et adapté pour être appliqué à des ouvrières de différentes morphologies comme celles rencontrées chez l'espèce *Messor barbarus*. Il permettra alors peut-être d'expliquer l'origine des différentes performances observées dans le transport de charge entre individus de différents morphes chez cette espèce. Il pourrait aussi faire le lien entre les différentes approches intéressées par le comportement des fourmis : la phylogénie, l'écologie, la biologie, l'éthologie, la biomécanique et le biomimétisme.

**Mots-clés : Biomécanique, Locomotion, Anatomie fonctionnelle, Modèle musculo-exosquelettique, Transport, Collectif, Morphométrie**

## Abstract

Division of labour in social insects has long been a topic of interest in ethology. Among social insects, some species are characterized by a polymorphism of the worker caste, where the role of individuals in the colony is often directly linked to their external morphology. In some of these species, for example, the largest individuals, generally called soldiers, defend the colony. However, it is sometimes more difficult to establish this link for certain tasks, such as load-carrying in ants. A case in point is the granivorous ant *Messor barbarus* that we studied in this thesis. This species shows a division of labour in load carrying among workers of its different morphs called minor, media and major, that cannot be explained simply by differences in their external morphology. Our hypothesis is that this division of labour could be explained by differences in the characteristics of the muscular system of the individuals, as well as by the organization and biomechanical properties of their exoskeleton.

In order to test this hypothesis, we have used in this work a biomechanical approach to study load-carrying behaviour in ants, which integrates functional morphology and even goes so far as to create numerical models inspired by biorobotics. Biomechanics has always been applied to understanding the mechanisms that generate movement and their efficiency. It can now also offer realistic simulations that can be used, for example, to generate locomotor patterns that optimize a constraint. Comparison with experimentation can then provide answers to certain hypotheses about the emergence of an individual, or even collective, locomotor pattern. This approach is known as reverse engineering. Developed here specifically at the scale of the ant, this approach has enabled us to study the coordination of the different segments of a single individual (part IV), or even several segments in the case of collective transport (part VI), and to address the question of the coordination of the muscles that control the head of an ant when it carries a load in its mandibles (part V).

To achieve these results, which are still preliminary, we developed a realistic digital model of the ant muscular system using the Opensim software, which involved integrating structural data identified through X-ray microtomography (part III) and 3D kinematic data reconstructed from videos acquired by synchronized high-resolution cameras (part IV). Our digital avatar has yet to be completed, but it has already been used to optimize our 3D kinematic data, to discuss the roles assigned to the different muscles of the thorax and to address the dynamic coordination of the different muscles involved in joint control. Ultimately, this model could be developed and adapted for application to workers of different morphologies, such as those found in the species *Messor barbarus*. It may then be used to explain the origin of the different load-carrying performances observed between individuals of different morphs in this species. It could also provide a link between the different approaches used to understand the origin and underlying mechanisms of ant behavior, i.e., phylogeny, ecology, biology, ethology, biomechanics and biomimetics.

**Key words : Biomechanics, Locomotion, Functional anatomy, Musculo-exoskeletal model, Transport, Collective, Morphometry**

# Table des matières

<b>Table des matières</b>	<b>15</b>
<b>Table des figures</b>	<b>21</b>
<b>Liste des tableaux</b>	<b>24</b>
<b>Liste des abréviations</b>	<b>25</b>
<b>Préface</b>	<b>28</b>
<b>I Revue de littérature</b>	<b>30</b>
1 La locomotion : fonction essentielle à la vie non fixée . . . . .	32
1.1 La locomotion dans le règne animal . . . . .	32
1.2 Importance de la locomotion dans un contexte social . . . . .	33
1.2.1 Performances locomotrices et division du travail . . . . .	33
1.2.2 Auto organisation émergente . . . . .	34
1.2.3 Utilisation de l'espace . . . . .	35
2 Écologie et histoire de vie des fourmis . . . . .	36
2.1 Traits d'histoires de vie . . . . .	36
2.2 Répertoire comportemental de la fourmi, se déplacer pour : . . . . .	39
2.2.1 Construire et protéger le nid . . . . .	39
2.2.2 Fourrager . . . . .	40
3 Fourmis et transport de charge . . . . .	42
3.1 Transport individuel . . . . .	43
3.1.1 Transport interne . . . . .	43
3.1.2 Transport externe . . . . .	43
3.2 Transport coopératif et collectif . . . . .	44
3.2.1 Transport coopératif séquentiel . . . . .	44
3.2.2 Transport collectif coopératif . . . . .	45
3.3 Présentation des espèces étudiées . . . . .	46
3.3.1 <i>Messor barbarus</i> (Linné, 1767) . . . . .	46
3.3.2 <i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille,1802) . . . . .	47
4 Spécificités du pattern locomoteur chez les hexapodes . . . . .	49
4.1 Patterns locomoteurs des hexapodes . . . . .	49

4.2	Perception kinesthésique chez l'insecte . . . . .	51
4.3	Description générale de la morphologie externe et interne des hexapodes et de leurs appendices locomoteurs . . . . .	52
4.3.1	Morphologie générale des hexapodes . . . . .	52
4.3.2	Morphologie interne du thorax . . . . .	53
4.3.3	Description générale des appendices locomoteurs . . . . .	56
4.4	Les Muscles . . . . .	56
5	Biomécanique de la locomotion et du transport de charge . . . . .	58
5.1	Plans anatomiques . . . . .	58
5.2	Cinématique de la locomotion . . . . .	59
5.3	Amplitudes articulaires 3D . . . . .	60
5.4	Dynamique du centre de masse . . . . .	62
5.5	Modèles bio-mécaniques de la locomotion . . . . .	62
5.5.1	Représentation de l'évolution du centre de masse . . . . .	62
5.5.2	Modèles musculaires . . . . .	64
5.6	Modèles musculo-squelettique . . . . .	65
6	Problématique générale et plan de thèse . . . . .	66
<b>II</b>	<b>Méthodes générales</b>	<b>70</b>
1	Matériel biologique . . . . .	72
2	Conditions d'élevage . . . . .	72
<b>III</b>	<b>Morphométrie</b>	<b>74</b>
1	Contexte . . . . .	76
2	Informations complémentaires sur les méthodes utilisées . . . . .	77
2.1	Préparation des échantillons . . . . .	77
2.2	Paramétrage du micro-tomographe . . . . .	77
2.3	Traitement des données . . . . .	78
2.4	Reconstructions 3D globales . . . . .	78
2.5	Volumes . . . . .	80
<b>Article 1 : Etude morphométrique des muscles thoraciques locomoteurs et de soutien de la tête</b>		
		<b>84</b>
1	Résumé . . . . .	86
2	Introduction . . . . .	87
3	Matériel et méthodes . . . . .	90
3.1	Matériel biologique . . . . .	90
3.2	Microtomographie et reconstruction 3D . . . . .	90
3.3	Extraction des données et traitements . . . . .	91
4	Résultats . . . . .	93

4.1	Organisation des structures . . . . .	93
4.1.1	Muscles de la tête . . . . .	93
4.1.2	Furca . . . . .	93
4.2	Proportion des structures dans le thorax . . . . .	93
4.3	Rapport d'accroissement . . . . .	95
5	Discussion . . . . .	96

## **IV Cinématique de la locomotion 102**

1	Contexte . . . . .	103
2	Informations complémentaires sur les méthodes utilisées . . . . .	104
2.1	Paramétrage du dispositif expérimental . . . . .	104
2.1.1	Dispositif de captures d'images . . . . .	104
2.1.2	Chronogramme et boîtier de synchronisation . . . . .	104
2.1.3	Paramétrage des caméras et de la région d'intérêt . . . . .	106
2.2	Acquisition des données . . . . .	106
2.2.1	Cinématique individuelle . . . . .	106
2.3	Conservation du matériel biologique . . . . .	107
2.4	Suivi des points d'intérêt . . . . .	107
2.4.1	Etalonnage du logiciel de suivi . . . . .	107
2.4.2	Design des objets de calibration . . . . .	109
2.4.3	Modèle spatial . . . . .	109
2.4.4	Suivi semi-automatique des points d'intérêt . . . . .	110
2.5	Calcul des métriques . . . . .	111
2.5.1	Traitement des données brutes . . . . .	111
3	Introduction . . . . .	111

## **Article 2 : 3D kinematic of the leg joints at the ant scale 118**

## **Article 3 : Do legs matter for the variations in the center of mass in ants? 122**

4	Discussion . . . . .	125
---	----------------------	-----

## **V Vers un modèle musculo-exosquelettique de transport de charge 130**

1	Contexte . . . . .	132
2	Informations complémentaires sur les méthodes utilisées . . . . .	133
2.1	Définitions . . . . .	133
2.2	Implémentation du modèle cinématique . . . . .	133
2.2.1	Données d'entrée nécessaires à la création d'un modèle multicorps . . . . .	133
2.2.2	Modèle multicorps et extraction des paramètres géométriques articulaires . . . . .	134
2.2.3	Mise à l'échelle du modèle et analyse cinématique inverse . . . . .	135
2.2.4	Analyse de sensibilité du modèle à la variabilité des données expérimentales . . . . .	135

2.3	Implémentation du modèle musculaire . . . . .	136
2.3.1	Segmentation de la tête . . . . .	136
2.3.2	Points d'insertion des muscles : paramètres musculaires . . . . .	137
2.3.3	Repère scan vs repère modèle . . . . .	138
2.3.4	Modélisation des muscles . . . . .	139
2.3.5	Paramètres musculaires . . . . .	140
2.3.5.1	Longueur des fibres et longueur des tendons . . . . .	140
2.3.5.2	Angle de pennation . . . . .	141
2.3.5.3	Force isométrique maximale . . . . .	141

**Article4 : Kinematic Modeling at the Ant Scale : Propagation of Model Parameter Uncertainties 145**

**Article 5 : Modélisation du système musculosquelettique de *Messor barbarus* 160**

1	Introduction . . . . .	160
2	Matériel et Méthodes . . . . .	162
2.1	Modèle biologique . . . . .	162
2.2	Modélisation musculo-exosquelettique . . . . .	162
2.3	Microtomographie et segmentation . . . . .	163
2.4	Points d'attache musculaire . . . . .	164
2.5	Modélisation des muscles . . . . .	165
2.5.1	Longueur des fibres, longueur des tendons, angle de pennation . . . . .	166
2.5.2	Force isométrique maximale . . . . .	166
2.5.3	Analyse mécanique . . . . .	167
2.5.4	Optimisation statique . . . . .	169
2.5.5	Calcul et implémentation des données dans le modèle Opensim . . . . .	170
2.5.6	Simulation Opensim . . . . .	172
3	Résultats . . . . .	172
3.1	Masse et Centre de gravité des segments . . . . .	172
3.2	Paramètres musculaires . . . . .	172
3.3	Analyse mécanique . . . . .	174
3.4	Simulation OpenSim . . . . .	174
3.4.1	Activation musculaire . . . . .	174
3.4.2	Moment articulaire . . . . .	175
4	Discussion et Conclusion . . . . .	176

**VI Cinématique du transport collectif 182**

1	Introduction . . . . .	184
2	Contexte . . . . .	186

**Chapitre 6 : Observations de transport collectif d'appâts en Martinique 188**

3	Méthodes et résultats . . . . .	188
4	Discussion . . . . .	189
<b>Article 7 : A 2D kinetic approach of a collective load carrying in <i>Paratrechina longicornis</i> ants</b>		<b>191</b>
1	Informations complémentaires sur les méthodes utilisées . . . . .	192
1.1	Acquisition des données cinématiques . . . . .	192
1.2	Morphométrie . . . . .	192
1.3	Calcul des métriques . . . . .	194
1.3.1	Traitement des données cinématiques brutes . . . . .	194
1.3.2	Calcul du centre de masse global . . . . .	194
1.3.3	Calcul des vitesses et accélérations . . . . .	196
1.4	Principe fondamental de la dynamique . . . . .	196
1.4.1	Moments de force . . . . .	197
4	Discussion . . . . .	201
<b>VII Discussion générale et conclusion</b>		<b>208</b>
1	Synthèse des résultats . . . . .	210
2	Morphométrie . . . . .	211
3	Etude du mouvement . . . . .	213
3.1	Cinématique de la locomotion chez la fourmi . . . . .	213
3.2	Dispositif expérimental de suivi et améliorations suggérées . . . . .	214
3.3	Intelligence artificielle au service de de la cinématique . . . . .	215
3.4	Cinématique inverse . . . . .	216
4	Modèle numérique : paramètres et incertitudes . . . . .	217
5	Transport de charge et écologie . . . . .	218
6	Conclusions générales . . . . .	219
<b>Bibliographie</b>		<b>221</b>
1	Annexe 1 : Cinématique . . . . .	239
2	Annexe 2 : Modèle musculaire . . . . .	240
3	Annexe 3 Deeplabcut, un logiciel d'apprentissage machine pour le suivi de points . . . . .	241
4	Annexe 4 : Etude participative . . . . .	249
5	Annexe 5 : Etude des communautés de fourmis en bananeraie bio et conventionnelle en Martinique . . . . .	251
6	Contributions . . . . .	264
7	Curriculum Vitae . . . . .	265



# Table des figures

1	Cycle de vie général des fourmis . . . . .	37
2	Emplacements généraux des sites de nidification des fourmis . . . . .	38
3	Types de nids rencontrés et organisation générale . . . . .	40
4	Organisation des pistes de fourragement par les fourmis . . . . .	41
5	Ingestion et partage des liquides sucrés . . . . .	43
6	Types de transports chez les fourmis . . . . .	44
7	Transport collectif chez la fourmi <i>Paratrechina longicornis</i> . . . . .	45
8	Polymorphisme des <i>Messor barbarus</i> . . . . .	46
9	Colonie de <i>Paratrechina longicornis</i> . . . . .	48
10	Continuum des patterns locomoteurs chez les fourmis . . . . .	50
11	Planche anatomique d'une ouvrière de <i>Messor barbarus</i> . . . . .	55
12	Anatomie d'un muscle squelettique. . . . .	57
13	Plans anatomiques de la fourmi . . . . .	59
14	Séquence de Cardan XYZ . . . . .	60
15	Modèles de l'évolution du centre de Masse . . . . .	63
16	Modèle de Hill-Zajac . . . . .	65
17	Procédure de segmentation. . . . .	75
18	Protocole d'obtention du volume du thorax. . . . .	82
19	Reconstruction 3D . . . . .	92
20	Origine et insertion des muscles . . . . .	94
21	Dispositif expérimental de capture d'image . . . . .	105
22	Objet de calibration . . . . .	107
23	Diagramme spatial . . . . .	110
24	Définition des zones de suivi dans le logiciel Vicon Motus . . . . .	111
25	Marqueurs cinématiques insectes . . . . .	112
26	Procédure de création d'un modèle musculosquelettique . . . . .	131
27	Reconstruction 3D de la tête de <i>M.barbarus</i> . . . . .	136
28	Procédure d'obtention des coordonnées des Origines et Insertions des muscles. . . . .	137
29	Centroïdes . . . . .	138
30	Mesure des longueurs des fibres et du tendon . . . . .	140
31	Mesure de l'angulation de la tête . . . . .	141
32	Reconstruction 3D des muscles du mouvement de la tête . . . . .	164

33	Equilibre des moments au niveau de l'articulation tête-thorax . . . . .	168
34	Variation de la longueur des muscles . . . . .	173
35	Optimisation Statique . . . . .	175
36	Moments articulaires et résiduels selon l'axe de rotation X et Z . . . . .	176
37	Positionnement et projection des centres de gravité des segments de la fourmi . . . . .	195
38	Accélération et forces lors du transport collectif . . . . .	202
39	Moments de force appliqués à la charge . . . . .	203
40	Evolution de la position des métatarses . . . . .	239
41	Estimation de la force mandibulaire . . . . .	240
42	Procédure de création d'entraînement du réseau de neurone . . . . .	241
43	Positionnement des parties de corps suivies par 5 caméras simultanément . . . . .	243
44	Évolution de l'erreur avec la taille du jeux de donnée . . . . .	244
45	Effet des hyperparamètres sur la qualité du suivi . . . . .	246
46	Proportion de points mal labellisés avec les des hyperparamètres . . . . .	247
47	Carte de la martinique . . . . .	250
48	Site expérimental Banabio . . . . .	254
49	Dispositif expérimental . . . . .	255
50	Proportion des différents ordres d'arthropodes . . . . .	258



# Liste des tableaux

1	Paramètres du microtomographe appliqués à chaque fourmi. . . . .	79
2	Dénomination des muscles d'intérêt et fonction associée . . . . .	81
3	Moyenne du volume occupé . . . . .	95
4	Matrice de calibration . . . . .	108
5	Muscles tête-thorax et fonctions associées . . . . .	164
6	Paramètres musculaires mesurés avec les images microtomographiques . . . . .	173
7	Valeurs des paramètres musculaires de la simulation . . . . .	173
8	Estimation des forces des muscles élévateurs nécessaires pour maintenir la charge . .	174
9	Volumes et poids des segments du corps . . . . .	193
10	Description du jeu de données labellisées . . . . .	243
11	Valeurs des hyperparamètres retenues pour la suite . . . . .	247

# Liste des abréviations

2D : Bidimensionnelles

3D : Tridimensionnelles 3D

$\vec{a}_c$  : Accélération du  $C_g$  de la charge

MA : L'avantage mécanique

CASENT : California Academy of Sciences Entomology collection

CE : Force active

CoM : Centre de masse

CdR : Centre de rotation tête-thorax

$C_{gi}$  : Position du centre de gravité du segment  $i$  de la fourmi

CoR : L'articulation tête-thorax

Dist : Point distal

DLT : Méthode de transformation linéaire directe

DOF : Degrés de libertés

EMG : Electromyographie

EP : Elastique parallèle

ES : Elastique en série

$\vec{F}_c$  : Forces agissant sur la charge

RMSE : Erreurs quadratiques moyennes

$f_a$  : Force active

$\vec{F}_{\text{ext}}$  : Force extérieure

$f_p$  : Force passive

LCS : Système de coordonnées cartésiennes local

$m_c$  : Masse de la charge

$m_f$  : Masse de la fourmi  $f$

$m_i$  : Masse du segment  $i$

$M_f$  : Moment de force  
MEB : Microscopie électronique à balayage  
MC : Monte-Carlo  
PAM : Poly-articulated Model  
PCSA : Physiological Cross-Sectional Area  
PR : Percentage Recovery  
QSP : Quintic Spline  
PR : Rectilinéarité du Percentage Recovery  
PFD : Principe fondamental de la dynamique  
 $Proj_i$  : Projection du centre de gravité du segment i  
Prox : Point proximal  
 $\vec{R}_{sol}$  : Force de réaction du sol  
ROI : Region Of Interest  
 $\vec{R}_{sol}$  : Forces de réactions du sol  
SNR : Signal sur bruit  
TCS : Index de coordination des tripodes



# Préface

La modélisation au sens large, est un outil indispensable utilisé dans les domaines scientifiques, techniques ou artistiques. Les modèles permettent de simplifier la complexité du monde réel en se concentrant sur les aspects les plus importants d'un système ou d'un phénomène. Dans le domaine du vivant, les simulations mathématiques, permettent de comprendre le comportement des organismes et des systèmes biologiques. Le mouvement est un phénomène omniprésent dans la nature et sa compréhension implique d'étudier les forces et les mécanismes qui le provoquent. Étant donné que les insectes regroupent une diversité extrêmement importante et occupent une part non négligeable de la biomasse terrestre (Chapman, 2009), il n'est pas étonnant que leur locomotion ait inspiré de nombreuses applications en robotique et ingénierie biomimétique (Pfeifer et al., 2007; Lu et al., 2018). Pourtant la division du travail chez les espèces eusociales et les différences comportementales restent peu étudiées du point de vue fonctionnel.

La ligne directrice de ce projet visait à étudier la division du travail en se focalisant sur les différences des performances de transport de charge des 3 morphes de la caste ouvrière de la fourmi *Messor barbarus granivore*.

Néanmoins la réalisation de cet objectif initial n'a pu se faire dans le temps imparti pour plusieurs raisons discutées tout au long de ce manuscrit.

Ainsi seule une comparaison des trois morphes de la caste ouvrière a pu être réalisée dans la partie III. Les autres analyses font l'objet de preuves de concept qui permettront d'achever l'objectif de comparaison des performances de ces trois morphes.



# **Première partie**

## **Revue de littérature**



# 1 La locomotion : fonction essentielle à la vie non fixée

## 1.1 La locomotion dans le règne animal

La complexité des systèmes vivants actuels est le fruit d'événements cruciaux au sein de l'évolution des espèces animales. Le déplacement par exemple est un comportement clé, façonné par la sélection naturelle qui caractérise la vie mobile. Il peut être défini comme le changement de la position spatiale d'un individu dans le temps (Nathan, 2008). Les déplacements peuvent être motivés par des processus internes ou externes qui agissent sur les organismes mobiles à différentes échelles spatio-temporelles, engendrant des déplacements réguliers ou, à des stades spécifiques de leur développement (Nathan et al., 2022). La capacité à se déplacer dans leurs habitats a donc permis aux êtres vivants d'appliquer une multitude de répertoires comportementaux bénéfiques à leur fitness. Cet axe descriptif de la locomotion ne rendra pas compte de la mobilité des organismes fixés (du fait de la gravité ou du photopériodisme par exemple) mais se concentrera sur la locomotion des animaux se déplaçant sur un substrat.

A très grande échelle, les animaux peuvent effectuer des migrations saisonnières liées à des conditions environnementales changeantes (Jeltsch et al., 2013) tandis qu'à plus petite échelle, les animaux peuvent effectuer des déplacements leur permettant de s'alimenter, de trouver un habitat ou un abri, de trouver un.e partenaire, de se disperser, ou de se protéger face à un danger (prédateur ou condition défavorable). Il n'est donc pas surprenant que la locomotion ait été sélectionnée au cours de l'évolution, favorisant l'émergence d'une grande diversité de morphologies adaptées à un large éventail de mouvements (Dickinson et al., 2000).

Les êtres vivants explorent leur environnement en marchant, en rampant, en nageant et en volant, ou par des modes de locomotion plus spécialisés tels que la brachiation, l'enfouissement ou le saut. Les espèces animales présentent généralement un nombre pair de pattes, disposées symétriquement par rapport au tronc de leur corps, mais différent par le nombre de pattes qu'elles possèdent. Les humains, kangourous et oiseaux se déplacent avec deux pattes (bipèdes), la plupart des autres mammifères, des amphibiens et certains reptiles avec quatre pattes (tétrapodes), les insectes en utilisent six (hexapodes), les arachnides ont huit pattes (octapodes) et les myriapodes en ont beaucoup plus, jusqu'à 750 (polypodes). Les membres de certaines espèces ont évolué pour permettre l'apparition d'autres fonctions au cours de l'évolution (ailes chez les oiseaux, bras chez *Homo sapiens*, nageoires chez les mammifères marins), se sont atrophiés (certains orvets), ont pu tout simplement disparaître (kiwi, moas, serpents) ou être associés à d'autres structures liées à la

locomotion (mollusques).

Malgré cette diversité de stratégies de locomotion, le principe fondamental de la locomotion est que les êtres vivants doivent exercer une force sur le monde extérieur pour propulser leur corps et tous les segments le composant dans la direction voulue (Dickinson et al., 2000). Cette force externe est générée par l'accélération des segments due aux forces internes de muscles agonistes et antagonistes contrôlés par le système nerveux.

Étant donné que les animaux vivent dans un environnement dynamique, aux conditions changeantes et soumis à des perturbations pouvant survenir à tout moment, la commande motrice de leur système nerveux doit être continuellement mise à jour pour faire face à ces défis. Pour cela, les animaux ont développé une grande variété d'organes sensoriels et le retour sensoriel émergent est utilisé pour ajuster la sortie des réseaux générateurs de rythme ou des motoneurones du système nerveux. De plus, les comportements locomoteurs orientés vers un objectif sont réalisés par des actions modulatrices d'efférences descendantes provenant de zones supérieures du système nerveux sur les circuits de contrôle moteur.

En résumé, la locomotion est le résultat d'une interaction complexe entre d'une part les processus neuronaux, l'activité musculaire, les propriétés biomécaniques et la morphologie des parties du corps utilisées, et d'autre part les influences externes liées aux conditions environnementales dominantes (Dickinson et al., 2000; Holmes et al., 2006).

## **1.2 Importance de la locomotion dans un contexte social**

### **1.2.1 Performances locomotrices et division du travail**

De nombreux êtres vivants, doivent résoudre la majorité des problèmes liés à leur survie en solitaire. Cependant, de nombreuses espèces de vertébrés et invertébrés se caractérisent par un certain degré de socialité. Celle-ci peut être définie comme la tendance d'un individu à vivre en groupe ou à entretenir une attraction mutuelle envers les membres de ce groupe (Grasse, 1952). La socialité se retrouve sous différents aspects, allant de regroupements temporaires d'espèces généralement solitaires, jusqu'à une grande diversité de niveaux de complexité sociale, englobant les espèces subsociales, communautaires, quasi-sociales, semi-sociales ou encore les espèces vivant dans des sociétés « complexes » : les espèces dites eusociales (Crespi and Yanega, 1995; Wilson, 1971).

Le concept d'eusocialité, bien qu'introduit pour la première fois par Batra (1966), a été principalement popularisé par Wilson (1971). Les sociétés eusociales constituent un système original dans

le règne animal, qui se caractérise par un chevauchement des générations, de la coopération pour le soin aux individus les plus jeunes, et par l'existence de castes, différenciées sur le plan comportemental : la caste qui regroupe les individus reproducteurs et la caste qui regroupe les individus non reproducteurs ou ouvrières (Crespi and Yanega, 1995), presque toujours sans basculement possible entre ces différents rôles. Un autre concept, le concept de « superorganisme », a été utilisé comme spécification de l'eusocialité par Wheeler (1911), s'appliquant uniquement aux espèces pour lesquelles une différenciation physique peut être observée entre la caste ouvrière et la caste reproductrice. Chez ces sociétés, généralement les plus grandes et les plus complexes, des phénotypes spécifiques d'ouvrières sont classées en morphes qui prédisposent un individu à une tâche en fonction de ses attributs physiques (Wilson, 1976; Wetterer and Rica, 1995). Les ouvrières se développent en différents morphes en raison des différences de croissance allométrique au cours du développement larvaire. On retrouve ces systèmes de morphes chez les termites et environ 15% des genres de fourmis, ou certaines sociétés présentant des systèmes de castes d'ouvrières extrêmes (Hölldobler and Wilson, 1990). Les adaptations morphologiques spécifiques sont basées sur un système hiérarchique de répartition des tâches, où les fourrageuses répondent à des signaux locaux afin de s'engager dans les tâches immédiatement requises par la colonie (Theraulaz et al., 1998). Ces tâches comprennent souvent des déplacements au sein de la colonie comme l'entretien du couvain et de la reine, la création de galeries mais aussi des déplacements extérieurs souvent pour des comportements de garde, de recherche de nourriture ou de gestion des déchets (Hölldobler and Wilson, 1990). Une vision alternative de la notion de super-organisme (Bernadou et al., 2011) se base sur la stérilité totale de la caste ouvrière, plutôt que sur la simple différenciation physique. Ces considérations illustrent la complexité des insectes eusociaux au regard de cette transition majeure au cours de l'évolution (Bourke and Franks, 1995).

### **1.2.2 Auto organisation émergente**

Au sein des sociétés eusociales, il n'est pas rare que tous les individus puissent se déplacer. Or certains individus se déplacent plus que d'autres. Par exemple, seule une certaine proportion de la caste ouvrière participe activement aux activités de la colonie (Wilson, 1971). La division du travail semblerait donc reposer sur d'éventuelles différences morphologiques (caste physique) ou sur des différences d'âge (caste temporelle), ou bien sur un ensemble englobant ces deux traits et « toutes les variations restantes » (Wilson, 1971; Beshers and Fewell, 2001) qui peuvent affecter le déplacement des individus de la colonie. Ce système au premier abord linéaire où chaque individu semble avoir un rôle défini et restreint, est aussi impacté par la variabilité inter-individuelle (ou

idiosyncrasie) qui permet aux individus de faire face à un environnement changeant continuellement (Wilson, 1971).



Au sein des sociétés monomorphes (ou les ouvrières ont une morphologie uniforme) qui présentent un polyéthisme d'âge, les ouvrières les plus âgées se déplacent hors de la colonie pour se consacrer à la récolte de nourriture (Passera, 1994; Hölldobler and Wilson, 1990). Ceci pourrait s'expliquer par les coûts associés au fourragement, notamment prédation, blessures, exposition aux UV, défense du nid etc. Dans les sociétés polymorphes (ou certaines ouvrières ont une morphologie différente), caractérisées par une division du travail basée sur l'existence de castes physiques (alloéthisme), il est plus difficile d'extraire une règle sur la répartition des tâches car, en plus du polyéthisme d'âge observé il est aussi courant d'observer plusieurs castes physiques sur les pistes de fourragement (Atta : Wilson (1980), fourmis légionnaires : Gotwald (1995)).

Ces différences laissent entendre que l'organisation des mouvements serait différente selon que le groupe est constitué d'individus monomorphes ou polymorphes.

### **1.2.3 Utilisation de l'espace**

L'exploitation de l'espace à partir d'un nid fixe peut s'expliquer par un ensemble de comportements mis en œuvre dans le temps, à l'échelle du groupe et de l'individu. A très large échelle, l'occupation de l'espace résulte de la dispersion cyclique des individus reproducteurs par l'intermédiaire des vols nuptiaux. A plus petite échelle, l'occupation de l'espace par le groupe peut dépendre de la densité des colonies avoisinantes (Möglich and Hölldobler, 1974) et des facteurs abiotiques (Reyes, 1986) (photopériode, température, humidité) ou biotiques de leur environnement (disponibilité des ressources, prédation) mais également des facteurs internes à la colonie (état nutritionnel, production de couvain ou de sexués). L'ontogénèse du comportement d'exploration à l'échelle de l'individu est modulée par l'incertitude de sa position dans l'espace et de celle de la position de son nid, ainsi que par l'expérience de l'individu (Jayatilaka et al., 2018; Zeil and Fleischmann, 2021) ou encore par des

informations locales laissées par ses congénères dans l'environnement. Des déplacements exploratoires ont généralement lieu au cours des premières sorties à l'extérieur, lorsque les ouvrières quittent leur rôle de nourrices puis d'ouvrières confinées dans les nids (Schmid-Hempel, 1984) et commencent à s'aventurer à l'extérieur à la recherche de nourriture. Cette transition intérieur-extérieur (Rössler, 2019) est cruciale à la fois pour la survie de chaque individu, mais aussi pour la survie de l'ensemble de la colonie. Les nouvelles fourrageuses passent quelques jours (Fleischmann et al., 2016; Jayatilaka et al., 2018) à effectuer des séquences de boucles multidirectionnelles de plus en plus grandes autour de l'entrée du nid afin d'intégrer des informations de leur environnement proche (Wehner et al., 2004).

Bien que le cadre de cette thèse ne se positionne pas autour du rôle de l'activité neurale des hexapodes en réponse à une tâche, il existe une littérature très conséquente sur le contrôle neuronal de la locomotion, aussi bien chez les humains (Dietz et al., 2003) que chez de nombreux mammifères (Guertin, 2009), mais aussi les insectes (Bidaye et al., 2018; Le Moël and Wystrach, 2020) avec, entre autres, des applications de ces connaissances en robotique (Ijspeert, 2008). En ce sens, il semble acceptable de supposer que les insectes soient capables de trouver des solutions à des problèmes plus ou moins complexes en utilisant leurs capacités neurales et leur plasticité comportementale en lien avec leur expérience. Au travers des exemples qui suivent, un ensemble de comportements chez les fourmis pouvant résulter d'une somme de décisions individuelles locales plus ou moins pertinentes sera présenté.

## **2 Écologie et histoire de vie des fourmis**

### **2.1 Traits d'histoires de vie**

Le nombre considérable de fourmis parmi tous les hexapodes les rendent influentes sur les écosystèmes qui les accueillent. Les fourmis peuplent et dominent un large éventail de milieux naturels, des régions froides à la forêt tropicale, des zones inondées au désert, des côtes aux montagnes et du sol jusqu'à la cime des arbres. Les seuls milieux qu'elles n'ont pas colonisés sont les habitats aquatiques et polaires (Hölldobler and Wilson, 1990; Bolton, 1994). Une estimation (prudente) de la biomasse des fourmis a été faite à environ 12 mégatonnes de carbone sec. Ce qui dépasse la biomasse combinée d'oiseaux et de mammifères sauvages et équivaut à environ 20% de la biomasse humaine (Schultheiss et al., 2022). Les fourmis (avec les termites) peuvent aussi représenter plus de 25 % de la biomasse animale et 75% de la biomasse des insectes dans les forêts tropicales humides (Fittkau and Klinge, 1973), consommer une grande partie des ressources du milieu (52% des appâts

protéiques et lipidiques en région tropicale (Griffiths et al., 2017), modifier la composition chimique de leur environnement (Lafleur et al., 2022) et même le transformer (Wills and Landis, 2018).

L'ubiquité des fourmis a favorisé une multitude substantielle d'histoires de vie, étayant la diversité morphologique et comportementale connue chez elles.

Un schéma simplifié mais commun à de nombreuses espèces de fourmis (Fig.1) peut être résumé comme suit : une colonie se compose d'une (monogyne) ou de plusieurs (polygyne) femelles reproductrices appelées gyne, ainsi que de plusieurs centaines à plusieurs centaines de milliers d'ouvrières diploïdes, fruit de la reproduction sexuée. Sous certaines conditions, les ouvrières sont capables tout au plus de pondre des œufs non fécondés qui donneront des mâles haploïdes. Sinon, les mâles ne sont présents que pendant des périodes relativement courtes, généralement à l'approche du vol nuptial pour lequel ils quittent le nid avec les femelles ailées vierges produites également par la gyne. Alors que les mâles meurent peu de temps après cet événement reproducteur, les femelles fécondées retirent leurs ailes et fondent une nouvelle colonie, ou, rejoignent parfois une colonie existante chez les espèces polygyne. Les réserves accumulées (dans les muscles alaires) au sein de la colonie et le matériel génétique (spermatozoïdes) récupéré lors de l'essaimage par le biais des spermathèques, permettront aux jeunes gyne d'assurer la ponte des premiers œufs (aux alentours de 10) et leur développement jusqu'à l'imago des ouvrières. Dès lors, l'entièreté des tâches (hormis celles reproductives) est affiliée à la caste ouvrière.

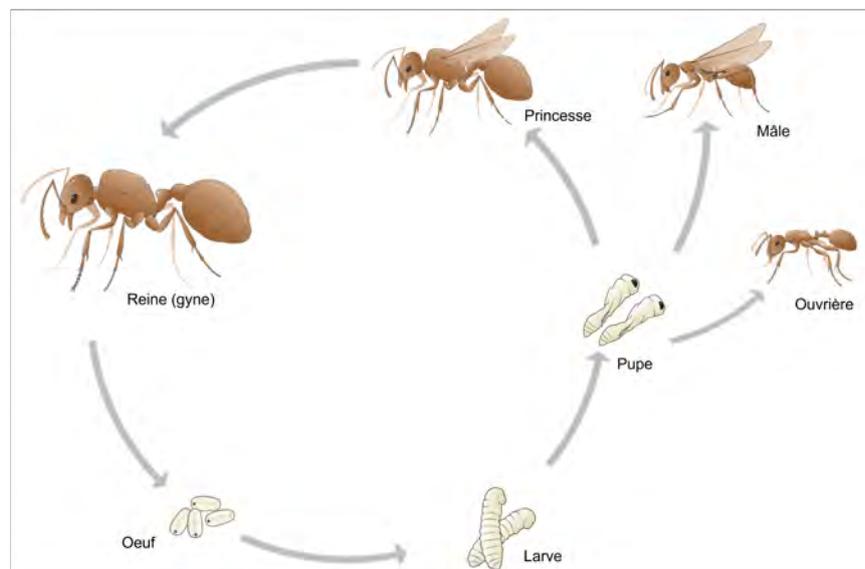


FIGURE 1 – Cycle de vie général des fourmis. Le cycle de vie des fourmis tourne autour d'un individu : la reine. Cette dernière produit des œufs qui donneront des larves puis des pupes. Les pupes peuvent devenir soit des ouvrières, soit des mâles, soit des princesses. A l'essaimage, les princesses et les mâles vont quitter la colonie et se reproduire dans les airs. Le cycle de vie des mâles s'achève alors que les reines nouvellement fécondées vont s'arracher les ailes et commencer à pondre.

Le nid est souvent creusé dans le sol, sous un morceau de bois, une pierre ou éventuellement formé de feuilles ou du corps d'ouvrières (Fig.2 et 3). Le régime alimentaire des fourmis peut être constitué d'un mélange d'arthropodes et de sources végétales telles que des exsudats de pucerons suceurs de plantes (Hölldobler and Wilson, 1990, 2009).

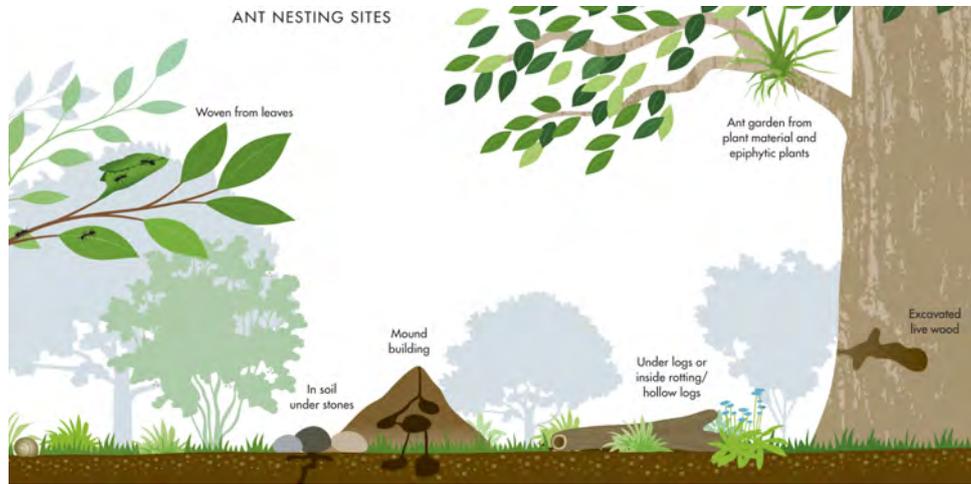


FIGURE 2 – **Emplacements généraux des sites de nidification des fourmis.** Les nids peuvent être construits avec les feuilles ou dans le tronc d'un arbre, dans des plantes épiphytes, sous une souche ou des pierres ou construits directement dans le sol. L'image est issue de Heather and Benjamin (2023).

À partir de cette base idéalisée, des variations peuvent se produire selon les traits d'histoire de vie. Selon les espèces, la fondation peut se faire sous forme indépendante ou dépendante. Pour les fondations indépendantes, la gyne s'occupe seule de ses premiers œufs de façon claustrale ou semi-claustrale. Chez les fondations indépendantes claustrales, la gyne vit entièrement sur ses réserves, durant l'intégralité du développement des premières ouvrières, avec si besoin la possibilité de ponte d'œufs trophiques afin de se nourrir ou de nourrir ses larves. Chez les fondations indépendantes semi-claustrales, la gyne fait des sorties pour chercher de la nourriture durant le développement des premières ouvrières. Pour les fondations dépendantes, la gyne nécessite la présence d'ouvrières pour pouvoir fonder. Après l'essaimage, elle intègre une colonie déjà existante par parasitisme ou par adoption. Chez les fondations dépendantes par parasitisme, la fondatrice intègre une colonie en prenant la place de la gyne d'origine après l'avoir éliminée. Chez les fondations dépendantes par adoption, la fondatrice intègre une colonie polygyne ou, dans de très rares cas, remplace la gyne d'une colonie orpheline.

La taille des colonies est, elle aussi, très variable. Les colonies de *Thaumatomyrmex* comprennent généralement moins de cinq individus adultes (Delabie et al., 2000), tandis que les fourmis coupeuses de feuilles du genre *Atta* peuvent être composées de plusieurs millions d'individus (Hölldobler and Wilson, 1990). Certains « parasites sociaux » tels que *Tetramorium atratum* peuvent être des inquilines sans ouvrières et produire uniquement des descendants mâles et reproductifs élevés par

les ouvrières hôtes de *Tetramorium* (Buschinger et al., 2003). Chez certaines espèces de fourmis, la tâche reproductrice est assouplie et les ouvrières (non fertilisées) peuvent s'accoupler et produire une progéniture diploïde (femelle). Dans ces rares cas, la reproduction est souvent organisée selon des hiérarchies de dominance prononcées (Penick et al., 2015).

## **2.2 Répertoire comportemental de la fourmi, se déplacer pour :**

Si une tâche peut se révéler au niveau individuel insurmontable, elle peut être divisée en sous-tâches plus petites, dont chacune peut être exécutée en parallèle par différents individus (Jeanne, 1986). Ce schéma distribué d'exécution des tâches ne nécessite pas nécessairement une augmentation de l'efficacité de la performance individuelle (Gordon et al., 2013), mais peut permettre une flexibilité et une augmentation de la fiabilité du système grâce à la redondance. Des nombreuses interactions locales résultantes, directes ou indirectes entre les individus (Jeanson et al., 2012), peuvent « émerger » des décisions au niveau collectif par un processus d'auto organisation (Moffett et al., 2021). L'analyse du répertoire comportemental des fourmis démontre que la locomotion est impliquée dans l'accomplissement de plusieurs tâches importantes pour maintenir la cohésion de la colonie, telle que la construction et la protection du nid ou le fourragement (Hölldobler and Wilson, 1990).

### **2.2.1 Construire et protéger le nid**

Bien que la construction de la loge de fondation soit le fait de la fondatrice (Fig.1), la construction du nid est généralement le fruit du travail des ouvrières. La localisation du nid et la régulation de ses paramètres internes (hygrométrie, température) sont des enjeux importants pour le maintien de la colonie qui peut être exposée à des températures changeantes (Scherba, 1959), ainsi que pour la prévention contre les pathogènes et le développement du couvain (Fig.3). En fonction des espèces, différents matériaux sont collectés ou extraits du milieu de vie, puis sont transportés et déposés, donnant matière à l'émergence de structures complexes (Khuong et al., 2016). De plus, bien que les nids soient stables dans le temps, ils peuvent être dans de très rares cas mobiles, permettant le transport des ressources et le déménagement de la reine du couvain et des ouvrières en un temps relativement court vers un nouveau nid (Franks et al., 2003) offrant des conditions plus favorables. Ces déplacements peuvent se produire à l'issue d'une perturbation importante, de la montée des eaux, par manque de ressources du milieu ou d'une agression par un prédateur ou une autre espèce de fourmi.

En réponse à une agression, les fourmis vont réagir avec des comportements complexes tels que l'alarme, la défense ou la protection du nid, l'agrégation et le marquage du territoire (Kleineidam

et al., 2017) impliquant tous, des déplacements à plus ou moins large échelle. Les phéromones jouent un rôle crucial dans la communication des colonies et la réalisation de ces comportements.

### 2.2.2 Fourrager

Les apports nutritifs de la colonie sont pourvus et régulés tant en quantité qu'en qualité par les ouvrières fourrageuses qui n'ont pas connaissance a priori des besoins spécifiques de la colonie (Greenwald et al., 2015; Greenwald, 2018). Ces apports, extérieurs, transportés jusqu'à la colonie, sont principalement destinés aux individus qui ne sortent pas du nid, notamment les jeunes ouvrières, les larves et la reine (Traniello, 1989; Detrain and Deneubourg, 2008). Les besoins nutritifs des colonies sont variés et se composent de lipides, de glucides et de protéines (Bhatkar and Whitcomb, 1970; Dussutour and Simpson, 2009) dans des proportions propres à chaque espèce. Le nombre d'individus qui s'investissent dans la récolte des ressources alimentaires doit donc être directement corrélé au nombre d'individus présents dans la colonie, mais aussi à la qualité du milieu et à l'état nutritionnel de la colonie. L'efficacité dans la récolte de nourriture pourrait, par exemple, être estimée comme la quantité de nourriture arrivant au nid par unité de temps (Fourcassié et al., 2010).



FIGURE 3 – Types de nids rencontrés et organisation générale. On peut retrouver des nids construits dans le sol (genre Atta), des nids construits sur le sol avec des aiguilles de pins (fourmis rousses des bois) ou dans les arbres en utilisant des feuilles (fourmis tisserandes). Les nids se composent généralement de loges où l'on retrouve les proies et une partie de la colonie. Les loges sont interconnectées par des galeries. Dans les loges les plus profondes, on retrouve généralement la reine et le couvain. Les images ont été réadaptées de Heather and Benjamin (2023).



L'activité de fourrage peut elle-même parfois être subdivisée en sous-tâches qui sont réalisées par des individus différents (Ratnieks and Anderson, 1999). De ce fait, la récolte et le transport des items alimentaires peuvent être des activités séparées, confiées à des individus différents au sein de la même colonie. Chez les *Atta texana*, par exemple, les grandes ouvrières grimpent dans les arbres et coupent au niveau du pétiole, les feuilles nécessaires à l'élevage du champignon symbiotique alors que les petites ouvrières récupèrent les feuilles tombées au sol. A l'inverse, les petites ouvrières d'*Atta sexdens* grimpent aux arbres et découpent les feuilles que les grandes ouvrières transportent à partir du sol (Hubbell et al., 1980). De plus, tous les individus à l'extérieur de la colonie ne sont pas forcément des fourrageuses. Par exemple, plus de 50% des ouvrières des fourmis coupeuses de feuilles revenant au nid ne transportent pas de nourriture (Bass, M. and Cherrett, J. M., 1996) et assurent probablement pour partie un rôle de protection ou d'entretien des chemins utilisés (Howard, 2001).

La formation et l'entretien de chemins ou pistes permanentes de fourrage serait un moyen de canaliser les déplacements des fourmis à l'extérieur de leur nid sur une aire relativement restreinte. Ces pistes permettent principalement d'homogénéiser le terrain pour faciliter le transport (Bouchebti et al., 2019) mais permettraient aussi de guider les fourmis vers une source de nourriture exploitable et de minimiser les rencontres intra et interspécifiques (Möglich and Hölldobler, 1974). Après la découverte d'une source alimentaire, les fourrageuses peuvent marquer le chemin emprunté lors du retour au nid avec des composés chimiques : les phéromones. Par marquages successifs d'autres fourrageuses ayant suivi cette information, la fréquentation de ce chemin pourra être amplifiée, favorisant la monopolisation et l'exploitation de la ressource alimentaire.

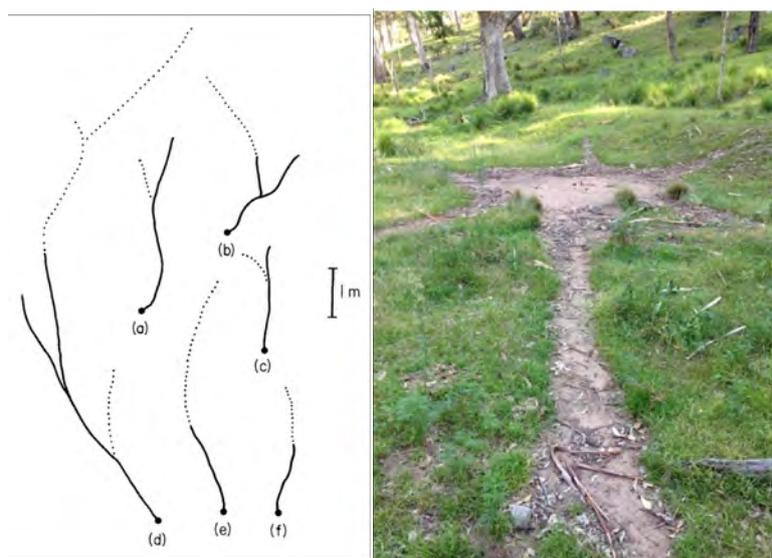


FIGURE 4 – Organisation des pistes de fourrage par les fourmis. Exemple de croissance des pistes de fourrage pour différentes colonies de *Messor barbarus* sur 20 (a), 7 (b et c), 15 (d), 2 (e) et 9 (f) jours (gauche). De façon générale, le nid se situe à l'intersection des pistes de fourrage. Les végétaux et débris entravant le déplacement sont retirés pour faciliter le retour des ouvrières à la colonie. Les images proviennent respectivement de Lopez et al. (1994) et Middleton et al. (2019) (droite).

Les pistes principales peuvent se diviser en plusieurs branches secondaires (Fig.4), plus petites, qui ont une durée de vie limitée (Acosta et al., 1995). Le pattern de fourrageage diffère en fonction de la disponibilité et de la distribution des ressources (fourmis moissonneuses). Des sources de nourriture stables dans le temps, telles que des colonies de pucerons, seront associées à des chemins permanents (Shepherd, 1982; Acosta et al., 1995). A l'opposé, des sources éphémères donneront lieu à l'utilisation de pistes qui seront abandonnées par la suite (Hölldobler and Wilson, 1990). Les pistes permanentes peuvent être abandonnées temporairement, lorsque les ressources sont provisoirement épuisées, ou totalement, après un conflit lié au contact avec des pistes de colonies voisines.

Enfin, se déplacer à l'extérieur du nid nécessite la prise en compte des facteurs de l'environnement. Les ouvrières fourrageuses de certaines espèces peuvent être soumises par exemple, à un stress thermique ou à une pression de prédation considérable. Ces stress pourraient avoir favorisé au cours de l'évolution, le développement de pattes plus longues permettant aux fourmis de se déplacer plus rapidement (par exemple les *Cataglyphis* vivant en milieu désertique : Tross et al. (2021)).

### **3 Fourmis et transport de charge**

Parmi le large éventail des tâches réalisées par les fourmis, le transport de charge est sans doute l'une des tâches les plus complexes. Différents types de transport existent : les fourmis peuvent transporter une charge de façon collective ou bien individuellement (Czaczkes and Ratnieks, 2013). En solitaire, elles peuvent transporter la charge en interne, à l'intérieur de leur jabot social (Fig.5), ou en externe dans leurs mandibules. La charge peut être tirée ou portée (Bernadou et al., 2016) de différentes façons (Fig.6).

Dans la section suivant, nous décrivons les différents types de transports, en les situant sur un axe allant du transport individuel au transport collectif. Néanmoins, dans la suite de cette thèse, seuls les comportements de transport externes, qui sont à la frontière entre l'individuel et le collectif, seront étudiés.

## 3.1 Transport individuel

### 3.1.1 Transport interne

Il arrive que certaines fourmis transportent des liquides par le biais de leur jabot (Fig.5), leur permettant à la fois de stocker, mais aussi de le transmettre aux autres membres de la colonie par trophallaxie (Hölldobler and Wilson, 1990). Ces liquides énergétiques peuvent être de compositions diverses, mais sont principalement constitués d'eau, de miellat de pucerons (Adlung, 1966) ou de liquides sucrés. Ces échanges permettent aussi de créer un vrai réseau de communication (Buffin et al., 2009) entre ouvrières sur la nature et de la qualité d'une source alimentaire (Detrain and Deneubourg, 2008) au cours des recrutements.



FIGURE 5 – Ingestion et partage des liquides sucrés. Les fourmis stockent le liquide dans leur jabot (comme chez *Lasius*) et le régurgitent à leurs congénères (comme chez *Formica*).

### 3.1.2 Transport externe

Le transport porté est utilisé pour les items alimentaires et non alimentaires « légers ». Il permet d'éviter les frictions liées au contact avec le substrat. Pour les besoins alimentaires de la colonie, les ouvrières peuvent transporter dans leurs mandibules des proies (Cornelius et al., 1997), des éléments ou des fragments de végétaux (graines : Bernadou et al. (2011), feuilles : Bouchebti et al. (2019) ou fleurs) - chez certaines espèces ne possédant pas de jabot social comme les fourmis de la famille des ponérines - ou des liquides (on parle alors de pseudotrophallaxie : Hölldobler and Wilson (1990)). Au cours de la vie d'une colonie, les fourmis peuvent être amenées à transporter leurs congénères vivantes (couvain, jeunes ouvrières, reine), des ouvrières parasitées (Schmid-Hempel and Schmid-Hempel, 1998) ou mortes (Diez et al., 2012), dans les différentes parties de leur nid (Pereira et al., 2020). Elles peuvent aussi transporter des matériaux (sable, terre, brindilles) afin d'aménager des loges à l'intérieur de leur nid (Khuong et al., 2016) ou de dégager les pistes de fourrageuses des obstacles qui pourraient entraver le déplacement des fourrageuses. La taille de ces différents items plus ou moins lourds peut favoriser un transport par traction.

Le transport par traction, incluant un contact avec le sol, se produit lorsque la force de l'individu n'est pas suffisante pour maintenir l'objet dans ses mandibules sans que celui-ci fasse contact avec le substrat (Bernadou et al., 2016). Les fourmis favorisent la marche arrière lors du transport par traction (Pfeffer, 2016), maximisant ainsi l'efficacité du transport en minimisant les déviations de l'objet liées à la friction avec le substrat (Czaczkes et al., 2011).



FIGURE 6 – Types de transports chez les fourmis. Le transport peut se réaliser en équilibre au dessus de la tête (chez *Atta*), en avant du corps dans les mandibules (chez *Messor*) ou sous le corps (chez *Eciton*).

## 3.2 Transport coopératif et collectif

### 3.2.1 Transport coopératif séquentiel

Un transport coopératif est dit séquentiel lorsque l'item convoité arrive à destination de façon indirecte par l'intermédiaire d'une succession de séquences de prises individuelles. Ce transport séquentiel peut être indirect ou direct.

Le transport séquentiel indirect se rencontre par exemple chez les fourmis moissonneuses *Messor barbarus* et *Messor bouvieri*. Lorsque les sources de nourriture à transporter se trouvent loin du nid, les fourmis ne sont pas sélectives et elles s'emparent de l'objet à transporter quelle que soit sa taille. Cependant, si la charge transportée est trop lourde par rapport à la taille de la fourmi, celle-ci l'abandonne rapidement sur la piste. Une autre fourmi s'en empare alors. La distance parcourue par une fourmi sur la piste avec sa charge est donc fonction du rapport entre sa taille et la charge qu'elle transporte. S'il y a une bonne corrélation (*size-matching*), la fourmi continuera son chemin plus longtemps. De ce fait, plus on se rapproche du nid et plus la probabilité est grande que les charges les plus lourdes soient transportées par les grosses fourmis et les charges plus légères par les fourmis plus petites. Le *size-matching* entre le poids de l'objet transporté et la taille de la fourmi augmente donc lorsqu'on se rapproche du nid (Reyes-López and Fernández-Haeger, 2002; Bernadou et al., 2011; Arnan et al., 2011). Au contraire, chez *Pachycondyla tarsata*, les fourrageuses créent de véritables chaînes d'approvisionnement en transférant directement les items aux autres ouvrières lors de leur rencontre (López et al., 2000).

Bien que le transport séquentiel semble moins efficace que le transport individuel, cette stratégie pourrait permettre un échange d'informations sur la qualité des ressources et influencer sur le recrutement des fourrageuses (Röschard and Roces, 2003).

### 3.2.2 Transport collectif coopératif

Le transport collectif ou coopératif se produit lorsqu'il y a déplacement actif et coordonné d'un item par plus de deux individus conjointement (Sudd, 1964). Ce type de transport existe aussi bien chez les humains que chez les fourmis, mais il est rare chez les autres animaux (Czaczkes and Ratnieks, 2013; Gelblum et al., 2015). Chez les fourmis, ces comportements de transport peuvent se manifester suite à un recrutement initié par une ouvrière incapable de déplacer seule la source de nourriture qu'elle a découverte (Detrain and Deneubourg, 1997; Cerdá et al., 2009). Chez *Aphaenogaster albisetosus* et *Pheidole oxyops*, la phéromone de piste est utilisée pour permettre un recrutement rapide des fourrageuses lorsqu'un item volumineux a été découvert. Ce recrutement est suivi d'un transport coopératif vers le nid (Hölldobler and Wilson, 1990; Czaczkes, 2012). De façon générale, lors d'un transport collectif (Fig.7) les fourmis saisissent l'objet sur toute sa périphérie (Feinerman et al., 2018; Gelblum et al., 2015). Deux configurations peuvent alors être observées. Dans la première configuration, certaines ouvrières se placent face à la direction du nid et d'autres dos à celle-ci. Le rôle de chacun des protagonistes est alors encore assez flou mais il semblerait que les fourmis qui se déplacent à reculons exercent une traction sur l'item (soutien) alors que les fourmis qui avancent vers le nid portent et guident l'item (Feinerman et al., 2018). Dans la seconde configuration, tous les protagonistes portent l'item dans la même direction, généralement sous leur corps (Czaczkes and Ratnieks, 2013). Enfin, certaines espèces peuvent former des chaînes de traction, permettant de tirer des proies très volumineuses (Peeters et al., 2017).



FIGURE 7 – Transport collectif chez la fourmi *Paratrechina longicornis*. Les photos proviennent de Feinerman et al. (2018).

Pour leurs caractéristiques comportementales et écologiques ayant favorisé l'apparition de comportements collectifs, l'ensemble des études de la suite de ce manuscrit se focalisera sur deux espèces

de fourmis : *M.barbarus* et *P.longicornis*.

### 3.3 Présentation des espèces étudiées

#### 3.3.1 *Messor barbarus* (Linné, 1767)

La première espèce sur laquelle nous avons travaillé, *Messor barbarus* (Linné, 1767), est une espèce monogyne à fondation claustrale (Bernard, 1968; Cerdan, 1989) dont l'aire de répartition englobe le pourtour du bassin Méditerranéen (Blanco-Moreno et al., 2014; Cerdan, 1989; Plowes et al., 2013). Les colonies matures peuvent abriter en moyenne 8 000 individus (Cerdan, 1989) mais peuvent dépasser les 23 000 individus. Cette espèce se distingue par un polymorphisme continu de la caste ouvrière avec des individus dont la taille peut varier entre 2 et 15 mm pour un poids allant de 1.5 à 40 mg (Bernadou et al., 2016; Heredia and Detrain, 2000). Le polymorphisme chez *M. barbarus* est régi par des relations allométriques (Bernadou et al., 2016) On distingue principalement, en plus de la reine et du couvain, une caste ouvrière divisée en trois morphes : les minor (taille <5 mm), les média (taille : 5 - 10 mm) et les major (taille >10 mm) (Fig. 8) (Chretien, 1996; Heredia and Detrain, 2000). La tête volumineuse et rougeâtre des major est proportionnellement plus grosse par rapport à leur corps que celles des minor, et des média. Les pattes des majors quant à elles sont plus courtes par rapport à leur corps comparé aux deux autres morphes (Bernadou et al., 2016; Merienne et al., 2020).



FIGURE 8 – Polymorphisme des *Messor barbarus*. On retrouve au sein de la colonie : la reine, les major (grosses fourmis à tête rouge), les média (taille intermédiaire), les minor (petite taille) et le couvain à différents stage de développement (non représenté ici).

L'espèce est essentiellement granivore, bien qu'elle puisse consommer de manière sporadique des arthropodes morts et d'autres petites proies animales (Lopez et al., 1994; Azcárate et al., 2005). Les ouvrières peuvent récolter des graines jusqu'à plusieurs dizaines de mètres du nid, par l'intermédiaire de pistes physiques bien visibles sur le sol même en l'absence de trafic. Ces pistes sont initiées puis renforcées par le dépôt de phéromones de piste lors du retour au nid des ouvrières, par contact

régulier de l'extrémité de l'abdomen où se trouve les glandes qui produisent la phéromone avec le substrat (Heredia and Detrain, 2000). Des ramifications latérales peuvent se détacher des pistes principales dépourvues de végétation, permettant l'exploitation temporaire de zones riches en graines (Heredia and Detrain, 2000). Les média représentent la majorité des ouvrières présentes sur les pistes de fourrage. Contrairement aux minor qui participent à la récolte de graines de petite taille, les major fourragent très occasionnellement, mais sont principalement mobilisées pour le transport des graines de grande taille (Heredia and Detrain, 2005). L'ensemble des graines ramenées au nid est stocké dans des greniers, broyé et mélangé avec du liquide salivaire. L'interaction entre les enzymes digestives et l'amidon des graines produit du « pain de fourmis » glucosé consommé par les fourmis (Delage, 1968). Pour ramener les graines jusqu'au nid, un mécanisme de transport coopératif séquentiel des graines est parfois observé le long des pistes de récolte. Les ouvrières transportent de manière séquentielle les graines en transférant leur charge d'un individu à l'autre, formant ainsi une véritable chaîne de transport (Reyes and Fernández Haeger, 1999), ce qui en fait un modèle spécifique d'intérêt dans l'étude de la biomécanique du transport de charge individuelle.

### **3.3.2 *Paratrechina longicornis* (Latreille,1802)**

La deuxième espèce sur laquelle nous avons travaillé *Paratrechina longicornis* (Latreille,1802), plus communément appelée "fourmi folle", est caractérisée par une biologie bien différente de celle des fourmis du genre *Messor*. Le nom de "fourmi folle" lui vient de l'habitude qu'ont les ouvrières de se déplacer de manière saccadée et aléatoire suite à une perturbation, comme si elles ne pouvaient pas s'orienter (Smith, 1965). *P. longicornis* est une espèce polygyne (Passera, 1994) et monomorphe (Kenne et al., 2005) qui fait partie des 13 pires espèces de fourmis mondialement envahissantes reportées par l'union internationale pour la conservation de la nature (IUCN) (Gippet and Bertelsmeier, 2021), avec des localisations distribuées à toutes latitudes, à la fois dans l'Ancien et le Nouveau Monde. Sa distribution actuelle, due à des introductions accidentelles par l'homme, est liée au développement du commerce mondial. Il s'agit d'une espèce qui a peut-être une origine africaine (Holway et al., 2002), ou, plus probablement, asiatique (Smith, 1965).

Malgré l'impact environnemental et économique important constaté dans les zones où elle est présente, la biologie de *P. longicornis* est peu connue, car aucun travail intensif n'a été réalisé. Par exemple, bien que les mâles soient ailés, aucun signalement de reines ailées n'a été rapporté dans la littérature. On suppose que ces dernières sont transportées d'une colonie à l'autre par les ouvrières afin d'assurer la reproduction. Les colonies sont de taille moyenne (2000 ouvrières et 40 reines : Thompson (2019)) à extrêmement grandes (Fig.9). Les colonies sont très flexibles et peuvent



FIGURE 9 – Colonie de *Paratrechina longicornis*. On retrouve au sein de la colonie une ou plusieurs reines, un ensemble d'ouvrières monomorphes et le couvain à différents stage de développement (non représenté ici).

s'installer dans des habitats très secs aussi bien que plutôt humides et nicher dans des endroits très divers tels que des débris végétaux ou humains, des cavités ou des restes de végétaux, dans le sol ou dans les constructions humaines sous les climats froids (Freitag et al., 2000). Les colonies sont également très mobiles, et se déplacent très facilement suite à une légère perturbation (Hölldobler and Wilson, 1994).

Néanmoins, contrairement à d'autres espèces de fourmis envahissantes, *P.longicornis* ne semble être ni territoriale ni agressive face aux autres fourmis et préfère une stratégie de fourragement caractérisée principalement par sa capacité de recrutement à courte ou longue distance des ouvrières et leur rapidité (Wetterer et al., 1999; Holway et al., 2002). Cette stratégie, connue sous le nom de « compétition par exploitation », contraste avec la « compétition par interférence » utilisée par les fourmis dominantes qui monopolisent les ressources en utilisant des répulsifs ou en agressant directement les fourmis concurrentes. Les ouvrières de 2.5 – 3 mm (Trager, 1984) sont opportunistes et omnivores (Andersen 1992). Elles se nourrissent de graines, de miellat (Wetterer et al., 1999), de fruits, d'exsudats végétaux mais aussi de restes d'aliments ménagers (Smith, 1965) et d'insectes ou de grandes proies chassées (termites, blattes) transportées par une action de groupe (Trager, 1984; Czaczkes and Ratnieks, 2013) ou récupérées (Kenne et al., 2005) (par exemple des lézards). Ces transports collectifs sont dus à un recrutement à deux échelles : un recrutement local de haute précision et de courte durée, et un recrutement massif de longue durée vers des sources de nourriture semi-permanentes (Czaczkes and Ratnieks, 2013).

## 4 Spécificités du pattern locomoteur chez les hexapodes

### 4.1 Patterns locomoteurs des hexapodes

De façon générale, les insectes se déplacent avec des mouvements stables et coordonnés de leurs six pattes. On appelle démarche (*gait*) les différents modes de coordination entre les pattes qui sont optimisées pour réduire la consommation d'énergie lorsque l'animal se déplace à une vitesse donnée. Un animal peut donc utiliser plusieurs démarches en fonction de sa vitesse avec des transitions entre discontinues entre ces démarches (Alexander and Jayes, 1978).

Généralement, on appelle motif ou onde métachronale (Fig.10) l'alternance de phases de balancement (barres pleines et colorées) et de phases d'appui (barres blanches) permettant de visualiser les mouvements de chaque patte au cours de la marche. La locomotion des insectes se conforme à plusieurs modèles de démarche stéréotypée :

La marche ondulatoire (*wavegait*), se caractérise par la propagation du balancement d'une patte vers les cinq autres initialement en contact avec le sol. Le mouvement de balancement se propage de la patte arrière via la patte médiane jusqu'à la patte avant d'un côté du corps avant d'être répliqué sur le côté suivant. Ce déplacement a été observé chez la mouche du vinaigre *Drosophila melanogaster* à vitesse lente (Wosnitza et al., 2013) et chez les insectes à marche lente, comme les phasmes (Wilson, 1966).

La marche tétrapodique, se caractérise par le balancement simultané de deux pattes tandis que les quatre autres sont au sol. Les mouvements de balancement sont effectués par des pattes diamétralement opposées. Le balancement des deux pattes caractérisant cette marche ne se produit donc ni avec deux pattes d'un même côté du corps, ni avec deux pattes au sein d'une paire de pattes. Ce déplacement se retrouve généralement chez les insectes ayant une vitesse intermédiaire comme chez les phasmes (*Aretaon asperrimus* : Jeck and Cruse (2007), *Carausius morosus* : Graham (1972)).

La marche tripodique quant à elle se caractérise par le balancement simultané de trois pattes : trois pattes sont simultanément en phase d'oscillation tandis que les trois autres sont au sol. Les pattes avant et arrière ipsilatérales se balancent à l'unisson avec la patte médiane controlatérale. En conséquence, deux groupes de pattes (ou tripodes) alternent dans leurs mouvements. Cette démarche est majoritaire chez les insectes, comme les blattes (*Blatta orientalis* : Hughes (1952)), les drosophiles (*Drosophila melanogaster* : Wosnitza et al. (2013)) et les fourmis (*Cataglyphis velox* :

Zollikofer (1994), *Formica rufa*, *Lasius niger* : Reinhardt and Blickhan (2014), *Messor barbarus* : Bernadou et al. (2016); Merienne et al. (2020)).

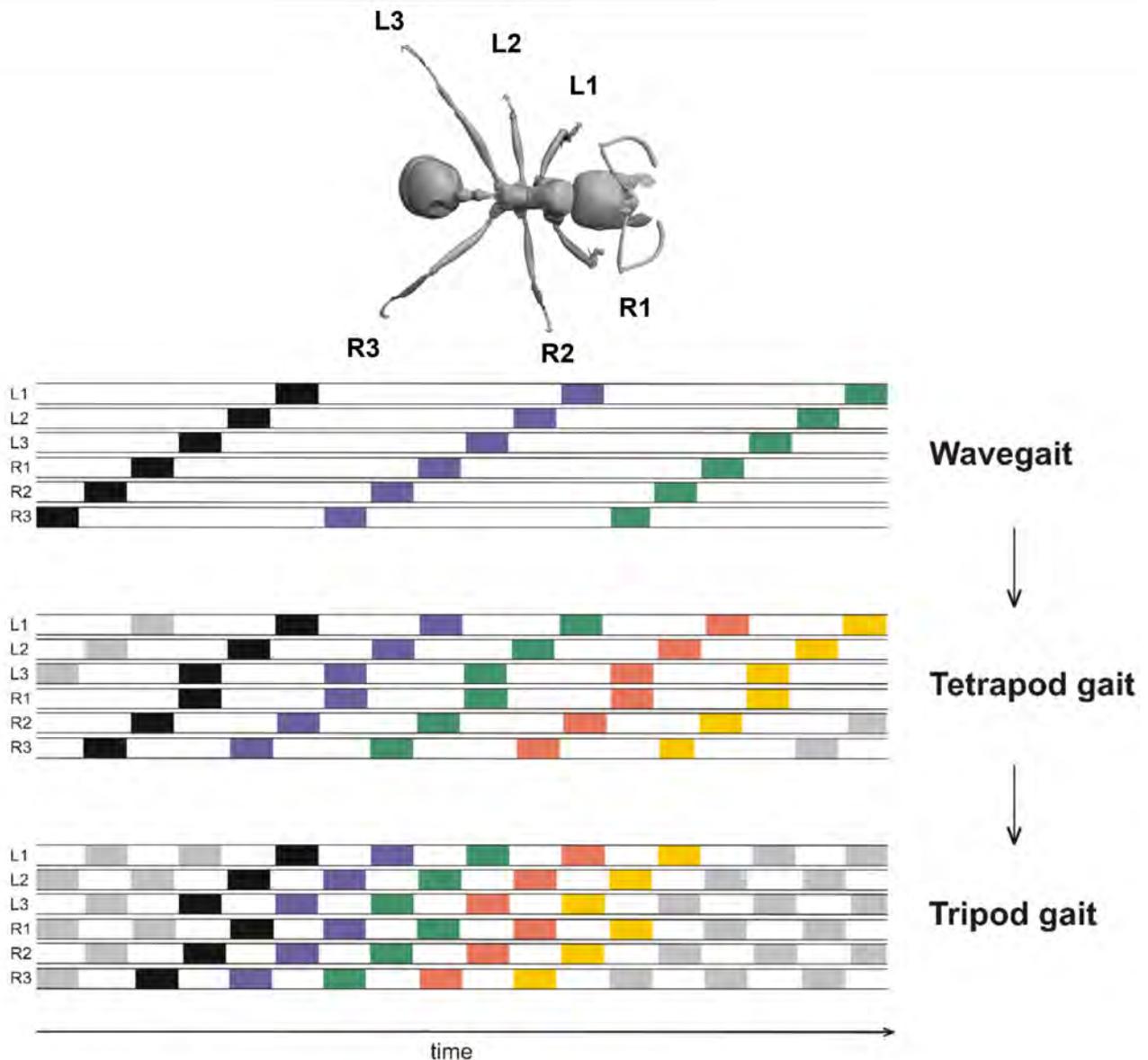


FIGURE 10 – Continuum des patterns locomoteurs chez les fourmis. La cyclicité du mouvement est présentée schématiquement dans ce podogramme. Dans un contexte temporel, on retrouve des phases de balancements (barres pleines et colorées) et des phases d'appui (barres blanches). Les modèles de marche idéalistes montrent une transition continue entre les différents patterns. Le continuum de la marche se fait en tenant compte à la fois des modèles idéalistes et intermédiaires. L = gauche ; R = droite ; 1 = patte avant ; 2 = patte médiane ; 3 = patte arrière. (Réadapté de Pfeffer (2016)).

La classification des différents types de démarche adoptés par les hexapodes permet une meilleure analyse des mécanismes de coordination entre leurs pattes. Néanmoins, la locomotion des insectes peut se conformer à la fois à ces modèles de démarche stéréotypés, mais également à des versions intermédiaires, permettant à l'insecte une locomotion fluide sans mouvements saccadés (Grabowska et al., 2012). Lorsque la vitesse de locomotion augmente, il y a généralement une transition graduelle de la coordination des pattes, avec un passage de la marche ondulatoire vers la marche tétrapodique, puis tripodique (Full and Tu, 1991). Lorsque la vitesse de locomotion augmente, les ondes métachronales commencent à présenter un certain degré de chevauchement (Fig.10). Lorsque deux

pattes sont en balancement en même temps, la fourmi passe à un modèle de marche tétrapodique. Si la locomotion est encore plus rapide, trois pattes sont simultanément dans la phase de balancement, appelée démarche tripodique. Le schéma de coordination des pattes n'est pas prédéterminé de manière rigide, il peut s'adapter en fonction du contexte comportemental et des caractéristiques physiques du milieu.

Lors d'un déplacement, un même individu peut en effet être confronté à des situations très variées. Ces situations peuvent être liées à l'environnement physique (hétérogénéités dans la nature du substrat, pente, présence d'obstacles), aux conditions abiotiques (température, vent, précipitations) ou à l'animal lui-même de par son comportement (changements de direction brusques dans un contexte de prédation ou de fuite, exploration, transport de charge), ou sa condition physique et physiologique (âge, état de santé, état nutritionnel) (Guo and Ritzmann, 2013). En fonction de la situation, l'animal peut modifier sa locomotion afin d'optimiser la vitesse, le coût énergétique ou la probabilité d'éviter des prédateurs (Gruhn et al., 2009). Cela l'amène à adopter un type de locomotion, en d'autres termes, une démarche propre à la situation.

Un animal peut alors, en fonction des situations, soit utiliser la même démarche avec des modifications minimales, soit en changer. Par exemple la blatte *Periplaneta americana* utilise six pattes à vitesse réduite, puis quatre et deux pattes lorsqu'elle accélère (Full and Tu, 1991).

Les fourmis aussi peuvent modifier leur patron de locomotion généralement tripodique et adopter des stratégies de mouvement plus dynamique en fonction de la vitesse pour maximiser l'efficacité et la stabilité de la locomotion. Cette transition de la marche à six pattes vers un usage majoritairement de quatre pattes a été observée notamment lors de l'augmentation de leur vitesse de déplacement. Des études ont montrées que certaines fourmis, comme les fourmis d'argent du Sahara *Cataglyphis bombycina*, passent à une démarche quadrupède pour des vitesses élevées. Ce changement facilite l'apparition de phases aériennes très prononcées, où toutes les pattes quittent parfois le sol brièvement. Cette particularité est cruciale pour atteindre des vitesses extrêmes (Pfeffer et al., 2019).

## 4.2 Perception kinesthésique chez l'insecte

Pour propulser l'ensemble des structures tout en les stabilisant, les segments locomoteurs doivent être coordonnés dans l'espace et dans le temps (Alexander, 2005). Les mouvements peuvent se décomposer en une série de déplacements décrits comme un schéma cyclique régulier du ou des segments locomoteurs. Ce schéma comporte des phases de propulsion et des phases de balancement

(Guo and Ritzmann, 2013). Lors des phases de propulsion, les tarse d'un même tripode sont en appui sur le sol et les autres segments sont soutenus et mis en mouvement, permettant ainsi le déplacement de l'ensemble du corps. Pendant les phases de balancement des pattes d'un même tripode, les appuis du corps sont réduits dû au fait que les tarse soient en déplacement dans l'air. Par conséquent, le timing résultant de la cyclicité exacte des phases de propulsion et de balancement est essentiel pour maintenir la stabilité de l'individu pendant la locomotion.

Pour parvenir à cette stabilité, plusieurs structures localisées sur les pattes permettent d'assurer les mouvements coordonnés des segments. Des structures sous-cutanées, les organes chordotonaux, sont capables par exemple de détecter les changements dans les angles articulaires. D'autres capteurs comme la sensille campaniforme peuvent mesurer les tensions au sein de l'exosquelette et permettre au système nerveux de l'insecte d'ajuster les mouvements de ses pattes lors de la locomotion (Guo and Ritzmann, 2013). Enfin, des plaques ciliées, localisées à l'interface entre les différents segments du corps, sont activées lorsqu'un segment se déplace par rapport à un autre. La présence de ces organes sensoriels pourrait affecter le mouvement des pattes, soit directement, via les motoneurones influençant la contraction musculaire, soit indirectement, en actionnant les interneurones intermédiaires. Dans tous les cas, lors de la locomotion, leur retour sensoriel semblerait être crucial pour le contrôle et la coordination des six pattes.

### **4.3 Description générale de la morphologie externe et interne des hexapodes et de leurs appendices locomoteurs**

Dans les paragraphes suivants, la morphologie générale des hexapodes sera présentée avec un accent particulier sur les membres locomoteurs et le thorax des fourmis.

#### **4.3.1 Morphologie générale des hexapodes**

De façon générale, les hexapodes se caractérisent par un corps segmenté recouvert d'une enveloppe rigide externe appelé exosquelette (Beutel et al., 2014). L'exosquelette des hexapodes est caractérisé par une organisation en sclérites, c'est-à-dire de plaques cuticulaires membraneuses articulés entre-elles par des membranes articulaires. La cuticule est un matériau composite biologique contenant de la chitine, des protéines, des lipides et des catécholamines (Beutel et al., 2014). Ces composés lui confèrent des propriétés mécaniques protectrices et une robustesse élevée. La cuticule constitue également une protection contre la dessiccation mais offre également des zones de fixation différenciées qui permettent le développement d'un système musculaire complexe.

La présence d'un exosquelette est une condition préalable à la formation d'un appareil locomoteur complexe, avec de véritables articulations et des appendices complexes. L'apparition d'un exosquelette a été une innovation évolutive clé chez les arthropodes. Chez les fourmis, l'exosquelette est divisé en trois parties principales qui forment le tronc : la tête, le thorax (habituellement appelé « mésosome ») et le gastre. Le thorax se compose de trois segments thoraciques (T1, T2, T3) ainsi que du premier segment abdominal (A1). Le segment abdominal A2 constitue le pétiote et les autres segments abdominaux le gastre. Chez les fourmis appartenant à la sous-famille des *Myrmicinae* il existe en outre un post-pétiote formé par le segment A3. Le pétiote et le post-pétiote sont des segments qui permettent d'amplifier les mouvements du gastre.

L'exosquelette présente plusieurs replis à l'intérieur de la cavité thoracique, dont trois piliers fourchus postérieurs à chaque ganglion de la chaîne nerveuse. Ces piliers sont appelés furca et servent de surfaces de fixation pour les muscles. Ils sont nommés profurca (en T1), mesofurca (en T2) et métafurca (en T3). Au niveau des furcas, s'insèrent ventrolatéralement trois paires de pattes articulées (L1, R1, L2, R2, L3, R3)<sup>1</sup> composées de 6 segments : coxa, trochanter, fémur, tibia, tarse et métatarses (ensemble de plusieurs segments souvent simplifiés en un seul) (Fig.11). La morphologie externe et la forme générale du corps sont à la base des études taxonomiques et phylogénétiques. Ces études s'intéressent aux structures présentes dans la tête (Beutel et al., 2014; Casadei-Ferreira et al., 2020; Richter, 2022; Katzke et al., 2022), aux glandes et à leur utilité (Hölldobler and Wilson, 1990; Billen, 2009), mais plus récemment également aux caractéristiques du système digestif (Casadei-Ferreira et al., 2020; Richter and Economo, 2023) et musculo-squelettique (Boudinot et al., 2013; Liu et al., 2019; Khalife et al., 2022; Aibekova et al., 2022; Lieberman et al., 2022). Cependant, dans cette partie, nous nous focaliserons uniquement sur les structures morphologiques et anatomiques du thorax et des pattes.

#### 4.3.2 Morphologie interne du thorax

A l'intérieur du thorax, on retrouve une partie des systèmes exocrine, digestif, nerveux, respiratoire et musculaire de l'insecte.

Les fourmis présentent une variété impressionnante de glandes exocrines (Billen, 2009), mais seules quelques-unes sont situées à l'intérieur du thorax. Les deux glandes les plus connues sont la glande métapleurale (métathorax) et la glande labiale (qui se prolonge généralement de la tête au prothorax). La glande métapleurale, dont les fonctions principales sont l'hygiène et la défense

---

1. par convention L = gauche ("left"); R = droite ("right")

chimique (Yek and Mueller, 2011), sécrète des antibiotiques et des antifongiques qui sont collectés par les fourmis à l'aide de leurs pattes lorsqu'elles se nettoient. La glande labiale, reliée à la poche sous-buccale par un canal très fin, sécrète des enzymes digestives (Yek and Mueller, 2011).

La fonction principale du système digestif est de transporter les aliments des structures buccales vers le jabot social (situé à l'intérieur de l'abdomen) où les nutriments sont stockés puis transmis aux autres membres de la colonie par trophallaxie avant assimilation, permettant ainsi de faire circuler les ressources (LeBoeuf et al., 2019).

Le système nerveux se compose d'un ensemble de nerfs, qui, à l'intérieur du thorax sont reliés à la chaîne nerveuse ventrale (en position ventrale) qui s'étend du cerveau à l'abdomen. La chaîne nerveuse présente des renflements appelés ganglions neuraux dans les trois segments du thorax, avant chaque paire de pattes (Khalife, 2020). Le système respiratoire est alimenté en oxygène par le biais de petites ouvertures à travers l'exosquelette (stigmates) qui sont reliées à un réseau de trachées et de trachéoles et à des sacs aériens.

Enfin, le thorax de la fourmi contient de nombreux muscles. Chez les reines, la plus grande partie de son volume est occupée par les muscles du vol (Peeters et al., 2020). Chez les ouvrières, de nombreux autres muscles se trouvent à l'intérieur du thorax : certains relient l'exosquelette et l'endosquelette ou deux furcas entre elles et rendent le thorax de la fourmi plus robuste, d'autres articulent les coxas, permettant le mouvement et de nombreux comportements (Beutel et al., 2014).

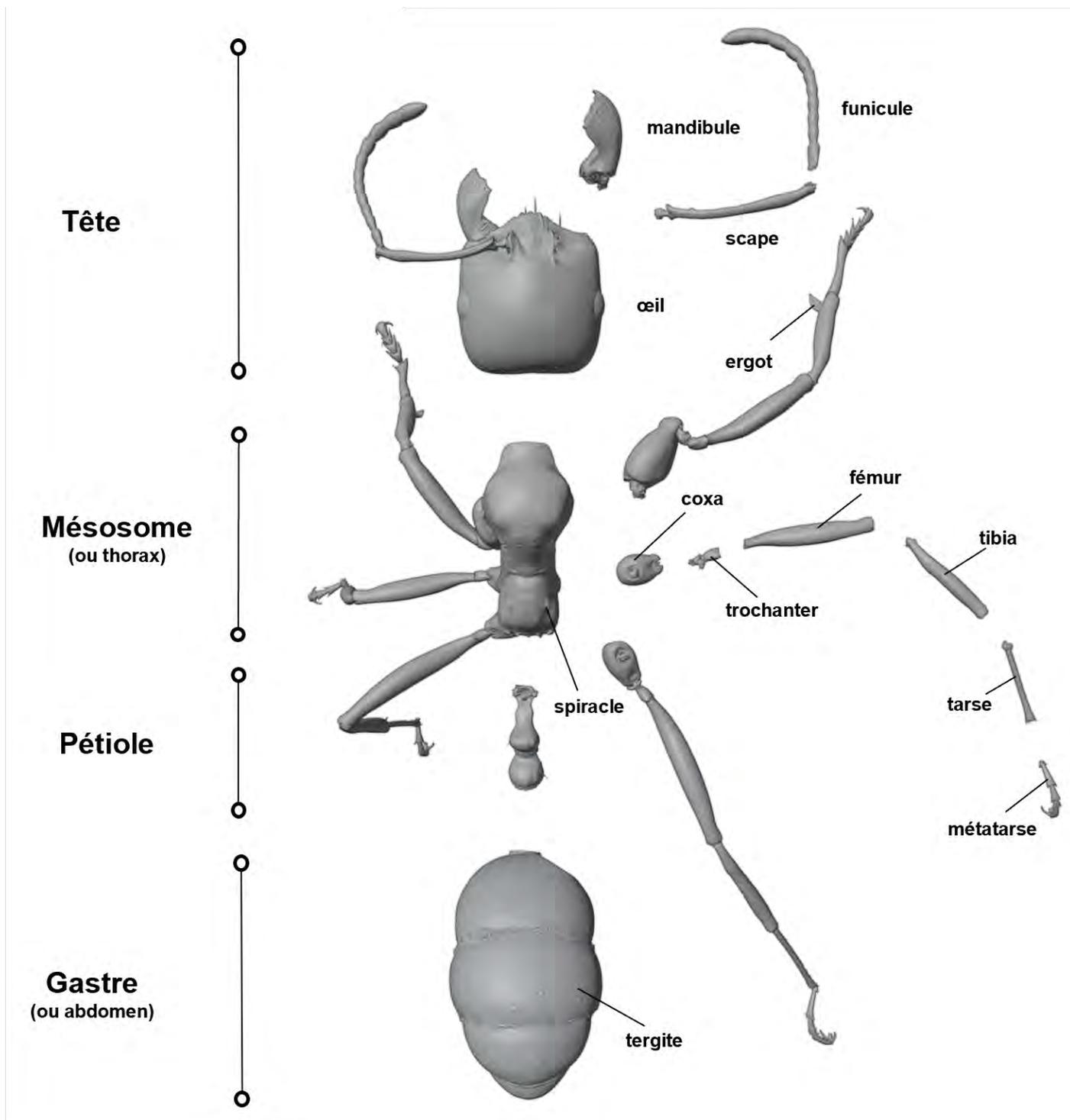


FIGURE 11 – Planche anatomique d'une ouvrière de *Messor barbarus*. Le tronc se compose de la tête, du thorax, du pétiole et du gastre. Chaque patte se compose de coxa, trochanter, fémur, tibia, tarse, métatarse. Sur la tête s'insère les mandibules et les antennes qui se composent d'un scape et de plusieurs funicules. L'ensemble des structures ont été réalisées avec 3D slicer pour une fourmi média (CASENT0741501). Le rendu a été réalisé avec blender.

### 4.3.3 Description générale des appendices locomoteurs

L'élément proximal de la patte, la coxa, est relativement courte mais volumineuse, fournissant des zones d'attache pour différents muscles basaux. Elle contient également des muscles dépresseurs et releveurs coxo-trochantériens. Le trochanter est un petit sclérite généralement de forme triangulaire. Sa liaison avec la coxa est toujours dicondyle, avec les pivots placés en avant et postérieurement. Un apodème bien développé atteint la coxa. La connexion oblique ou transversale entre le trochanter et le fémur n'est pas une véritable articulation. Elle ne permet qu'une mobilité minimale voire absente entre ces deux sclérites. Le fémur est généralement le plus gros élément de la patte, il forme une articulation monocondyle ou dicondyle avec le tibia. Le tibia est souvent aussi long que le fémur mais toujours plus fin et souvent cylindrique. Il est généralement équipé d'une paire de soies fortes : les éperons apicaux permettant entre autres le nettoyage. L'articulation tibio-tarsienne est généralement dicondyle. Le tarse se compose généralement de tarsomères : le tarsomère proximal (appelé par la suite « tarse ») est souvent plus long que les trois à cinq tarsomères distaux (appelés dans la suite « métatarse ») qui permettent une flexibilité accrue de la partie distale des pattes et constitue une condition préalable à l'acquisition des structures d'attache tarsiennes.

## 4.4 Les Muscles

Tout comme chez les vertébrés (Fig.12), le raccourcissement des fibres musculaires suite à une excitation chez les arthropodes, est responsable du mouvement. Les fibres musculaires composant un muscle sont issues du regroupement de myofibrilles, composées de répétitions d'unités contractiles : les sarcomères. L'activation des sarcomères par le système nerveux provoque une cascade de réaction chimique aboutissant à la dégradation d'ATP (adénosine triphosphate) dans le muscle. Les filaments d'actine et de myosine (unité de base contractile du muscle) glissent les uns par rapport aux autres, réduisant la longueur des sarcomères, raccourcissant ainsi les myofibrilles, puis les fibres musculaires et le muscle, ce qui permet à terme le mouvement.

Malgré une grande variabilité dans la structure et les caractéristiques des différents muscles des insectes, de nombreuses caractéristiques de ces muscles comme la composition biochimique, l'organisation ultrastructurale et les performances contractiles sont partagées avec les vertébrés. Bien qu'il existe aussi des muscles viscéraux et cardiaques chez les insectes, nous nous focaliserons ici sur les muscles qu'ils utilisent lors de leur déplacement, à savoir les muscles squelettiques (Josephson, 2009).

Les fibres musculaires peuvent s'attacher sur différentes parties de l'exosquelette de l'insecte

et se connecter directement à la cuticule, aux furcas ou à la capsule céphalique (partie sphérique sclérifiée de la tête) grâce à des surfaces de contact crantées multiples (Gronenberg et al., 1997) ou « origine ». L'autre extrémité du muscle (ou « insertion ») est généralement attachée à un apodème (excroissance interne lamellaire chitineuse analogue au tendon des vertébrés mais en plus rigide : Pringle (1972)) faisant la jonction avec le segment suivant. Les muscles qui s'insèrent sur les articulations de l'exosquelette peuvent, lorsqu'ils sont actifs, permettre la flexion de l'articulation ou sa stabilisation contre des forces externes (Josephson, 2009). Un tendon parcourt également l'ensemble de la patte, reliant les coxas aux métatarses.

Le grand nombre de muscles trouvé chez les insectes est une conséquence de leur organisation segmentaire, commune à tous les arthropodes, et de la réplication en série de pièces associées à la segmentation (Josephson, 2009).

Bien que l'ensemble des muscles des pattes, et dans une certaine mesure du thorax, participent à la locomotion, notre étude s'est focalisée sur certains muscles du thorax impliqués dans la locomotion ou dans le transport de charge.

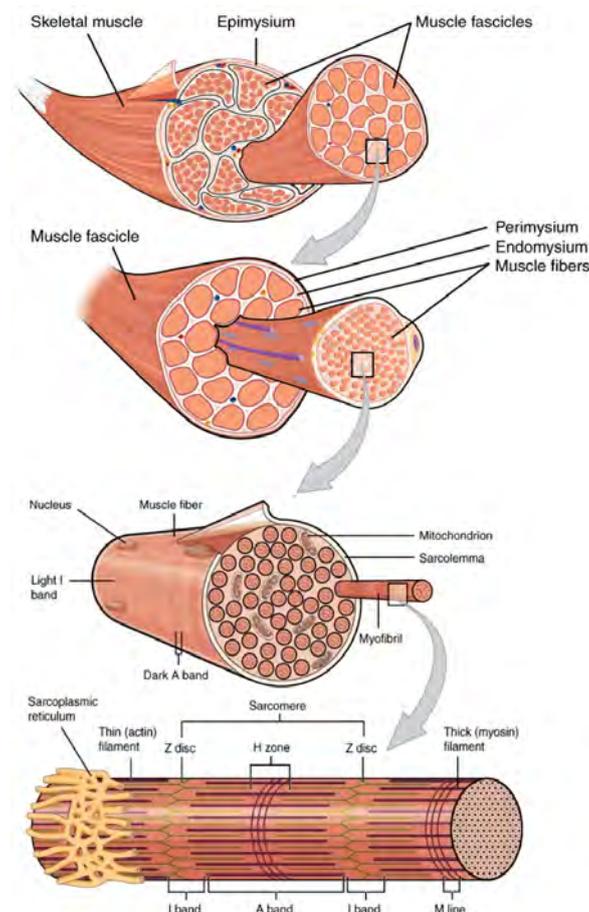


FIGURE 12 – **Anatomie d'un muscle squelettique.** Le muscle squelettique, se compose de faisceaux musculaires composés de fibres musculaires (myofibre ou myocyte). Une fibre musculaire squelettique est entourée par une membrane plasmique appelée sarcolemme, contenant le sarcoplasme (cytoplasme des cellules musculaires) et est composée de plusieurs fibrilles. Image réadaptée de [wikipedia.org](https://fr.wikipedia.org/wiki/Sarcom%C3%A8re)

## 5 Biomécanique de la locomotion et du transport de charge

La biomécanique peut être définie comme l'étude des mouvements développés par les êtres vivants en réponse aux stimuli extérieurs. En d'autres termes, la biomécanique est l'application de la mécanique à la compréhension des fonctions assurées par un organisme vivant dans le but de mieux comprendre les contributions des éléments de la structure, leurs propriétés et leurs fonctions. La biomécanique est par conséquent un domaine vaste qui peut s'intéresser à l'étude des effets du vent ou de la gravité sur la croissance des plantes, aux effets des propriétés mécaniques des aliments, au vol des oiseaux, aux propriétés hydrodynamiques de la peau des dauphins, au développement ou à l'altération des performances locomotrices humaines ou encore, dans cette étude, à l'effet du transport de charge sur la locomotion des fourmis. Suivant le principe fondamental de la dynamique, l'analyse biomécanique d'un mouvement ou d'une tâche peut être réalisée par l'analyse cinématique (étude du mouvement par le cinéma) et l'analyse cinétique (étude des forces à l'origine du mouvement). Ces approches couplées permettent d'aborder la dynamique qui établit le lien entre d'une part, le mouvement, et d'autre part, les efforts et les contraintes externes. La dynamique est utilisée pour estimer (sans être invasif) les contraintes et les forces internes au système. Parce qu'ils sont facilement accessibles, les paramètres spatiotemporels (cinématiques) les plus fréquemment utilisés pour décrire la locomotion sont la longueur du pas, la largeur du pas, la durée du cycle et la vitesse de marche.

### 5.1 Plans anatomiques

La marche est un phénomène complexe, impliquant la coordination des mouvements de rotation des segments corporels pour maintenir l'équilibre du corps et assurer son déplacement (Perry et al., 2010). Pour situer et décrire les déplacements des segments corporels dans un espace tridimensionnel, il est essentiel de définir des plans anatomiques. Par convention internationale, la description de ces plans est définie par rapport à la position anatomique de référence de l'animal (Fig.13).

Le plan sagittal/médian est un plan vertical qui permet de diviser le corps en deux parties droite et gauche. Il définit le plan latéral (gauche-droite) et définit les mouvements de flexion/extension.

Le plan transverse est un plan vertical qui permet de diviser le corps en deux parties antérieure et postérieure et définit si une structure est dite distale ou proximale par rapport à une autre. Il permet aussi de définir les mouvements de rotations internes/externes.

Le plan frontal est un plan horizontal qui permet de diviser le corps en deux parties supérieure et inférieure et définit si une structure est dite ventrale ou dorsale par rapport à une autre. Il permet aussi de définir les mouvements d'abduction/adduction.

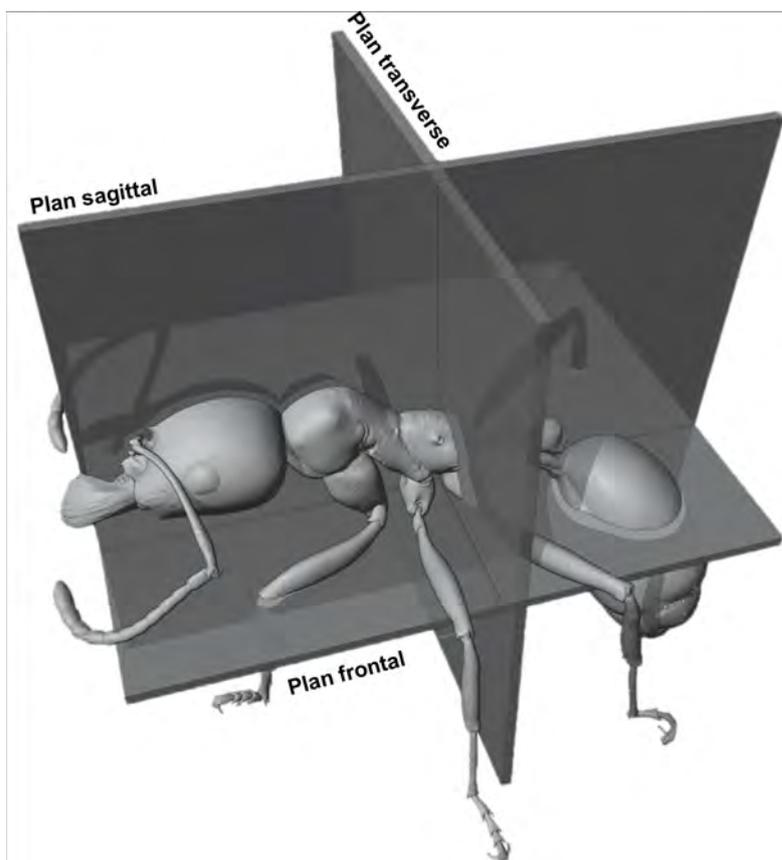


FIGURE 13 – Plans anatomiques de la fourmi. Le schéma présente le plan sagittal, frontal et transverse d'une fourmi.

## 5.2 Cinématique de la locomotion

La cinématique est une démarche descriptive qui consiste à étudier le déplacement d'un corps dans l'espace sans tenir compte des causes qui le mettent en mouvement. Cette approche a permis de caractériser le déplacement par différentes métriques (Viel, 2000). Chez les insectes, la vitesse de déplacement, la distance parcourue pendant un cycle de marche, la distance parcourue lors de la phase de balancement ou d'appui d'un tripode (ou pas), la position des pattes par rapport au corps lors du déplacement (*footfall* ou *stepping pattern*), l'amplitude articulaire, mais aussi le temps nécessaire à la réalisation d'une foulée (temps entre le décollement successif d'une patte de référence) ont été utilisés pour décrire la cinématique de la locomotion (Bender et al., 2010; Bernadou et al., 2016; Merienne et al., 2021). Ces paramètres varient en fonction de facteurs individuels et des contraintes externes de l'environnement. Ils seront exposés plus en détail dans les parties IV et VI.

### 5.3 Amplitudes articulaires 3D

Il peut être intéressant, pour s'affranchir des différences de tailles entre individus, d'étudier les angles articulaires des segments servant à la locomotion dans le repère global (Robertson et al., 2014). Les angles articulaires sont exprimés en radians et sont donc indépendants et adimensionnés. Pour cela, des repères articulaires locaux sont placés sur chacune des segments qui permettent ensuite de quantifier l'orientation d'un repère segmentaire par rapport à un autre et donc par extension d'obtenir l'orientation d'un segment par rapport à un autre (Grood and Suntay, 1983; Woltring, 1991). Les angles articulaires permettent ainsi d'exprimer les rotations entre deux segments adjacents en termes de flexion/extension, abduction/adduction et de rotations interne/externe (Robertson et al., 2014).

En pratique, on définit un angle entre deux segments 3D (A et B par exemple) par la rotation d'un des deux segments (A) dans le repère local de ce segment (A) par rapport au repère global. On définit alors une matrice de rotation 3D par trois rotations successives autour d'axes uniques permettant de décrire toutes les composantes du mouvement (ici les 9 composantes d'une matrice de rotation 3x3). La séquence de rotation de Cardan XYZ, par exemple, est souvent utilisée en biomécanique humaine (Cole and Turner, 1993). Cette séquence (Fig.14) comporte trois étapes : premièrement, une rotation autour de l'axe latéral (X) puis une rotation autour de l'axe dirigé vers l'avant (Y) et enfin une rotation autour de l'axe vertical (Z) recalculant à chaque fois une nouvelle orientation aux composantes du repère.

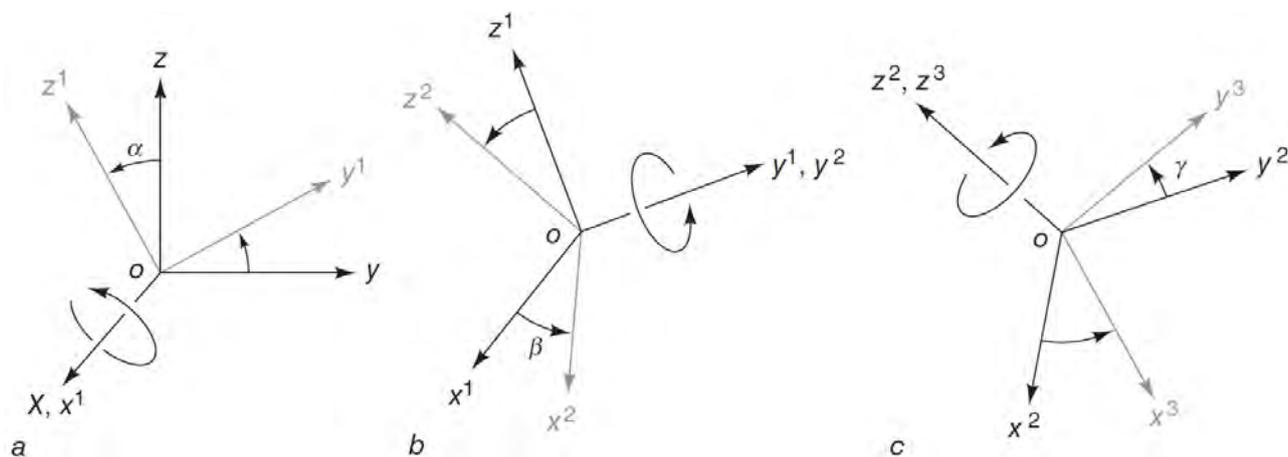


FIGURE 14 – Séquence de Cardan (XYZ) de rotations selon l'axe X (a) dans le système stationnaire  $\alpha$  puis selon la position du nouvel axe Y1 (b) du système  $\beta$  et enfin selon le Z2 (c) dans le système  $\gamma$ . L'image est issue de Gordon et al. (2013)

La matrice d'orientation résultante permet ainsi de calculer un angle de segment. En élaborant la matrice de rotation pour la séquence XYZ, on peut extraire les trois angles de Cardan.

Néanmoins l'ordre des rotations est très important, car les angles entre deux segments n'ont une

signification anatomique que lorsque les systèmes de coordonnées sont définis de manière cohérente (XYZ chez l'homme et ZYX pour la fourmi Cf partie 5.1 plan anatomique).

Pour définir les angles de la séquence ZYX, appelés  $(\alpha)$  pour la première rotation,  $(\beta)$  pour la deuxième rotation et  $(\gamma)$  pour la troisième rotation, on définit 3 matrices de rotations comme :

$$R_x(\alpha) = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & \cos\alpha & \sin\alpha \\ 0 & -\sin\alpha & \cos\alpha \end{bmatrix}, \quad R_y(\beta) = \begin{bmatrix} \cos\beta & 0 & -\sin\beta \\ 0 & 1 & 0 \\ \sin\beta & 0 & \cos\beta \end{bmatrix}, \quad R_z(\gamma) = \begin{bmatrix} \cos\gamma & \sin\gamma & 0 \\ -\sin\gamma & \cos\gamma & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (1)$$

avec  $R_x(\alpha)$  la matrice de rotation autour de l'axe X d'un angle  $\alpha$ ,  $R_y(\beta)$  la matrice de rotation autour de l'axe Y d'un angle  $\beta$ , et  $R_z(\gamma)$  la matrice de rotation autour de l'axe Z d'un angle  $\gamma$ .

La matrice de rotation est générée en multipliant les trois matrices de l'équation (1) selon la séquence de rotation suivante :  $R_x(\alpha)R_y(\beta)R_z(\gamma)$ .

Cette séquence de rotation permet donc de créer la matrice :

$$R_{XYZ} = \begin{bmatrix} \cos\gamma \cos\beta \cos\gamma \sin\beta \sin\alpha + \sin\gamma \cos\alpha \sin\gamma \sin\alpha - \cos\gamma \sin\beta \cos\alpha \\ -\sin\gamma \cos\beta \cos\gamma \cos\alpha - \sin\gamma \sin\beta \sin\alpha \cos\gamma \sin\alpha + \sin\gamma \sin\beta \cos\alpha \\ \sin\beta - \cos\beta \sin\alpha \cos\beta \cos\alpha \end{bmatrix} \quad (2)$$

Les éléments de la matrice combinée représentent l'orientation relative d'un système de coordonnées local par rapport au système de coordonnées global. Les calculs de l'angle de Cardan sont dérivés directement de la matrice R de l'équation (2).

$$\alpha = \tan^{-1} \left( \frac{-R_{3,2}}{R_{3,3}} \right), \quad \beta = \tan^{-1} \left( \frac{R_{3,1}}{\sqrt{R_{1,1}^2 + R_{2,1}^2}} \right), \quad \gamma = \tan^{-1} \left( \frac{-R_{2,1}}{R_{1,1}} \right)$$

Avec  $\alpha$  l'angle de roulis (roll),  $\beta$  l'angle de tangage (pitch),  $\gamma$  l'angle de lacet (yaw), et  $r_{ij}$  l'élément de la matrice de rotation R à la  $i^{\text{ème}}$  ligne et  $j^{\text{ème}}$  colonne.

## 5.4 Dynamique du centre de masse

Une autre approche de l'étude de la locomotion consiste à simplifier l'ensemble des segments d'un individu en une variable globale, son centre de masse (G). Cette variable permet de caractériser la dynamique de la locomotion en prenant en compte la position de chaque segment et leur masse (Cavagna and Kaneko, 1977) et se définit dans un référentiel Galiléen d'origine O :

$$\vec{OG} = \frac{1}{M} \sum_1^n m_i \vec{OG}_i \quad (3)$$

Avec  $\vec{OG}$  la position de centre de masse (G) du système dans le repère galiléen  $R(0,i,j,k)$  à l'instant t, M : la masse de l'individu, n : le nombre de segments composant le corps de l'individu,  $(\vec{OG}_i)_{1 \leq i \leq n}$ , la position du centre de masse de chacun des segments et  $(\vec{m}_i)_{1 \leq i \leq n}$  la masse de chacun des segments. Par rapport à une locomotion libre de charge, il a été démontré que G est projeté en avant dans un contexte de transport de charge chez les fourmis (Merienne et al., 2020; Anderson et al., 2020).

## 5.5 Modèles bio-mécaniques de la locomotion

L'utilisation de modèles biomécaniques pour décrire la locomotion a augmenté depuis les 50 dernières années. Ces modèles ont pour objectif de rendre compte au mieux des causes (forces/moments) à l'origine du mouvement. Pour cela, de nombreuses études se basent sur les variations de G et du système musculo-squelettique, en utilisant un nombre limité de paramètres. Quelques-uns de ces modèles seront présentés par la suite, allant de modèles biomécaniques de la marche basé sur l'évolution du CoM, à la modélisation musculo-squelettique en passant par le modèle de Hill utilisé pour les muscles.

### 5.5.1 Représentation de l'évolution du centre de masse

Il existe dans la littérature plusieurs modèles qui intègrent un nombre plus ou moins grand de paramètres utilisés pour décrire la trajectoire du CoM lors de la locomotion. On peut retrouver parmi ces modèles, les modèles balistiques (Mochon and McMahon, 1980), les modèles de marche dynamique dite passive (McGeer, 1990) et les modèles de marche dite active (Kuo, 2001). Néanmoins des modèles plus simples sont souvent présentés. On retrouve entre autres :

Le modèle du pendule inversé représente l'évolution du CoM, oscillant au bout d'un segment rigide (Fig.15a) (Cavagna and Kaneko, 1977). La masse décrit un arc de cercle au cours de la

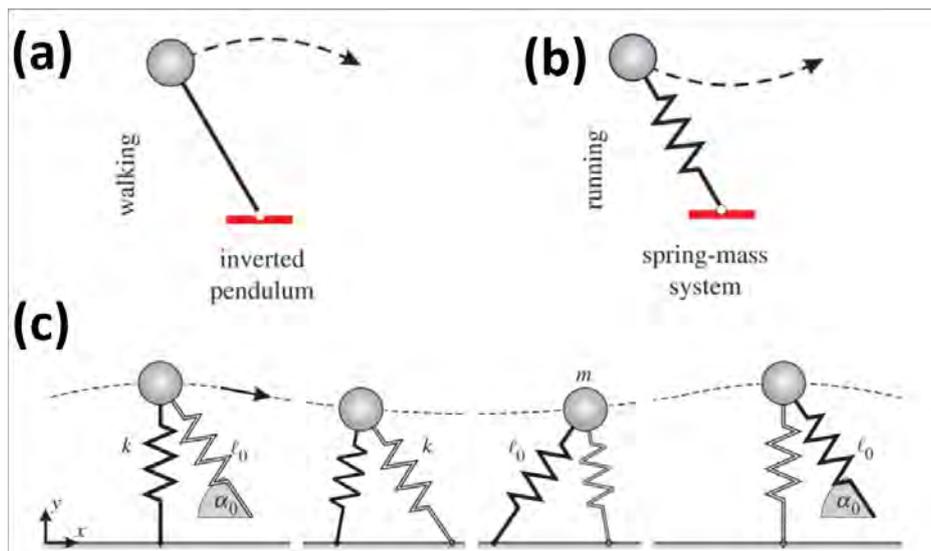


FIGURE 15 – Modèles de l'évolution du centre de Masse. (a) Modèle du pendule inversé et (b) modèle du spring-mass (Dickinson et al., 2000) et (c) modèle « bipedal spring-mass». Ces modèles comprennent aucun, un, ou deux ressorts (Geyer et al., 2006)

marche et atteint son altitude maximale chez l'homme lorsque le pied est en appui sur sol et la jambe d'appui est totalement tendue. Ce modèle permet d'identifier deux types de démarches : la marche, dans laquelle les énergies cinétiques et potentielles sont en opposition de phase évoquant un transfert au cours d'une foulée à la manière d'un pendule inversé (Fig.15a) et la course, dans laquelle ces énergies sont principalement en phase. Ce modèle a été utilisé pour étudier les variations des patrons de réaction au sol en fonction des vitesses de marche (Alexander, 1989), simuler la durée des oscillations lors de la locomotion (Mochon and McMahon, 1980), et étudier le déplacement vertical du CoM en fonction la rigidité de la jambe (Frankel and Lee, 1998), ou de la patte (Cavagna and Kaneko, 1977). L'un des inconvénients du modèle du pendule inversé est qu'il ne modélise pas un cycle de marche complet des deux membres.

En revanche, le modèle *compass gait* permet de simuler la trajectoire du CoM d'un système bipède au cours d'un cycle de marche complet. Dans ce modèle, les membres sont représentés par deux segments rigides (leviers) avec comme seule articulation la hanche, reliés à leur sommet par le CoM (Chow and Lin, 1971). Au cours du mouvement le CoM décrit un arc circulaire autour du membre en appui alors que l'autre membre est en balancement vers l'avant. Comme précédemment, le CoM atteint sa hauteur maximale lors de l'appui d'un membre en extension. Le modèle *compass gait* quant à lui sous-estime fortement les efforts articulaires et les efforts associés aux tissus mous.

Le modèle *spring-mass* (Fig.15 b et c) est un modèle simple qui prend en compte ces forces. Il est constitué d'un ressort attaché à une masse ponctuelle (Blickhan and Full, 1987). Le CoM se trouve au niveau de la masse et décrit une sinusoïde tout au long du cycle de marche.

En conclusion, on voit donc que deux de ces modèles ne prennent pas en compte la totalité des spécificités de l'organisme, comme les segments corporels ou les tissus mous. D'autres auteurs proposent quant à eux d'intégrer la contribution des différents segments dans la description du CoM dans un modèle dit polyarticulé (*Poly-articulated Model* (PAM) : Moretto et al. (2016); Sghaier et al. (2020)).

Le modèle polyarticulé (appelé encore plurisegmentaire), permet d'étudier la contribution de chaque segment lors d'une tâche donnée. Il se compose d'un ensemble de segments indéformables reliés par des articulations généralement sans friction. Chacun des segments composant le système est caractérisé par des paramètres inertiels : masse, position des centres de masse segmentaires, centres articulaires, et angles articulaires. La précision de ces paramètres peut affecter la précision des données (Scheys et al., 2011). Chez l'homme par exemple, des tables anthropomorphiques permettent d'optimiser la précision des propriétés inertielles (De Leva, 1996). L'ensemble de ces paramètres permet de définir les translations et rotations d'un segment en se basant sur les coordonnées de trois marqueurs sphériques réfléchissants.

### 5.5.2 Modèles musculaires

Le comportement mécanique du système musculaire est souvent décrit par le modèle de Hill (1938). Ce modèle décrit comment la force musculaire générée par un muscle varie en fonction de la vitesse à laquelle il se raccourcit ou s'allonge. Le modèle se base sur la distinction de deux parties dans un muscle : les fibres musculaires et le tendon. Le muscle est donc vu comme un actionneur composé :

- D'un élément contractile (CE), responsable de la force active ( $f_a$ ) du muscle, lié à la contraction musculaire. La force générée par l'élément contractile du muscle dépendra donc de la longueur de ses fibres et de la vitesse à laquelle il se contracte ou s'allonge.
- D'un élément élastique placé en série (ES) avec les fibres musculaires permettant de représenter le tendon du muscle par un ressort. Cette caractérisation permet d'inférer au modèle la transmission de la force générée par le CE à travers le tendon mimant l'énergie élastique stockée dans le tendon lors des mouvements rapides.
- D'un élément élastique parallèle (EP) placé en « dérivation » de la composante contractile, correspondant aux tissus élastiques passifs entourant les fibres musculaires. Cet élément mime ainsi la force passive ( $f_p$ ) du muscle qui augmente lors de l'étirement du muscle au cours du mouvement.

Le modèle de Hill a été complété par Zajac (1989) en tenant compte de l'angle entre les fibres musculaires et l'axe longitudinal du tendon. Cette disposition appelée angle de pennation, permet à un plus grand nombre de fibres de s'insérer sur le tendon, augmentant ainsi la force maximale pouvant être générée par le muscle. En complément, la théorie de Huxley (1957) suggère que les muscles génèrent une force active (AF) avec le raccourcissement des fibres musculaires (paragraphe 4.4). Ainsi, la force maximale produite par un muscle correspond à une longueur optimale du muscle qui diminue non-linéairement avec la contraction et l'étirement du muscle. Si un muscle s'allonge au-delà de la longueur optimale, une force passive liée à l'élasticité du tissu musculaire est générée. Ainsi, la force totale produite par le muscle est la somme des tensions active et passives.

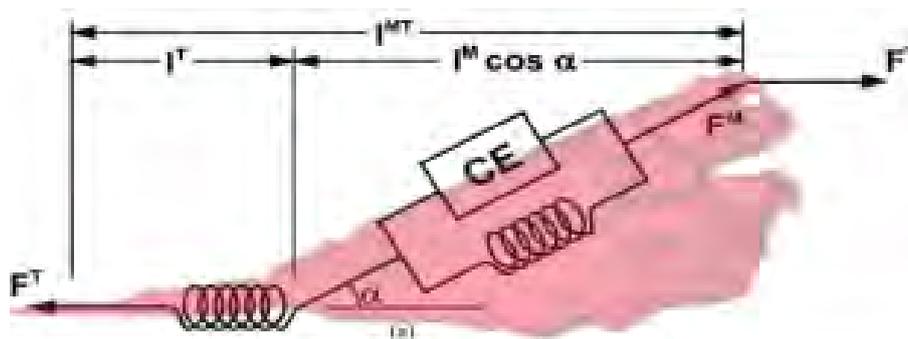


FIGURE 16 – Modèle de Hill-Zajac, réadapté de (Zajac, 1989)

## 5.6 Modèles musculo-squelettique

Les modèles musculo-squelettiques trouvent leur intérêt dans de nombreux domaines de la biomécanique. Ils permettent d'analyser et d'affiner la compréhension de la contribution des mouvements des différentes structures biologiques (articulation, ligaments, tendons, muscles...) à la réalisation d'une tâche via des simulations. Ces outils permettaient initialement de fournir des quantités biomécaniques utiles pour la compréhension clinique de pathologies, l'amélioration de gestes sportifs ou encore pour l'amélioration des postes de travail. Une fois la validité du modèle évaluée (en comparant les résultats des simulations avec les données *in vivo*), des simulations peuvent déterminer comment les changements de chaque paramètre (anatomique, cinématique) affecte indépendamment la performance dans la réalisation d'une tâche, par exemple la locomotion.

Globalement, un modèle musculo-squelettique est un système mécanique qui repose sur une structure arborescente de segments rigides reliés par des articulations et actionnés par des muscles. Un tel modèle présente trois niveaux descriptifs de paramètres couplés entre eux. Premièrement, le niveau géométrique (longueurs des segments, centres articulaires...), correspondant à une chaîne cinématique. Deuxièmement, le niveau inertiel paramétré par les masses, les inerties et les positions des centres de masse des segments. Enfin, le niveau musculaire intègre les paramètres géométriques (origine et insertion des chefs musculaires) et les paramètres de génération de force des modèles

musculaires (force isométrique maximale, longueur du tendon). Les valeurs des paramètres des trois niveaux de description utilisent des méthodes de calcul inverses ou des méthodes directes qui nécessitent le recueil et l'utilisation de données expérimentales requérant une grande expertise. Des outils pour la simulation musculosquelettique ont été déployés sous forme de logiciels comme Opensim (Delp et al., 2007), Anybody (Damsgaard et al., 2006), BoB (Shippen and May, 2016), ou CusToM (Muller et al., 2019). De nombreux modèles musculo-squelettiques peuvent être trouvés dans la littérature. Ils permettent d'étudier par exemple le mouvement du membre antérieur chez l'homme (Holzbaur et al., 2005) ou le chimpanzé (O'Neill et al., 2017), le vol chez les oiseaux (Heers et al., 2018) et les mouches (Walker et al., 2014), mais aussi le mouvement des mandibules des libellules (David et al., 2016) et des fourmis (Püffel et al., 2021) ainsi que le déplacement du *Tyrannosaurus rex* (Sellers et al., 2017).

## 6 Problématique générale et plan de thèse

Comme nous l'avons montré dans ce qui précède, les fourmis, de par la diversité des milieux qu'elles peuplent et la variabilité des formes et comportements qu'elles présentent, offrent un très bon modèle pour l'étude du lien entre la morphologie des organismes et leur comportement. La division du travail observée dans les sociétés de fourmis est un atout supplémentaire pour ce type d'étude car, chez les espèces présentant un polymorphisme de la caste ouvrière, elle est souvent basée sur des spécificités morphologiques des individus. Néanmoins, il peut quelquefois être assez difficile d'établir le lien entre la morphologie des individus et leur performance dans la réalisation de certaines tâches. C'est le cas des tâches de transport de charge observé sur les pistes d'approvisionnement chez les fourmis. Ainsi, chez la fourmi granivore *Messor barbarus* que nous avons étudiée dans cette thèse on observe chez les individus de taille moyenne une fréquence plus élevée de transport de charge et un niveau de performance également plus élevé dans cette tâche comparée aux individus les plus gros ou les plus petits, sans pour autant que cela puisse être expliqué simplement par les différences dans leur morphologie externe. L'hypothèse que nous avons voulu tester dans cette thèse est que ces différences pourraient être expliquées par des différences plus subtiles entre individus, liées aux propriétés biomécaniques de leur système musculo-exosquelettique.

Pour étudier l'efficacité des fourmis dans la réalisation de tâches liées à la locomotion, nous nous sommes intéressés au lien entre la cinématique de la locomotion d'une part et l'organisation et les propriétés biomécaniques de leurs systèmes musculo-exosquelettiques d'autre part. Nous présenterons successivement : (i) une étude morphométrique de l'appareil musculaire des fourmis, (ii) une étude de leurs patrons locomoteurs et (iii) des simulations musculo-exosquelettiques. Les travaux qui sont

présentés dans les différents chapitres de cette thèse s'appuient sur des techniques et des méthodes qui sont utilisées depuis longtemps dans l'étude de la locomotion chez l'homme mais qui n'ont jusqu'à présent jamais été utilisées chez les insectes. Ainsi, un travail considérable de développement et de mise au point a dû être réalisé. Il ne nous a donc pas été possible dans le temps imparti par cette thèse d'utiliser l'ensemble de ces techniques pour répondre à la problématique posée. Nous pensons néanmoins que notre travail offre des pistes prometteuses pour la compréhension des performances locomotrices des insectes en général et pour son application à l'étude du lien entre morphologie et division du travail chez les fourmis en particulier.

La partie III de ce manuscrit présente un travail de morphologie fonctionnelle visant à étudier si l'organisation du système musculaire à l'intérieur du thorax des individus peut expliquer la division du travail observée chez les fourrageuses de l'espèce de fourmi granivore *M.barbarus*. Les ouvrières de taille médiane étant surreprésentées dans les fourmis chargées sur les pistes d'approvisionnement, notre hypothèse est que les muscles responsables du soutien de la tête pourraient être plus développés chez ces dernières relativement à leur taille que chez les fourmis plus grosses ou plus petites. Pour tester cette hypothèse nous avons quantifié et comparé, à partir de scans réalisés en microtomographie à rayons X ( $\mu$ CT) et de modèles 3D la proportion de volume du thorax occupée par les muscles thoraciques dans les trois morphes (minor, media et major) de la caste ouvrière de *M.barbarus*.

La partie IV réunit deux articles méthodologiques permettant d'aborder certains aspects de la cinématique de la locomotion chez les fourmis qu'il était important de préciser pour la suite de la thèse. Le premier article présente une étude visant à quantifier l'erreur commise dans la détermination de la position du centre de masse des fourmis en déplacement lorsqu'on ignore le mouvement de leurs pattes et qu'on ne considère que les trois segments principaux de leur corps, à savoir la tête, le thorax et l'abdomen. Le deuxième article expose une méthode qui permet de calculer, à partir de la reconstruction 3D des fourmis, les variations de l'amplitude des angles articulaires entre les différents segments des pattes au cours d'un cycle locomoteur.

La partie V a pour finalité de proposer un ensemble de solutions cinématiques ou musculaires qui, à terme, pourraient permettre de simuler le déplacement d'une fourmi en intégrant l'ensemble de ses segments corporels et les muscles qui les actionnent. Ces solutions s'appuient sur l'utilisation du logiciel Opensim qui est largement employé chez l'homme pour modéliser le système musculo-squelettique et simuler des mouvements, y compris locomoteur. Ce logiciel n'ayant jamais été utilisé pour l'étude des mouvements chez les insectes, il était impossible dans le temps imparti par cette

thèse de renseigner dans un modèle Opensim l'ensemble des informations requises pour modéliser l'appareil locomoteur de la fourmi. Nous présenterons donc dans ce chapitre une preuve de concept, en montrant comment Opensim peut être utilisé pour simuler les mouvements de la tête d'une fourmi. Pour ce faire nous avons créé un modèle de l'enveloppe corporelle et des muscles du cou de la fourmi, renseigné les mouvements et les paramètres associées à chacune de ces structures, et calculé les niveaux d'activation musculaire associés aux mouvements de la tête. Des perspectives pour le perfectionnement et le développement de ce modèle seront proposées et nous expliquerons comment à plus long terme il pourrait être utilisé pour mieux comprendre la variabilité observée dans les performances locomotrices ou dans le transport de charges chez les fourmis, que ce soit entre différentes espèces ou entre individus de différentes morphologies au sein de la même espèce.

Enfin, la partie VI présente un travail qui vise à mieux comprendre les coordinations segmentaires lors des déplacements dans un contexte de transport de proies par un groupe de fourmis. Nous avons étudié comment les ouvrières de l'espèce *Paratrechnia longicornis* s'organisaient autour de proies de taille croissante et comment les mouvements de leurs différents segments corporels pouvaient rendre compte de l'efficacité au transport. En utilisant le principe fondamental de la dynamique nous présentons une méthode permettant d'estimer les forces de traction exercées par les fourmis sur un objet lors d'un transport collectif à partir de la mesure de l'accélération des différents segments corporels des individus.

Ce manuscrit se compose donc de sept parties, soit, en introduction une revue de littérature sur la locomotion chez les hexapodes et les fourmis en particulier, un matériel et méthode général, les 4 parties décrites ci-dessus (regroupant 7 articles), et, une discussion générale qui intégrera l'ensemble des résultats présentés et esquissera des pistes pour de futures recherches dans le domaine de la biomécanique des hexapodes. Les quatre parties principales sont présentés dans un format d'article scientifique.

Les articles publiés ou en cours de publication qui sont intégrés dans les parties IV, V et VI sont présentés en anglais, dans le format de la revue dans laquelle ils ont été publiés. Chacune des six parties débute par une section dans laquelle les techniques et méthodes utilisées dans les travaux présentés dans les chapitres sont expliquées de façon détaillée. On trouvera également en annexe un ensemble de données non publiées qui faciliteront la compréhension de l'ensemble du manuscrit.



## **Deuxième partie**

### **Méthodes générales**

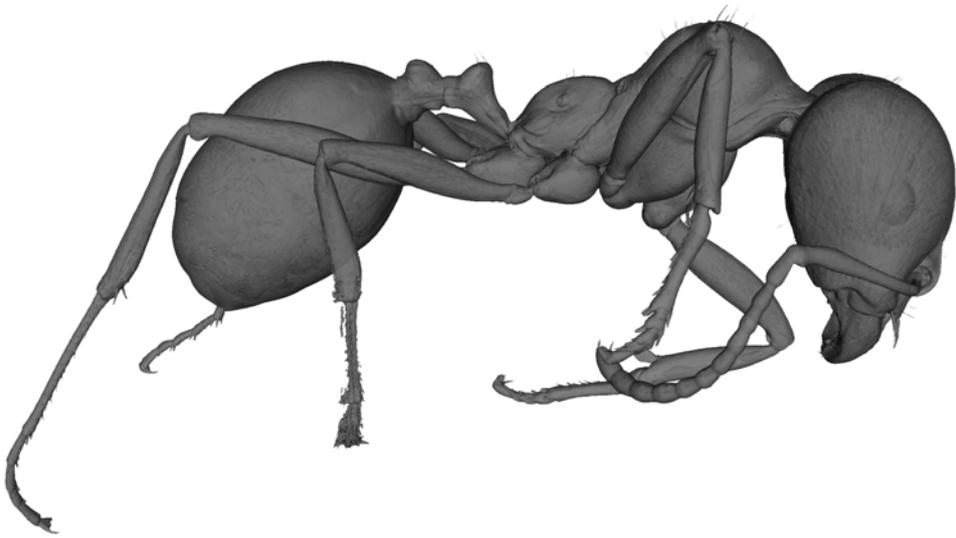
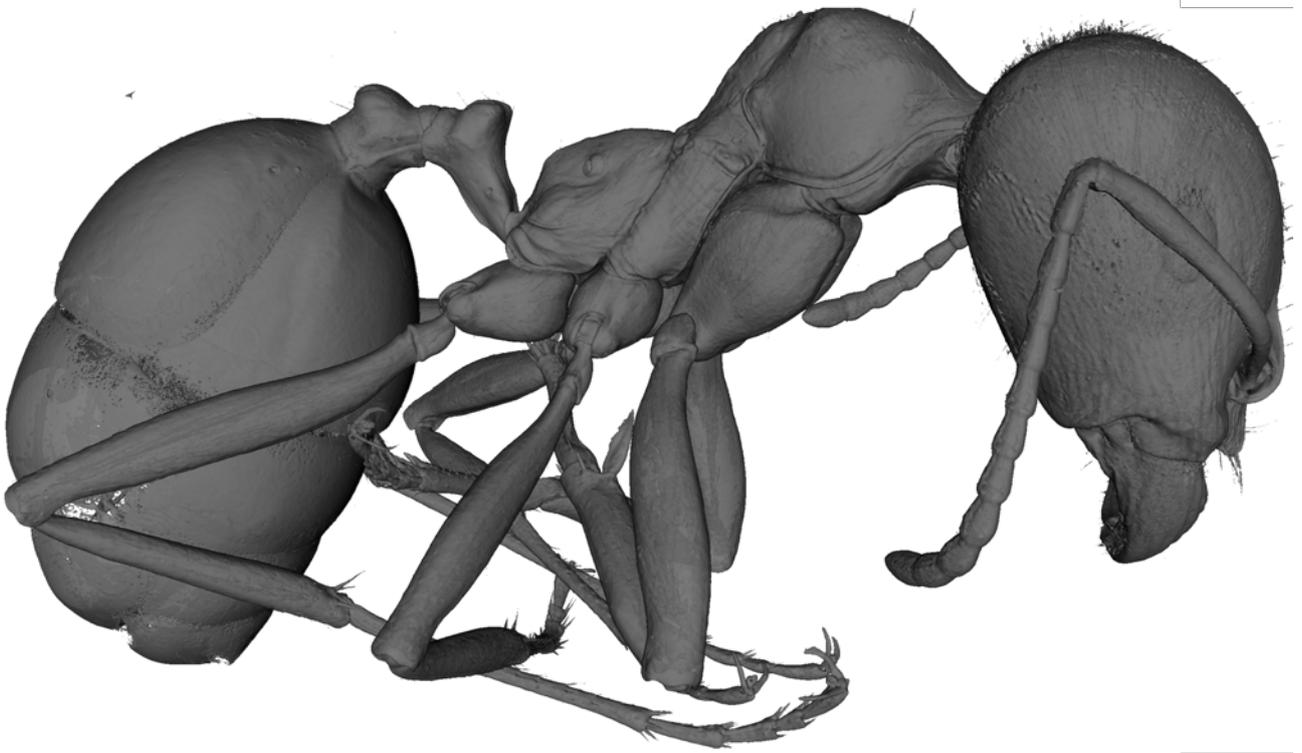


# 1 Matériel biologique

Pour le besoin de nos expériences nous avons prélevé dans la nature un ensemble de 3 colonies de *M.barbarus* et 6 colonies de *P.longicornis*. Pour les expériences de cinématique individuelle, de morphométrie et de simulation numérique nous avons utilisé des colonies de *M.barbarus* collectées en avril 2018 et en octobre 2022 à Saint-Hipolyte (42°35 Nord, 3°02 Est, Pyrénées Orientales, France). Pour les expériences de cinématique collective et de morphométrie nous avons utilisé des colonies de *P.longicornis* (acte de détention n° R02-2021-09-08-00002) collectées à Fort-de-France (14°36 Nord, 61°4 Ouest, Martinique, France) et au Lamentin (14°39 Nord, 809° Ouest, Martinique, France) en mars 2022.

# 2 Conditions d'élevage

Chacune des colonies prélevées a été maintenue dans une boîte (L : 50 x l : 30 x H : 15 cm) dont les parois avaient été revêtues de Fluon® pour empêcher les fourmis de s'échapper. Les fourmis pouvaient s'abriter à l'intérieur de nids formés avec des tubes à essai contenant une réserve d'eau (longueur : 20 cm, diamètre : 2.5 cm) recouverts de papier opaque pour simuler les galeries. Les deux espèces disposaient à volonté d'une base alimentaire composée de bakthar (Bhatkar et Whitcomb, 1970) supplémentée par des apports protéiques (blattes, criquets, vers de farine), une solution sucrée et d'eau. Les *M.barbarus* avaient accès en plus à un mélange de graines pour oiseaux (canaris). Les *M.barbarus* ont été maintenues dans une salle d'élevage tempérée avec une température annuelle de  $24.7 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$  (TFA Dostmann/Wertheim) et une hygrométrie de  $49.6 \pm 0.4\% \text{RH}$ . Les *P.longicornis* ont été maintenues dans une salle d'élevage tropicale avec une température annuelle de  $25.3 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$  (TFA Dostmann/Wertheim) et une hygrométrie de  $68.3 \pm 0.7\% \text{RH}$ . Les deux salles étaient sous un régime photopériodique artificiel 12h :12h (lumière : obscurité). Ayant un statut d'espèce invasive, les boîtes d'élevage des *P.longicornis* étaient entourées de récipients contenant de l'eau et du savon évitant toute fuite de matériel biologique.



0,2 cm

## **Troisième partie**

### **Morphométrie**

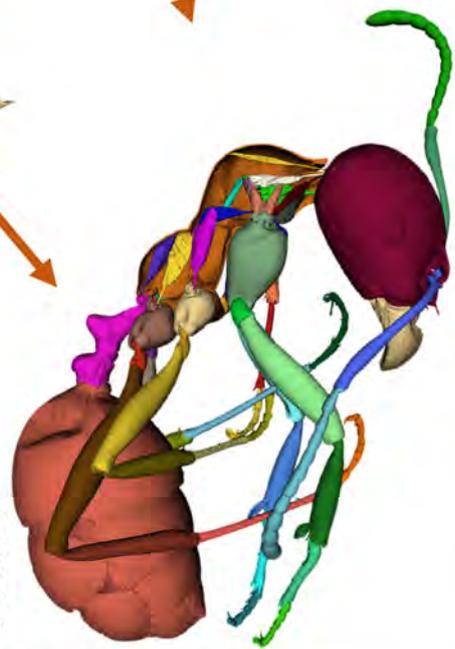
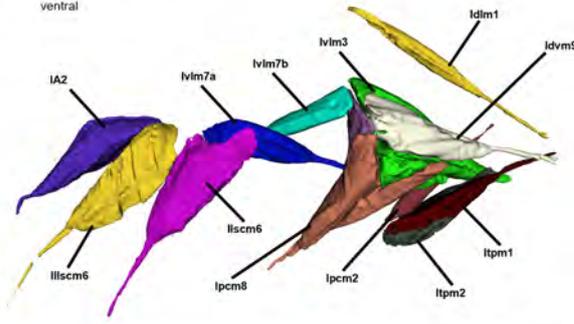
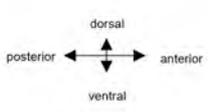
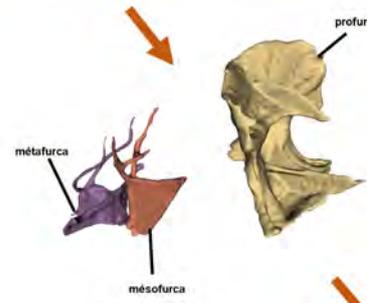
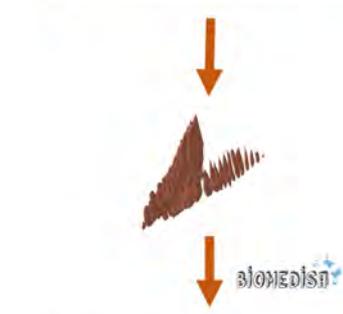
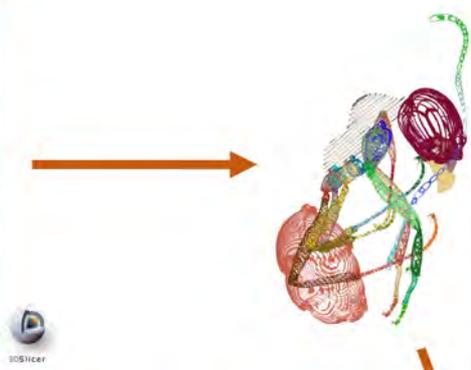
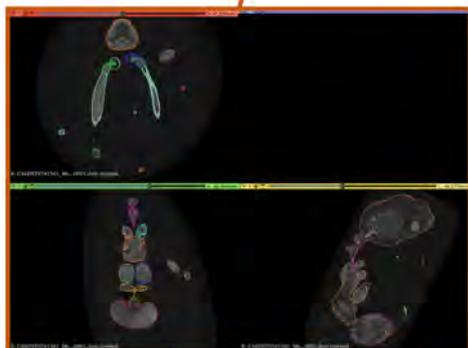
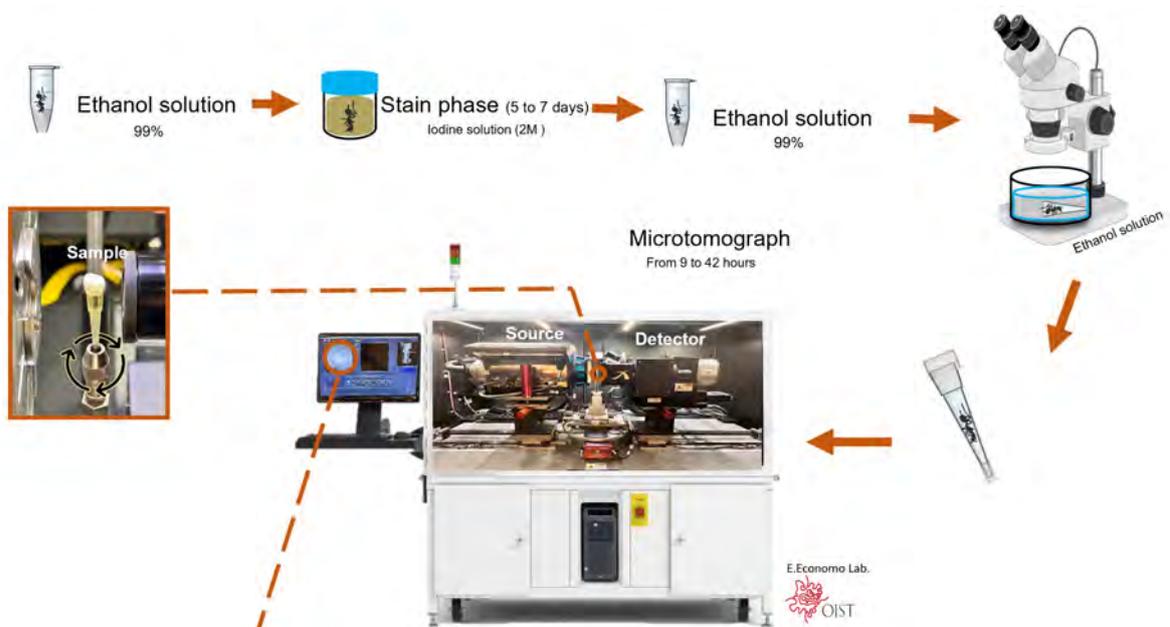


FIGURE 17 – Procédure de segmentation.

# 1 Contexte

Cette partie vise à savoir si les différences de performances de transport observées chez les différents morphes des ouvrières de *M.barbarus* sont liées aux caractéristiques et à l'organisation de leurs muscles au sein du thorax, en particulier les muscles du cou, connus pour jouer un rôle majeur dans le transport de charge, ou les muscles reliés aux pattes, qui assurent en plus la locomotion.

Pour pouvoir développer cet axe, il est nécessaire avant tout de définir et d'appliquer un ensemble de protocoles et méthodes afin de pouvoir représenter en 3D le détail des segments corporels de la fourmi et extraire les caractéristiques géométriques des muscles d'intérêt.

## 2 Informations complémentaires sur les méthodes utilisées

### 2.1 Préparation des échantillons

Pour mieux comprendre comment la division du travail opère avec la morphologie des ouvrières appartenant à différentes classes de taille, nous avons réalisé des scanners microtomographiques ( $\mu$ CT) d'ouvrières de *M.barbarus*.

Le processus de segmentation permet de traiter les images anatomiques issues de la  $\mu$ CT, pour pouvoir identifier les structures, extraire leur forme et créer des objets numériques 3D de ces structures anatomiques. Il s'agit donc d'attribuer à chaque pixel du scan un élément anatomique (i.e. muscle, organe, tissu) en fonction de leurs propriétés matérielles ou de leur densité (teintes de gris différentes). Les modèles 3D reconstruits à partir de ces images permettent une visualisation des structures internes et donnent des informations sur la taille, la forme et l'orientation des organes.

L'acquisition de ces données morphométriques par  $\mu$ CT a été réalisée à l'Institut des sciences et technologies d'Okinawa, Japon. Les fourmis ont été fixées dans de l'éthanol pur à 99%, puis immergées dans une solution d'iode 2M pendant une semaine dans le but de contraster les structures d'intérêt. Chaque échantillon a ensuite été lavé et débarrassé de l'excédent d'iode dans une solution d'éthanol pur, à minima 1h avant d'être monté pour le scan. Afin de préserver les structures de l'échantillon de la dessiccation et de réduire les risques d'apparition de bulles d'air pouvant altérer les résultats, chaque échantillon a été monté à minima 30 min avant le créneau réservé pour le scan. Chaque échantillon a reçu un numéro CASENT (California Academy of Sciences Entomology collection) unique puis a été monté dans un cône de pipette de taille appropriée pour l'immobiliser durant le scan. Pour cela, le cône est brûlé en position basale, puis rempli avec une solution d'éthanol pur et débarrassé des bulles d'air générées. Le cône est ensuite placé dans un récipient contenant une solution d'éthanol pur et la fourmi est bloquée dans le cône tête vers le bas à l'aide d'une aiguille entomologique. Le cône est ensuite scellé avec du Parafilm pour le scan. A l'issue du scan l'échantillon est remis dans une solution d'éthanol pur avec son numéro CASENT pour conservation et archivage.

### 2.2 Paramétrage du micro-tomographe

La numérisation  $\mu$ CT a été réalisée à l'aide d'un microscope à rayons X (Zeiss Xradia 510 Versa 3D) couplé à un logiciel d'assemblage des données Zeiss Scout-and-Scan Control System (version 14.0.14829.38124). La source et l'écran recevant les rayons X ont été ajustés au millimètre près à la taille de chaque échantillon afin que la totalité de la fourmi soit comprise dans la zone

d'acquisition (Fig.17). Les paramètres de balayage choisis pour obtenir une qualité de numérisation optimale, consistaient en une force de faisceau de 40 kV (75  $\mu$ A) et une puissance de 2 ou 3 W (selon les échantillons), sous un grossissement de 4 $\times$  et un filtre correspondant à de l'air (Tab.1). Lors des scans, pour réaliser une rotation complète (360°) de l'échantillon, 2001 projections ont été nécessaires avec un temps d'exposition allant de 3.2 à 9 secondes par projection, ce qui a donné une taille de pixel allant de 1.55 à 5.7  $\mu$ m en fonction des scans. Chaque échantillon était scanné artificiellement trois fois successives pour augmenter la résolution. Le logiciel Zeiss Scout-and-Scan Control System (version 14.0.14829.38124) assemble ensuite les 3 scans équivalents à la tête, au tronc et aux pattes et au gastre. Pour, les paramètres de balayage ont été ajustés. Ainsi, la durée de chaque scan a pu varier de 8h à 35h. En pratique, un scan de 9 heures correspondait à 3 scans de 3h pour le scan de la tête, du thorax et des pattes ainsi que du gastre de la fourmi, par exemple.

### 2.3 Traitement des données

Après reconstruction, les données brutes sont sauvegardées au format.txm. Les données brutes ont été ensuite seuillées (contrastées et clarifiées) puis transformées au format.nrrd avec le logiciel Fiji d'image J (v.1.53). La segmentation des données brutes.nrrd en structures individuelles a été effectuée avec le logiciel 3D Slicer 2019.2 (Visage Imaging GmbH, Berlin, France).

### 2.4 Reconstructions 3D globales

L'ensemble des structures internes et externes segmentées ont été identifiées à partir d'atlas anatomiques (Friedrich and Beutel, 2008; Aibekova et al., 2022) basés sur des homologies relatives à *Apis mellifera* dont l'anatomie a été décrite très précisément par Snodgrass (1956). Pour cette étude, l'exosquelette entier de deux ouvrières media de *M.barbarus* (CASENT0790283 et CASENT0741501) et certains des éléments composant le thorax de plusieurs ouvrières de *M.barbarus* (Tab.1) ont été segmentés. Les voxels des scans bruts ont été mis à l'échelle correspondante aux pixels définis par le scanner afin de correspondre avec les données extraites du logiciel de reconstruction (Tab.1) puis ont été redimensionnés pour ne conserver que les structures d'intérêt. Puis les scans ont subi des rotations de telle sorte à obtenir une coupe sagittale, longitudinale et transversale (Fig.17) correcte des individus numérisés (Tab.1). Le thorax des fourmis abrite de nombreux muscles (71 dans le thorax) et est le support de la tête, du gastre et des structures locomotrices (12 muscles par pattes). Néanmoins, pour le bien de cette étude, nous nous sommes focalisés uniquement sur les muscles du thorax. Pour ce faire, et pour réduire les temps de traitement, les scans ont été redimensionnés pour ne garder que le thorax et les structures proches. Parmi les muscles du thorax, nous avons travaillé sur les muscles et les structures de contact (cuticule, apodèmes, foramen) (Aibekova et al., 2022)

TABLE 1 – Paramètres du microtomographe appliqués à chaque fourmi.

Numéro CASENT	Taille	Puissance (W)	Voltage (kV)	Taille des voxels ( $\mu\text{m}$ )	Nombre d'images	Temps d'exposition (s)
CASENT0741501	Média	2	40	3.12	2103	4
CASENT0741503	Major	2	40	4.33	2584	3.2
CASENT0741504	Minor	2	40	2.25	2771	5
CASENT0741505	Média	2	40	3.37	2862	4.5
CASENT0741507	Major	2	40	3.97	2556	5
CASENT0741512	Minor	3	40	1.55	2594	9
CASENT0741513	Minor	3	40	2.02	3199	7
CASENT0741514	Major	3	40	4.69	1676	6
CASENT0790283	Média	x	x	5.7	3599	x

associées à nos deux comportements d'intérêt : la locomotion et le transport de charge. Du fait de la symétrie, seule les structures d'intérêt d'un demi thorax ont été prises en compte pour cette étude.

Nous avons sélectionné tout d'abord un ensemble de 5 muscles qui s'insèrent sur les apodèmes occiput et cervicaux de la tête permettant son déplacement (Tab.2). Nous avons aussi sélectionné un ensemble de sept muscles qui sont hébergés à l'intérieur du thorax et qui semblent soutenir le corps pendant la locomotion. Parmi ces sept muscles, six se prolongent du thorax vers les pattes et aident au déplacement des coxas, et un muscle est relié au pétiole permettant le mouvement du gastre. De plus nous avons sélectionné les furcas qui semblent être des structures de soutien plus ou moins « flexibles » permettant l'articulation des autres muscles. Au total nous avons donc retenu un ensemble de 13 muscles locomoteurs et élévateur du thorax, les 3 furcas (pro, méso et métafurca), la cuticule du thorax et les structures d'attache de certains muscles (apodèmes et cuticule d'autres structures associées) (Fig.19).

Les structures d'intérêt ont été reconstruites en ajustant la plage de l'espace colorimétrique au minimum (seuillage de contraste de niveau de gris) afin que la structure reste visible avec la plus haute qualité disponible. Puis, chacune des structures a été pré-segmentée manuellement toutes les 5 ou 10 coupes (respectivement pour les muscles et les furcas, puis le thorax) sur plusieurs plans de coupes sur l'ensemble du scan puis finalisée de manière semi-automatique à l'aide de l'application en ligne Biomedisa [biomedisa.info](http://biomedisa.info). Cette application a pour utilité de combler l'ensemble des couches successives entre deux couches segmentées d'une structure en suivant la forme de la structure sur chaque vue du scan (Lösel et al., 2020). Les segmentations résultantes ont été comparées aux scans pour évaluer la précision anatomique. Les résultats ayant le plus de similitudes avec les éléments segmentés ont été sélectionnés pour le post-traitement, puis nettoyés et complétés en ajoutant ou retirant, sur chacune des couches présentes, les structures erronées (contact avec un autre muscle segmenté ou non, cuticule, furca).

## 2.5 Volumes

Après reconstruction, les volumes de chacune des structures d'intérêt sont extraits du logiciel. Les volumes des structures sont calculés comme le produit du nombre de voxels du segment par la taille du voxel renseignée. Néanmoins, avec cette définition, le volume du thorax n'était pas accessible aussi facilement que les autres structures car le logiciel ne prend en compte que les voxels segmentés. Le volume thorax segmenté de chaque individu a donc été approximé en comblant les insertions de la tête, des coxas et du pétiole avec le logiciel 3D slicer. Les artéfacts produits ont été supprimés en soustrayant ce volume de l'approximation du volume réalisé avec le thorax segmenté. Les zones non

TABLE 2 – Dénomination des muscles d'intérêt et fonction associée, d'après ?.

Muscle	ID	Localisation	Fonction
Muscle prophragma-occipitalis	ldlm1	Tête	Élévateur de la tête
Muscle profurca-occipitalis	ldvm9	Tête	Élévateur de la tête (contraction symétrique) ou rotateur (contraction asymétrique)
Muscle pleurocrista-occipitalis	ltpm1	Tête	Élévateur de la tête (contraction symétrique) ou rotateur (contraction asymétrique)
Muscle propleuro-occipitalis	ltpm2	Tête	Élévateur de la tête (contraction symétrique) ou rotateur (contraction asymétrique)
Muscle profurca-tentorialis	lvlm3	Tête	Dépresseur de la tête
Muscle mesofurca-profurcalis	lvlm7a	Prothorax	Dépresseur du prothorax
Muscle profurca-mesofurcalis	lvlm7b	Prothorax	Stabilisateur de la connexion entre le pro- et le mésothorax, rétracteur du prothorax, élévateur du prothorax
Muscle procoxa cervicalis transversalis	lpcm2	Procoxa	Rotateur de la procoxa et stabilisateur du prothorax
Muscle propleuro-trochanteralis	lpcm8	Procoxa	Dépresseur du trochanter
Muscle profurca-coxalis medialis	lscm3	Procoxa	Promoteur mésial de la procoxa
Muscle mesofurca-trochanteralis	llscm6	Mésocoxa	Dépresseur du trochanter
Muscle metafurca-trochanteralis	llscm6	Métacoxa	Dépresseur du trochanter
Muscle propodeo-abdominotergalis lateralis	IA2	Pétiole	Muscle de torsion du pétiole

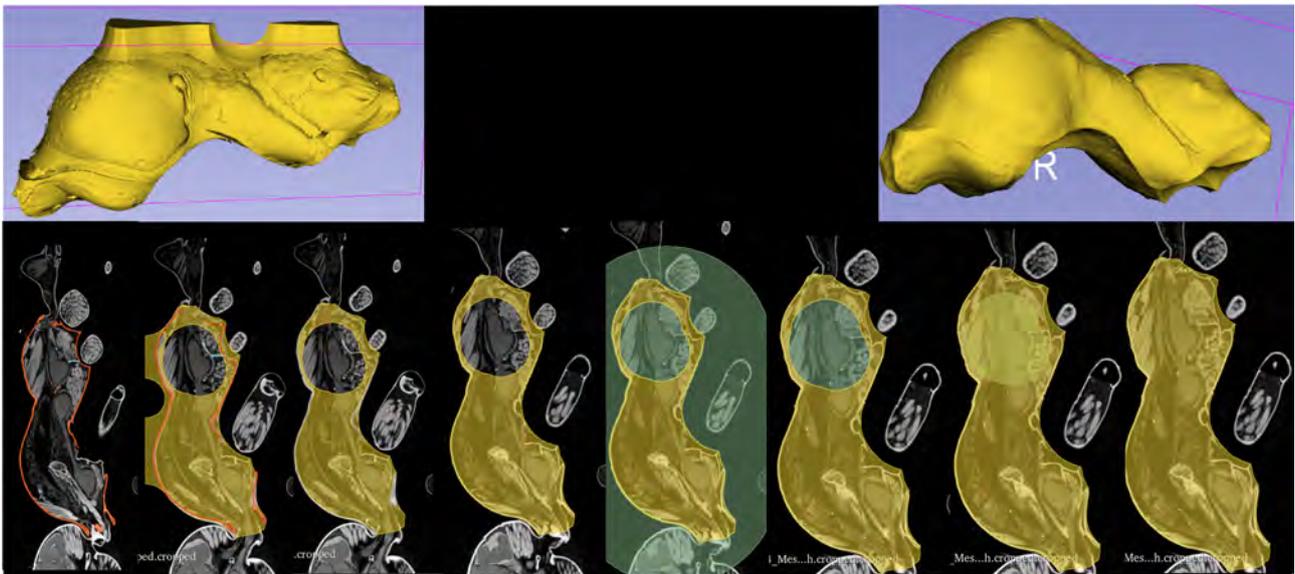


FIGURE 18 – **Protocole d'obtention du volume du thorax.** Les différentes étapes consistent à utiliser un algorithme permettant de combler les ouvertures de la cuticule (orange), puis à soustraire la cuticule segmentée extrapolée, supprimer les excédents de structure rajoutés, ajouter la cuticule initiale pour obtenir les structures les plus externes, remplir les éléments vides à l'intérieur du thorax avec un autre élément (vert), ajouter ce matériau à celui du thorax.

complées à l'intérieur du thorax ont été rajoutées manuellement.



# **Etude morphométrique des muscles thoraciques locomoteurs et de soutien de la tête**



# 1 Résumé

En raison de la grande diversité de leurs formes, de leurs morphologies et de leurs comportements locomoteurs, les fourmis constituent un modèle idéal pour étudier le lien entre les propriétés biomécaniques du système musculo-exo-squelettique des insectes et leurs performances locomotrices lors du port de charge. La question se pose donc de savoir si les différences de performances de port de charge observées sont liées à des différences au niveau de la morphologie externe ou interne des fourmis.

Pour répondre à cette question, le projet consistait à étudier l'architecture musculaire de chacun des morphes de la caste ouvrière de *Messor barbarus*, une fourmi européenne granivore polymorphe spécialisée dans le transport de charge. Des fourrageuses ont été scannées par microtomographie à rayon X. Le traitement des images générées par la microtomographie a permis d'extraire des paramètres locomoteurs permettant de comparer les castes, i.e segmentation et isolement des différentes structures de la fourmi (cuticule, muscles), compilation des images 2D en des volumes 3D, et quantification standardisée de l'architecture musculaire des fourmis. En accord avec les données comportementales de transport de charge issues de la littérature, les ouvrières de taille intermédiaire présentent une proportion de muscle supérieure aux fourrageuses des autres tailles. Néanmoins, il ne semble pas y avoir de différences entre les tailles en termes d'accroissement de volume. Ce travail n'est qu'une première ébauche d'un travail visant à comprendre les différences morphologiques pouvant expliquer le transport de charge. Des études complémentaires, utilisant des espèces proches ou éloignées phylogénétiquement, spécialistes du transport de charge pourrait nous permettre de nous rapprocher des mécanismes sous-jacents permettant de comprendre l'efficacité des transports collectifs.

## 2 Introduction

Les caractéristiques morphologiques des espèces rendent compte généralement du lien avec les comportements qui se sont développés au cours de l'évolution. Un trait morphologique peut favoriser l'émergence de nouveaux comportements, qui peuvent exposer l'animal à de nouvelles niches et pressions sélectives qui, à leur tour, peuvent favoriser ou non la fixation de ces traits. L'interaction entre les structures et leurs fonctions est particulièrement intéressante chez les insectes sociaux tels que les fourmis pour lesquelles environ 13700 espèces ont été décrites à ce jour (Boudinot et al., 2013), couvrant une très grande diversité de mode de vie, de régime alimentaire et de systèmes reproducteurs (Hölldobler and Wilson, 1990).

L'énorme diversité spécifique des fourmis, leur ubiquité au sein des écosystèmes, la présence de castes morphologiques distinctes au sein des colonies, et les comportements complexes qui les caractérisent, en font un remarquable modèle pour une approche de morphologie fonctionnelle. Le polyphénisme alaire chez les fourmis, a potentiellement été à l'origine de l'apparition de la caste ouvrière(?). Celles-ci sont toujours aptères, contrairement aux individus de la caste reproductrice (gynes, mâles) qui sont, sauf exception, toujours pourvues d'ailes. Le polyphénisme alaire a sans doute été aussi un des événements fondateurs à l'origine de la diversité des fourmis. Il a entraîné des modifications profondes dans l'appareil locomoteur et la morphologie du thorax des ouvrières en lien avec l'optimisation de leurs déplacements au sol (Boudinot et al., 2013; Peeters et al., 2020).

Bien que les ouvrières d'une même colonie partagent une grande partie de leurs gènes, elles peuvent toutefois présenter quelquefois des morphologies radicalement différentes (Bernadou et al., 2016). Ce polymorphisme de la caste ouvrière se rencontre dans environ 13% des espèces de fourmis connues (Hölldobler and Wilson, 1990). Il est très fréquent par exemple chez les espèces de fourmis moissonneuses des genres *Messor* et *Pogonomyrmex* chez lesquelles le degré de polymorphisme peut varier aussi bien d'une espèce à l'autre (Davidson, 1977) qu'entre colonies au sein d'une même espèce (Davidson, 1979). Le polymorphisme de la caste ouvrière chez ces espèces résulte sans doute d'une adaptation à la disponibilité des différentes tailles de graines dans le milieu mais il peut aussi être expliqué par des effets de compétition (Davidson, 1977, 1979). Il peut permettre d'élargir les choix alimentaires (Traniello and Beshers, 1991) ou d'augmenter le succès des colonies en améliorant l'efficacité du fourragement (Wills and Landis, 2018).

Les ouvrières de fourmis sont bien connues pour leur capacité à transporter des items alimentaires ou non alimentaires qui peuvent peser plusieurs dizaines de fois leur propre poids (Bernadou et al.,

2016; Merienne et al., 2020). Face à des items de poids modeste, les ouvrières optent généralement pour un transport sans contact avec le sol alors que pour des items bien plus lourds, elles ont plutôt tendance à transporter l'objet en le traînant sur le sol (Bernadou et al., 2016; Merienne et al., 2020). Les particularités morphologiques et anatomiques des fourmis qui permettent ces performances n'ont pas encore été vraiment identifiées mais le fait qu'elle possède un corps segmenté pourrait constituer un élément clé. En effet, le mésosome (plus communément appelé « thorax ») semble être le centre névralgique du corps (Peeters et al., 2020), régissant à la fois les mouvements des pattes, permettant la locomotion, de la tête, permettant le port de la charge, et du pétiole, permettant à la fourmi de conserver son équilibre lors de la marche. On peut donc supposer que le thorax est soumis à des contraintes mécaniques souvent opposées résultant de la coordination de ces différents segments.

Le thorax des fourmis se compose de 4 segments thoraciques : le prothorax (T1), le mésothorax (T2), le métathorax (T3), et le propodeum (A1), qui correspond au premier segment abdominal chez les autres insectes mais qui a fusionné avec les autres segments du thorax chez les apocrites pour former le mésosome (Beutel et al., 2014). La disparition des structures liées au vol chez les ouvrières aurait permis d'augmenter les muscles du cou dans le prothorax, favorisant ainsi la réduction du mésonotum (plaque dorsale de T2) et l'expansion concomitante du pronotum (plaque dorsale de T1) (Keller et al., 2014). Le remodelage de l'exosquelette du thorax chez les ouvrières s'accompagne probablement du remodelage des structures internes, et notamment des muscles qui actionnent les pattes et la tête. Ces structures pourraient également varier entre espèces en fonction des comportements exprimés par les ouvrières dans différents contextes (locomotion, utilisation des mandibules pour la capture et/ou la manipulation et le transport de proies).

De nombreuses études, réalisées essentiellement à des fins taxonomiques, se sont attachées à décrire les structures externes des fourmis (Wilson, 1966; Bolton, 1994; Boudinot et al., 2013). Ces descriptions permettent d'établir des relations d'homologies entre taxons et sont à la base de la construction d'arbres phylogénétiques. Jusqu'il y a peu les études portant sur la morphologie des fourmis se limitaient à la description des caractéristiques des parties externes de leur exosquelette. Les travaux s'intéressant à l'anatomie interne restaient assez limités et avaient essentiellement pour but de compléter et préciser les déterminations taxonomiques, sans s'intéresser au lien entre les structures observées et les comportements exprimés par les individus. Les avancées technologiques récentes en imagerie biologique permettent désormais d'étudier ce lien (Billen et al., 2017; Beutel et al., 2014). Ainsi, en combinant des données sur la morphologie interne et externe et sur les relations phylogénétiques connues de différentes espèces appartenant à 21 des 25 sous-familles de fourmis identifiées, Keller et al. (2014) ont pu proposer un scénario pour expliquer l'évolution divergente

de la morphologie du thorax chez les gynes et chez les ouvrières et montrer comment la forme du thorax peut être associée aux différents modes de fondation des reines ou aux tâches réalisées par les ouvrières, en particulier les tâches de manipulation et de transport de la nourriture.

Le développement tout récent de méthodes de reconstruction 3D assistée par ordinateur d'échantillons biologiques à partir d'images issue de scanners micro tomographiques ( $\mu$ CT) a permis d'accroître l'efficacité et la précision du recueil de données sur des structures externes et internes complexes des insectes, ainsi que le partage de ces données via le dépôt sur des sites internet dédiés (Peeters et al., 2020; Richter, 2022; Aibekova et al., 2023; Katzke et al., 2022). Cependant, la majorité de ces études s'intéressent aux variations interspécifiques, en se focalisant sur les liens entre des structures et des fonctions précises dans le but de proposer des scénarii évolutifs ayant favorisé l'apparition de convergences évolutives. En revanche, très peu d'études se sont intéressées jusqu'à maintenant aux variations intraspécifiques et au lien entre la morphologie des individus et les tâches sur lesquelles ils se spécialisent à l'intérieur de la colonie.

Dans le travail présenté ici, nous avons utilisé des informations issues de  $\mu$ CT et de reconstruction 3D pour étudier le lien entre la morphologie des ouvrières et leur spécialisation dans certaines tâches chez l'espèce de fourmi granivore *Messor barbarus*. Cette espèce se caractérise par un polymorphisme continu de la caste ouvrière avec des individus dont la taille peut varier entre 2 et 15 mm pour un poids allant de 1.5 à 40 mg (Bernadou et al., 2016; Heredia and Detrain, 2000). Cette espèce présente une caste ouvrière grossièrement divisée en trois morphes : les minor (taille < 5 mm), les média (taille : 5-10 mm) et les major (taille > 10 mm) (Chretien, 1996; Heredia and Detrain, 2000). Les ouvrières présentent un polymorphisme caractérisé par une allométrie monophasique continue entre la masse de la tête et la longueur du thorax (Bernadou et al., 2016; Merienne et al., 2020). La tête des major est plus grosse et leurs pattes plus courtes par rapport à leur corps que chez les petites fourmis (Bernadou et al., 2016). Les ouvrières media représentent la majorité des ouvrières présentes sur les pistes d'approvisionnement mais on constate aussi qu'elles sont proportionnellement surreprésentées parmi les fourmis chargées d'un item alimentaire. Notre hypothèse est que cette surreprésentation pourrait s'expliquer par l'existence de structures internes, notamment des différences dans l'organisation et les caractéristiques des muscles thoraciques, qui permettrait aux ouvrières media d'être plus efficaces dans le transport de charge.

## 3 Matériel et méthodes

### 3.1 Matériel biologique

Des fourrageuses d'une colonie de *Messor barbarus*, collectée en France en octobre 2022 ont été utilisées pour cette étude. Nous avons conservé dans de l'éthanol (99%) trois spécimens de chaque morphe de la caste ouvrière : minor (CASENT0741504, CASENT0741512, CASENT0741513), media (CASENT0741501, CASENT0741504, CASENT0790283), major (CASENT0741502, CASENT0741507, CASENT0741512). Un effort a été fait pour sélectionner un maximum de spécimens comparables en considérant le processus de segmentation fastidieux. Chaque échantillon a été coloré dans une solution d'iode à 2M pendant 7 jours puis rincé dans une solution d'éthanol minimum 24h avant la date de numérisation.

### 3.2 Microtomographie et reconstruction 3D

Les scans ont été générés avec un microscope à rayons X Zeiss Xradia 510 Versa 3D exploité avec le logiciel Zeiss Scout-and-Scan Control System (version 14.0.14829.38124) à l'Institut universitaire des sciences et technologies d'Okinawa, Japon. Les paramètres de numérisation ont été sélectionnés pour obtenir une qualité de numérisation optimale : intensité de faisceau de 40 kV sous un grossissement x4 et une puissance de 2 ou 3 W (selon les échantillons), sous un filtre source correspondant à de l'air. 2001 images de projections ont été attribuées pour une rotation complète de l'échantillon sur 360°, avec un temps d'exposition allant de 3.2 à 9 secondes. L'ensemble de ces paramètres a permis d'obtenir des résultats avec une précision de voxel allant de 1.322 à 4.6963  $\mu\text{m}$  (section 2).

Pour maximiser la résolution sur chaque partie du spécimen et palier le problème de sa sortie du champ de vision de la caméra, une coupure verticale de chaque scan en série a été utilisée. La reconstruction 3D des données de projection de scan résultantes a été réalisée avec le reconstituteur du système de contrôle Zeiss Scout-and-Scan et enregistrée au format de fichier txm.

Le post-traitement des données brutes .txm a été effectué avec 3D slicer (v3.2) après transformation en .nrrd avec Fiji (v). Un pré-seuillage pour augmenter le contraste entre les structures individuelles a été réalisé. Ces étapes ont permis de définir les volumes distincts des structures suivant le flux de travail présenté dans Katzke et al. (2022). L'identité musculaire et la nomenclature suivent Aibekova et al. (2022). Une étude préliminaire a montré que le thorax de *M.barbarus* contient 70 muscles distincts et que chaque patte en contient 12. Pour optimiser le processus de segmentation, seul les muscles du côté gauche du thorax ont été segmentés en raison de la symétrie du système

musculaire. Les structures d'attache ou les muscles uniques (ldlm1) ont été segmentés dans leur totalité. En raison de la complexité du système musculaire, nous nous sommes concentrés sur un ensemble de 17 structures et muscles se trouvant dans le thorax et pouvant participer au transport de charge chez les fourmis.

Les muscles les plus importants pour l'articulation de la tête (ldlm1, ldvm9, ltpm1, ltpm2, lvlm3), pour la stabilisation du thorax (lvlm7a, lvlm7b) et pour le mouvement des pattes ou du pétiole (lpcm2, lpcm8, lscm3, llscm6, llscm6, lA2) ont été segmentés sur l'ensemble des spécimens. En complément, le thorax et la pro-, méso- et métaturca (sur lesquelles s'attachent certains des muscles) de chacun des spécimens ont aussi été segmentés afin d'avoir un élément de comparaison entre les différents individus. Chacune des structures a été segmentée toutes les 5 coupes à l'aide du logiciel 3D slicer puis a été extrapolée avec l'application biomédica (Lösel et al., 2020). Les résultats 3D ont ensuite été nettoyés manuellement en respect avec les structures 2D.

### **3.3 Extraction des données et traitements**

Nos efforts se sont concentrés sur la comparaison des différents morphes de la caste ouvrière. Compte tenu de la faible taille des échantillons, cette approche exploratoire peut caractériser des différences larges et cohérentes, mais pas des changements subtils qui nécessiteraient des échantillons de grande taille. En conséquence, en raison du faible débit de récupération de données détaillées et du temps d'analyse pour la segmentation pour chaque spécimen, nous nous sommes principalement focalisés sur la comparaison directe des valeurs obtenues. Ces limitations sont courantes au sein des études phénotypiques en l'absence d'un grand nombre d'échantillons.

L'ensemble des volumes des structures ont été extraits par 3D slicer. Le volume du thorax a été approximé avec 3D slicer en comblant les insertions des autres membres sur la cuticule de celui-ci et en fusionnant l'intérieur du thorax avec la cuticule formée. Nous avons aussi calculé la moyenne des ratios entre les volumes de chacune des structures d'intérêt et le volume du thorax pour quantifier la variation de ces structures entre les différents morphes. Nous avons également calculé les rapports entre les volumes de chacune des structures d'intérêt afin de comparer si l'une d'entre elles pouvait varier de façon différente des autres pour des volumes de fourmi croissants. Ces rapports ont ensuite été comparés par un test non paramétrique (test de Kruskal-Wallis au seuil de signification de 0.05).

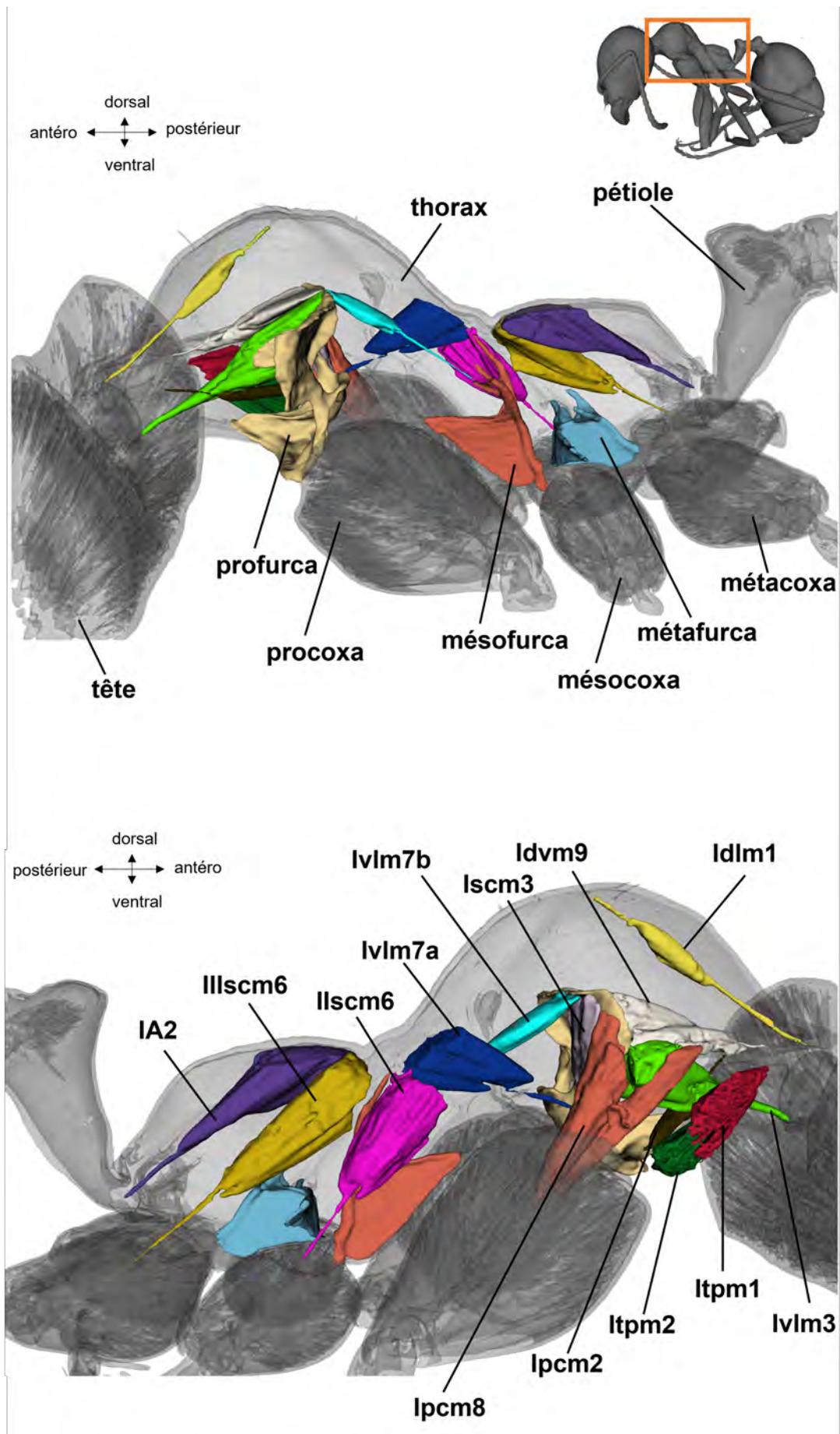


FIGURE 19 – Reconstruction 3D des muscles du mouvement de la tête et des membres locomoteurs ainsi que des furcas d’une major de *M. barbarus* (CASENT0741514).

## 4 Résultats

### 4.1 Organisation des structures

#### 4.1.1 Muscles de la tête

L'ensemble des muscles d'intérêt se trouvant dans le thorax de *M. barbarus* sont symétriques sauf un, le muscle *ldlm1*. La tête des fourmis peut se mouvoir par l'action de 9 muscles (Fig. 19 en bas), le pétiole par deux muscles et les pattes par un ensemble de 10 muscles issus du thorax. L'ensemble de ces muscles s'insèrent par leur autre extrémité dans la tête, les pattes ou le pétiole. Un ensemble de 7 muscles avec des fonctions diverses possède une insertion ou une origine sur l'une des furcas : *ldvm9*, *lscm3*, *lvlm7a*, *lvlm7b*, *lpcmm8*, *lvlm3*, *llscm3* (Fig. 19 et 20). Les autres muscles ont des insertions et des origines sur des structures cuticulaires (Fig. 20). La forme de ces muscles ne varie pas au sein de la caste ouvrière.

#### 4.1.2 Furca

Les muscles auxquels nous nous sommes intéressés sont étroitement associés à des structures endosquelettiques : les furcas. Les trois furcas sont des invaginations ventrales de la cuticule qui s'élèvent verticalement à l'intérieur du thorax avant chaque paire de pattes et s'attachent pour la méso- et la métafurca dorsalement au thorax. Les furcas présentent généralement une plate-forme où un ensemble de muscles s'attachent. La première furca (ou profurca) est particulièrement bien développée et est le lieu où s'attachent les muscles qui élèvent ou abaissent la tête (Fig. 20). La partie supérieure et dorsale de la profurca est reliée par deux muscles (*lvlm7b*) à la deuxième furca (mésofurca). Elles ont toutes deux un rôle de stabilisation et de mouvement du prothorax. Bien que la résolution des scans ne permette pas de localiser précisément les points d'insertion des bras de la métafurca, certains d'entre eux montrent une insertion sur la partie dorsale de la cuticule. Les furcas des trois morphes de la caste ouvrière ont des formes identiques sur l'ensemble des scans.

### 4.2 Proportion des structures dans le thorax

De façon générale, chacune des structures d'intérêt représente en moyenne entre 0.09% et 1.76% du volume total du thorax des ouvrières, quel que soit le morphe auquel elles appartiennent. Le thorax des minor présente en moyenne une plus grande proportion pour les 3 muscles *lpcm2*, *llscm6* et *ltpm1*, alors que celui des major présente une plus grande proportion pour les muscles *lvlm7b*, *ldvm9* et *lvlm3* et celui des média une plus grande proportion pour les 8 autres muscles. De plus, chez les média les furcas représentent en moyenne une plus grosse proportion du thorax que les minor et les

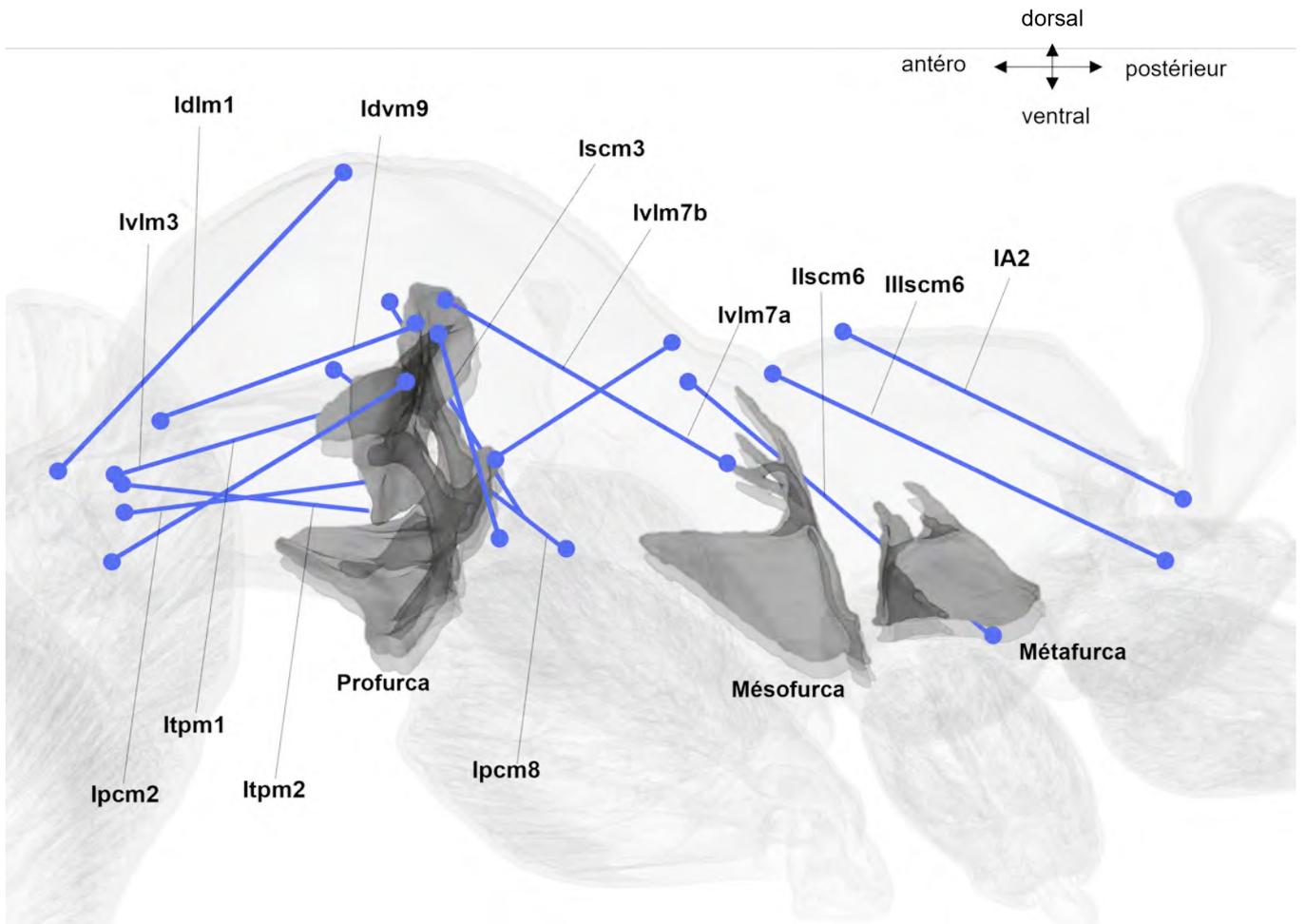


FIGURE 20 – Origine (O) et insertion (I) des muscles d'intérêt d'une major de *M.barbarus* (CASENT0741514). Le nom des points correspondant aux origines et insertions de chaque muscle sont issus de (Aibekova et al., 2022). Les points permettant cette simplification ont été obtenus d'après la reconstruction 3D. Idlm1, O : Marge mésonotale, I : dorso-latéralement sur le surpostocciput, Idvm9, O : profurca, I : dorsolatéralement sur le surpost-occiput, Itpm1, O : propleuron, I : dorsolatéralement sur le surpost-occiput, Itpm2, O : propleuron, I : dorsolatéralement sur le surpost-occiput, Ivlm3, O : profurca et crête propleurale dorsale, I : ventromédialement sur le bord du foramen occipital, Ivlm7a, I : postérieurement sur le bord dorsal du furcasternum, O : le long du bras mésosfurcal et sur le mésanepisternum 2 au-dessous du spiracle 2, Ivlm7b, I : processus triangulaire de la mésosfurca O : latéralement sur la face postérieure du bras profurcal, Ipcm2, I : antérolatéralement sur l'apophyse procoxale latérale, O : apex postérieur de la proéminence cervicale du côté opposé, Ipcm8, I : apodème déprimeur protrochantéral, O : postérieurement sur la face ventrale de la crête propleurale dorsale et latéralement sur la face postérieure des bras profurcaux, Iscm3, I : face postérieure du bras profurcal et de la tige profurcale, O : face postérieure du bras profurcal et de la tige profurcale.

major. L'ensemble de ces résultats est résumé dans la table 3.

Si on prend les média comme valeur de référence, ce morphe présente une différence pour les furcas entre 0.07% et 0.34% avec les minor et entre 0.02% et 0.03% avec les major. Pour le volume des muscles, les média présentent une différence qui se situe entre 0.02% et 0.32% avec les minor et entre 0.005% et 0.09% avec les major.

TABLE 3 – Moyenne du volume occupé par chaque structure dans le thorax pour un ensemble de trois fourmis.

Segment	Taille des ouvrières		
	Minor	Media	Major
Profurca	0,7	1,04	1,03
Mesofurca	0,12	0,2	0,18
Meta furca	0,15	0,22	0,2
IvIm7a	0,34	0,37	0,35
IvIm7b	0,12	0,19	0,2
Ipcm2	0,33	0,1	0,09
Ipcm8	0,53	0,74	0,66
Iscm3	0,22	0,29	0,24
IIscm6	0,63	0,6	0,56
IIIscm6	0,75	0,79	0,71
IdIm1	0,12	0,14	0,09
Idvm9	0,29	0,45	0,48
Itpm1	0,37	0,36	0,36
Itpm2	0,33	0,48	0,4
IvIm3	1,29	1,62	1,76
IA2	0,57	0,7	0,66

De façon un peu plus globale, et en tenant compte de la symétrie, l'ensemble des muscles d'intérêt des major, média et minor représente en moyenne respectivement 13.04%, 13.53% et 11.68% du volume total du thorax et les furcas 0.98%, 1.46% et 1.41% du volume du thorax.

### 4.3 Rapport d'accroissement

L'analyse des rapports des structures en fonction de l'accroissement de volume des différents morphes ne montre pas de différences significatives (Kruskal-wallis,  $\chi^2 = 8.1123$ , ddl = 16,  $p_{value} = 0.9455$ ).

## 5 Discussion

Tout comme il est admis que les fourmis jouent un rôle prépondérant comme «ingénieurs» des écosystèmes (Wilson, 1971), il semble que des facteurs liés à l'eusocialité et à la division du travail aient favorisé leur diversification. La présence d'une caste ouvrière, incapable de voler et spécialisée dans des activités non reproductives est une des spécificités des insectes sociaux. Cependant, plutôt que d'être des versions simplifiées et sans ailes de la reine, le thorax des ouvrières possède ses propres particularités. La cuticule des ouvrières s'épaissit par exemple, entre les premiers jours après l'émergence des ouvrières et le moment où elles partent fourrager (Matte et al., 2024). Le thorax renforcé pourrait protéger les fourmis de la dessiccation et améliorer la protection mécanique du corps face aux agressions que peuvent subir les fourmis à l'extérieur du nid (agents chimiques, fourmis ennemis ou prédateurs) (Hölldobler and Wilson, 1990).

La pression de sélection résultant des agressions par des agents extérieurs pourrait avoir favorisé la rigidité des structures exosquelettiques en trouvant un compromis entre la réduction des surfaces et les performances liées aux activités extérieures de la colonie. Un des résultats pourrait être la taille des différents segments du thorax. En effet, bien qu'il ait été pris en compte dans cette étude comme une seule entité, le thorax se compose en réalité de 4 segments : le prothorax (T1), le mésothorax (T2), le métathorax (T3), et le premier des segments abdominaux, le propodeum (A1). La diminution du mésothorax chez les ouvrières a pu entraîner une perte de mobilité du thorax, allant de pair avec l'absence des muscles alaires, mais elle aurait pu aussi favoriser l'hypertrophie des muscles liés aux activités spécifiques des ouvrières.

Les fourrageuses possèdent des muscles permettant d'assurer, dans une certaine mesure, la mobilité du T1 (lvm7a et lvm7b). Cette mobilité pourrait être un compromis pour faciliter la flexibilité lors de certains mouvements comme lorsque les fourmis replient leur abdomen pour utiliser leur dard (non fonctionnel chez les *M.barbarus*), mais elle pourrait aussi dans un contexte de transport de charge contrebalancer les forces exercées sur les furcas par les muscles du cou. La profurca est aussi, parmi les trois furcas se trouvant dans le thorax, la furca qui occupe le plus de volume de thorax chez les ouvrières, entre 0,75% et 1,4%, ce qui suggère qu'elle occupe une fonction importante. C'est la profurca qui présente aussi la plus grande différence dans la proportion de volume occupé dans le thorax entre les groupes média et minor et entre les groupes major et minor, respectivement 0,34% et 0,32 %. De plus, les muscles lvm7b relient la pro et la mésofurca, suggérant que les forces se propageant le long de la chaîne musculaire pourraient être dissipées en partie par les furcas. La forme de la métaturca interpelle aussi : bien qu'aucune structure d'intérêt

n'y soit insérée, elle présente néanmoins un lien physique avec la mésofurca. Parmi les 3 furcas la métafurca présente la plus grande différence de proportion de volume de thorax occupé entre les media et les minor et entre les major et les minor, respectivement 0.069% et 0.043%, alors que la différence entre les media et les major est de 0,026%. Enfin, les média sont caractérisées par une proportion de volume du thorax occupé par les furcas et les deux muscles de mobilité (IvIm7a, IvIm7b) supérieure aux major qui ont-elles-mêmes une proportion supérieure aux minor. Ces différences pourraient suggérer que chez les média ces structures pourraient contribuer à réduire la flexion du thorax lors du transport de charge, en s'opposant au poids de la charge.

Si on s'intéresse maintenant au cas des fourmis se déplaçant avec une charge entre les mandibules, on s'attendrait à ce que les muscles associés au T1 puissent fournir une force et une plus grande mobilité au cou grâce aux muscles contrôlant les mouvements de la tête (Keller et al., 2014). En accord avec Keller et al. (2014) cependant, aucune différence ne semble apparaître dans le volume occupé par ces muscles entre les trois morphes étudiés, suggérant qu'ils auraient un rôle important dans le comportement des fourmis, quelle que soit leur taille et leur rôle au sein de la colonie. Il est néanmoins intéressant de noter que le muscle IvIm3 est le seul muscle à occuper plus de 1% du volume totale du thorax (Tab. 2) et qu'il présente la plus grande différence de proportion entre les média et les minor et entre les major et les minor, respectivement 0.32% et 0.46%. La précision des mouvements de la tête observés chez les fourmis pourrait découler d'une innovation qui leur permettrait de réduire le déplacement de leur centre de masse et de conserver leur stabilité lorsqu'elles transportent des items de taille et de poids importants. En effet, le contrôle de la position de la tête est important pour les ouvrières fourrageuses, car chez certaines espèces comme les fourmis coupeuses de feuilles *Atta vollenweideri*, les ouvrières modifient l'angle entre la tête et le thorax au niveau de l'articulation du cou afin de garder leur équilibre lorsqu'elles portent des longs fragments de feuille (Moll et al., 2013). Les ouvrières de *M. barbarus* quant à elles peuvent transporter des charges pouvant aller jusqu'à 15 fois leur poids. Bien que leur centre de masse soit déplacé vers l'avant, on n'observe pas cependant de patterns locomoteurs différents chez les individus de différentes tailles (Bernadou et al., 2016; Merienne et al., 2020). Pour compléter ces informations il serait intéressant de regarder si la posture de la tête change avec le poids de la charge comme chez les fourmis coupeuses de feuilles (Moll et al., 2013). L'efficacité de la récolte et du transport de nourriture est également affectée par la vitesse de marche des fourmis. Les muscles responsables de la locomotion occupent une proportion du thorax plus importante chez les médias et cette proportion est aussi légèrement supérieure chez les minors comparés aux majors. Ceci pourrait être en lien avec le fait que les majors ont des pattes plus courtes par rapport à leur corps (Bernadou et al., 2016), nécessitant un volume

moins de muscles pour les actionner et assurer la démarche tripodique lors de la locomotion.

Les éléments d'un système musculaire peuvent remplir plus d'une fonction. Ainsi, en plus des muscles locomoteurs s'insérant dans les coxas, d'autres muscles peuvent être impliqués dans les mouvements des pattes (Liu et al., 2017). Bien que des muscles thoraciques bien développés opèrent pour assurer le mouvement des pattes, la somme des muscles des pattes diffère en moyenne entre les morphes (minor : 2.46%, media : 2.52%, major : 2.26%). La morphologie des pattes antérieures diffère aussi de celle des pattes médianes et postérieures. Les procoxas sont de surcroît élargies et allongées et permettent probablement des mouvements plus amples des pattes antérieures par le concours de l'action des muscles thoraciques et d'une articulation coxo-trochantérale modifiée, décrite dans Boudinot et al. (2013). Enfin, il est fort probable qu'il soit difficile d'établir un lien entre les comportements observés et les structures d'intérêt lorsque celles-ci sont considérées séparément et que ce lien soit plus explicite lorsqu'on considère ces structures comme un seul ensemble. Par la suite il serait intéressant de calculer les forces produites par l'ensemble des muscles, afin de vérifier si le lien entre structures et comportement est plus manifeste (Katzke et al., 2022).

La perte du vol chez les ouvrières de fourmis pourrait faire partie d'un compromis évolutif, avec pour avantage l'optimisation de la locomotion terrestre dans un contexte de transport de charge (Roff, 2012). Les petites fourmis sont « moins coûteuses » à produire (Khalife, 2020) et sont capables de porter des charges proportionnellement plus lourdes que les grosses fourmis (Merienne et al., 2020). L'effet d'échelle pourrait fournir une explication simple et satisfaisante de cette différence (Merienne et al., 2020) mais notre étude suggère aussi que les minor présentent, relativement au volume de leur thorax, un moindre volume de muscles par rapport aux ouvrières major. Contrairement aux observations comportementales de Merienne et al. (2020), ces résultats suggèrent que les minors devraient porter des charges moins lourdes que les majors. D'autres paramètres comme l'énergie mécanique ou la position du centre de masse (Merienne et al., 2021) des fourmis devront donc être pris en compte pour compléter cette étude.

Les grosses ouvrières sont certes plus coûteuses à produire et moins efficaces dans le transport de charge que les ouvrières plus petites, mais il n'en demeure pas moins qu'elles peuvent avoir aussi leur utilité dans les colonies et être plus performantes que les autres ouvrières dans la réalisation de certaines tâches. Ainsi, les majors peuvent porter des charges bien plus lourdes que les petites fourmis (Bernadou et al., 2016; Merienne et al., 2020), en accord avec leur masse et leur volume musculaire plus importants que celles des média et des minors. Leur présence sur les pistes d'approvisionnement permet donc aux colonies d'élargir leur régime alimentaire en autorisant la récolte d'une plus large

variété de graines ayant des masses plus élevées (Davidson, 1977). Les ouvrières majors parcourent plus rapidement la même distance que les ouvrières plus petites. Elles peuvent donc faire dans le même intervalle de temps un plus grand nombre d'aller-retour sur les pistes, ce qui permet une récolte plus rapide et constitue un avantage sélectif lorsqu'il y a compétition pour les ressources (Bouchebti et al., 2019). Elles ont aussi moins tendance à lâcher les graines lors de leur retour vers le nid (Arnan et al., 2011). De plus, les fourmis major ne participent pas seulement à la récolte de nourriture. Elles déblaient les obstacles qui se trouvent sur les pistes de fourrage, participent à la construction du nid et à la défense de la colonie (Rissing and Polloek, 1984). Grâce à leurs mandibules plus développées et plus puissantes, elles coupent aussi les épillets et les tiges de plantes et broient les graines à l'intérieur du nid pour les préparer à la consommation. Il convient aussi de noter que chez *M.barbarus* les ouvrières majors n'apparaissent pas immédiatement dans les colonies. Elles sont présentes dans les colonies matures et bien établies, dans lesquelles la force de travail pour assurer la récolte de nourriture est déjà bien importante. Les ouvrières minor quant à elles sortent peu et restent surtout dans le nid où elles transportent des boulettes sédimentaires de taille moindre que les graines et s'occupent du couvain. En se dédiant aux tâches précédentes et en rapportant des graines proches du nid de petite taille en raison de la grande flexibilité de fonctions occupées, les minors pourraient ainsi participer à la fitness de la colonie en favorisant son adaptabilité aux situations changeantes.

Comme nous l'avons illustré dans le travail présenté, les relations allométriques des structures musculaires la fourmi *M.barbarus* peuvent aider à comprendre les différences comportementales observées. Les fourmis de taille intermédiaire ont une plus grande proportion de muscles dans leur thorax que les petites et grosses fourmis. De plus, les légères variations observées entre les grosses et les petites fourmis semblent contradictoire avec les enregistrements comportementaux de transport de charge. Les différences comportementales observées pourraient peut-être s'expliquer par un effet d'échelle bien que la prise en compte des structures dans leur globalité pourrait aller dans le sens des observations comportementales. A plus grande échelle, l'étude des insectes à l'aide de la  $\mu$ CT et de la modélisation informatique 3D constitue une méthodologie de pointe non invasive pour la génération de modèles virtuels à haute résolution de tissus anatomiques, d'organes ou de parties du corps entier (Wipfler et al., 2019). Ces modèles peuvent être manipulés facilement virtuellement, ce qui permet d'une part une bonne visualisation et une bien meilleure compréhension de l'organisation des structures d'intérêt et d'autre part de réaliser des analyses très détaillées de l'anatomie externe ou interne des insectes. De plus, l'imagerie 3D offre de nouvelles possibilités pour la présentation interactive, la diffusion de structures anatomiques et la compréhension des spécificités des insectes

sous forme de vidéos 3D (Sarnat et al., 2016; Hita-Garcia et al., 2017), de PDF 3D (Hita-Garcia et al., 2017) ou de modèles de surface 3D [Sketchfab](#) intégrés (Hita-Garcia et al., 2019) ou encore d'atlas 3D interactifs et détaillés (Berry and Ibbotson, 2010; Aibekova et al., 2022).



## **Quatrième partie**

# **Cinématique de la locomotion**

# 1 Contexte

Cette partie se décompose en deux axes :

Le premier axe se penche sur la locomotion individuelle de *M.barbarus*. En se basant sur les repères anatomiques définis dans la partie morphométrie, cet axe vise à représenter en 3D le déplacement de tous les segments de la fourmi.

Le deuxième axe vise à déterminer si la position du centre de masse (CoM) d'une fourmi varie selon la prise en compte ou non du mouvement de ses pattes.

Pour réaliser ces objectifs, il est nécessaire de définir l'ensemble des segments représentant la fourmi et de trouver les coordonnées des points d'intérêt.

## 2 Informations complémentaires sur les méthodes utilisées

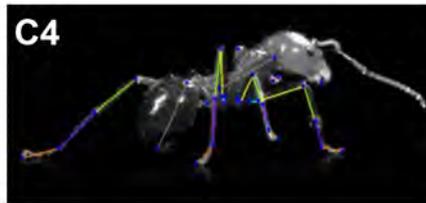
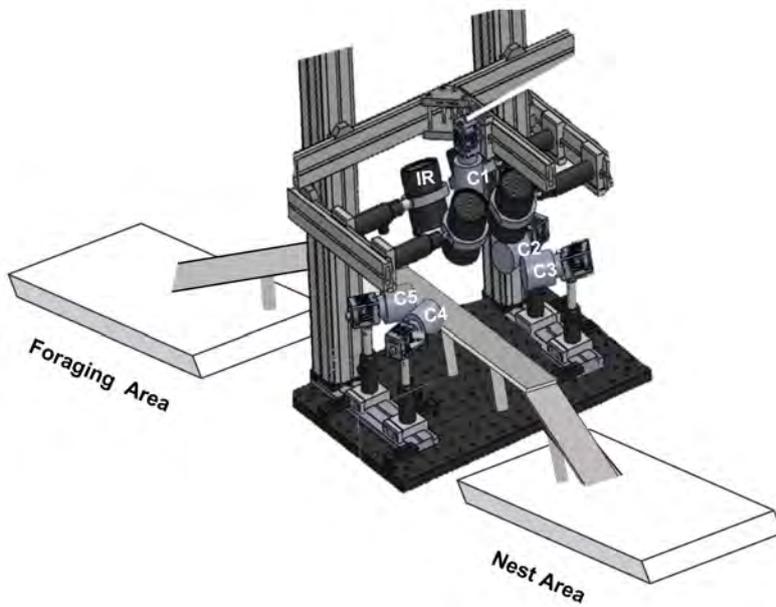
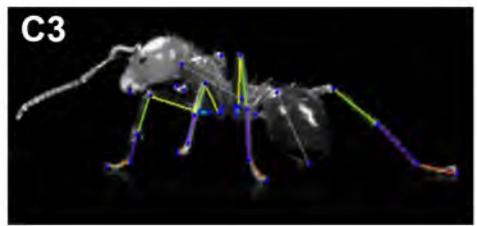
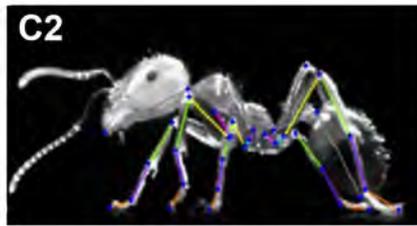
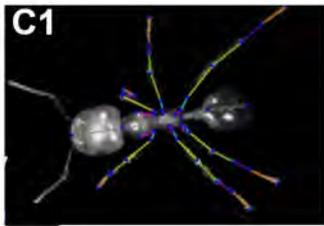
### 2.1 Paramétrage du dispositif expérimental

#### 2.1.1 Dispositif de captures d'images

Le dispositif expérimental utilisé pour les expériences de cinématique individuelle et collective a été réadapté des expériences de Merienne et al. (2020). L'architecture du dispositif a été désignée et construite par [R&D Vision France](#) afin de pouvoir filmer le même individu simultanément sous différents angles. Le dispositif consiste en une passerelle (200 x 20 mm) recouverte d'un morceau de papier noir (Feuille Métal Velvet Adhésive, 160g/m<sup>2</sup>) sur laquelle se déplacent librement les fourmis. La passerelle est entourée de cinq caméras synchronisées et fonctionnant à une fréquence élevée (JAI GO-5000M-PMCL : 300 Hz, résolution : 2000x418 px) : une caméra est placée à la verticale de la passerelle et les quatre autres sont placées sur ses côtés (Fig. 21). Trois spots stroboscopiques infrarouges ( $\lambda$ ), synchronisés avec les caméras, sont utilisés pour éclairer la passerelle par le haut, permettant d'assurer un meilleur contraste entre les fourmis et l'arrière-plan des vidéos. Des indicateurs lumineux ont été rajoutés afin de s'assurer du bon fonctionnement des spots. La température moyenne sur la passerelle au cours des expériences (mesurée avec un thermomètre infrarouge, MS pro, Optris, USA) était de  $25 \pm 1^\circ C$  pour les expériences de cinématique individuelle et de  $26 \pm 1^\circ C$  pour les expériences de cinématique collective.

#### 2.1.2 Chronogramme et boîtier de synchronisation

Un générateur d'événement (EG version 3.47) permettant via un chronogramme de synchroniser l'enregistrement des 5 caméras et leur fréquence d'acquisition est couplé au logiciel d'acquisition. Le chronogramme gère conjointement deux chronomètres qui se déclenchent après un laps de temps défini. Le premier chronomètre gère le fonctionnement des caméras et des spots infrarouges (On/Off). Le second permet de définir pour l'acquisition d'images une durée précise d'enregistrement (ici 3s) à la fréquence de 300Hz et ce pour un certain nombre de répétitions (1749), équivalent à 10 secondes. La fréquence est définie de façon à obtenir le maximum d'informations sur le déplacement de la fourmi entre deux pas de temps. Le temps d'enregistrement est défini approximativement comme la durée nécessaire pour obtenir au moins un passage de la fourmi dans la zone d'acquisition des caméras. Le passage du premier au second chronomètre est déclenché manuellement par pression d'un déclencheur.



Vidéo du suivi des 47 marqueurs c2

FIGURE 21 – Dispositif expérimental de capture d’image. Il se compose de 5 caméras (C) et de 4 spots à infrarouges (IR). Le dessin du modèle du dispositif à été réadapté de R&D Vision.

### 2.1.3 Paramétrage des caméras et de la région d'intérêt

Chacune des caméras a été centrée sur un objet de calibration (Fig.22) afin de définir une ROI (Region Of Interest) permettant d'acquérir à minima un cycle de marche (partie IV) de la fourmi sur l'ensemble des caméras. La ROI est aussi fonction de la fréquence d'acquisition choisie (ici 300Hz). La fréquence d'acquisition des caméras peut être augmentée lorsqu'on diminue la taille de la ROI. Notre ROI a donc été fixée à 2000 x 418 pixels, en accord avec la taille et vitesse des fourmis. Les spots infrarouges ont également été répartis autour de l'objet de calibration pour discerner un maximum de détails sur chacune des articulations de la fourmi. La position de chacune des caméras par rapport à l'objet de calibration a été réajustée en fonction de la taille des fourmis filmées. Plus la fourmi est petite, plus le nombre de pixels sur chaque articulation doit être grand afin d'obtenir le plus de détails possibles, et donc plus la caméra doit être proche de l'objet de calibration.

## 2.2 Acquisition des données

### 2.2.1 Cinématique individuelle

Quarante-cinq ouvrières de *M.barbarus* de différentes classes de taille (minor, media, major) sont d'abord collectés aléatoirement dans leur colonie. Les ouvrières sont testées par groupe de 5 sur une matinée ou une après-midi afin d'optimiser la probabilité d'acquisition fructueuse et limiter les biais de posture chez la fourmi.

Les fourmis sélectionnées sont ensuite placées durant une dizaine de minutes dans une boîte avec un abreuvoir, le temps de réduire le stress lié à la capture (déplacements saccadés avec mandibules écartées vers le haut) suivant le protocole utilisé par Merienne et al. (2020). Chaque fourmi est alors examinée afin de détecter la présence d'anomalie physique (ex : perte d'une patte ou d'un segment de patte). Si tel était le cas la fourmi était remise dans sa colonie et remplacée par une autre fourmi de taille équivalente.

Afin d'éviter autant que possible de les manipuler, les fourmis testées sont déposées sur la passerelle, hors du champ des caméras, en les laissant descendre spontanément d'un cure-dent en bois sur lequel elles sont montées. On appellera « passage » l'évènement qui se produit lorsqu'une fourmi traverse les champs de prise de vue des cinq caméras. Pour chaque passage on obtient donc cinq enregistrements vidéo synchrones de la fourmi filmée sous différents angles. Afin d'obtenir au minimum deux cycles de marche par enregistrement, les enregistrements débutent peu avant que la fourmi ne rentre dans le champ des caméras. Un cycle de marche est défini arbitrairement comme le temps écoulé entre deux soulèvements consécutifs de la patte droite dans les champs des cinq

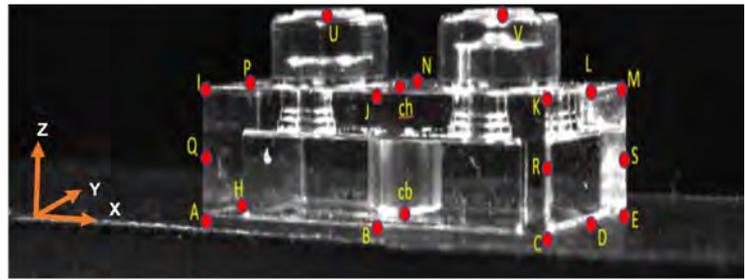
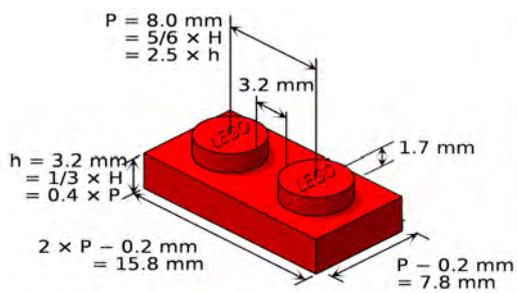


FIGURE 22 – Calibration de la région d'intérêt étudiée avec un lego (représentation pour la caméra 2). Le lego permet de définir un ensemble de 24 points dans le référentiel  $(x,y,z)$ . Le point A  $(0,0,0)$  est défini arbitrairement comme l'origine du repère. Les autres points sont déterminés par les mesures du lego. Les points U et V représentent le milieu des cylindres surmontant le parallélépipède rectangle. Les points cb et ch représentent les milieux respectifs des rectangles des faces inférieures et supérieures du parallélépipède. Les autres points représentent les extrémités ou le milieu des arêtes du parallélépipède. Cette vue ne permet pas d'observer les points F, G, T, O.

caméras. Pour limiter le nombre d'images à stocker, les enregistrements vidéo sont stoppés dès que la fourmi sort du champ des caméras. Lorsqu'un passage est jugé correct (ou après quelques passages infructueux), la fourmi est récupérée et placée individuellement dans une autre boîte, le temps que les enregistrements vidéo soient pré-visualisées.

## 2.3 Conservation du matériel biologique

Pour l'ensemble des expériences de cinématique, chaque fourmi a été pesée avec une balance de précision (ewClassic MS semi-micro, Mettler Toledo, États-Unis) puis conservée dans une solution d'éthanol à 99 % pour l'étude morphométrique. Les individus conservés pour l'étude cinématique devaient répondre à deux critères : (i) ils devaient avoir effectué au minimum deux cycles de marche complets dans le champ des caméras. (ii) leur trajectoire devait être suffisamment rectiligne. Les individus ne répondant pas à ces critères étaient replacés dans leur sous colonie et retestés après le passage des autres fourmis de leur caste. A la fin de chaque demi-journée toutes les fourmis non conservées pour l'étude morphométrique étaient réintégrées au sein de leur colonie d'origine.

## 2.4 Suivi des points d'intérêt

### 2.4.1 Etalonnage du logiciel de suivi

Pour analyser les mouvements des fourmis sur les vidéos et définir un système de coordonnées, les vidéos ont été calibrées avec le logiciel Vicon Pick Motus (v.10) en utilisant une brique de Lego comme objet de calibration. Un ensemble de 24 points d'intérêts (Fig.22), correspondant aux angles entre les arêtes et au milieu des arêtes de la brique de Lego  $(15.8 \times 7.8 \times 4.9 \pm 0.01 \text{ mm})$  ont été définis pour former une matrice de calibration permettant de convertir les pixels en unités métriques. Ces points d'intérêt ont ensuite été suivis sur chacune des 5 caméras sur 20 images prises à des instants différents afin d'estimer une erreur de calibration.

Il existe de nombreuses méthodes pour obtenir des données de coordonnées 3D à partir de

TABLE 4 – Matrice de calibration

Point	x	y	z
A	0	0	0
B	7.9	0	0
C	15.8	0	0
D	15.8	3.9	0
E	15.8	7.8	0
F	7.9	7.8	0
G	0	7.8	0
H	0	3.9	0
I	0	0	3.2
J	7.9	0	3.2
K	15.8	0	3.2
L	15.8	3.9	3.2
M	15.8	7.8	3.2
N	7.9	7.8	3.2
O	0	7.8	3.2
P	0	3.9	3.2
Q	0	0	1.6
R	15.8	0	1.6
S	15.8	7.8	1.6
T	0	7.8	1.6
U	3.9	3.9	4.9
V	11.9	3.9	4.9
CH	7.9	3.9	3.2
CB	7.9	3.9	0

plusieurs vues 2D. Ici la méthode de transformation linéaire directe (DLT) a été utilisée. La méthode DLT établit une relation linéaire directe entre des coordonnées 2D numérisées de chaque image des 5 caméras – en utilisant des intersections de lignes, ou vecteurs – et les coordonnées spatiales 3D des points d'intérêt (Abdel-Aziz Y. and Karara, 2015). Pour évaluer la qualité de l'étalonnage DLT en 3D, le logiciel compare les coordonnées du point de contrôle calculé aux coordonnées du point de contrôle fourni par la matrice de calibration. Cette méthode prend en compte tous les points de contrôle numérisés dans l'étalonnage et tous les points communs aux 5 caméras lors de l'évaluation. L'erreur calculée dans notre cas est de 8,64 %, avec respectivement 2,67% d'erreur sur la composante X, 4,87% d'erreur sur la composante Y et 30,13% d'erreur sur la composante Z. Ce pourcentage, bien qu'au-dessus du seuil de 5% que nous nous sommes fixé au départ, reste acceptable dans la mesure où la moitié des points sont placés au milieu des arrêtes ou au centre des cylindres de la brique de Lego, ceci induisant une erreur plus importante que si tous les points étaient placés sur des extrémités. La fenêtre d'étude ne permettait pas d'ajouter un deuxième élément pouvant donner lieu à de meilleurs résultats.

#### **2.4.2 Design des objets de calibration**

Pour pallier ces problèmes et potentiellement améliorer la calibration, un prototype d'objet de calibration avec les dimensions du Lego a été imprimé en 3D (Fig.22). Cet objet est constitué d'un ensemble de pyramides de deux tailles différentes, certaines de la taille des sommets du Lego, d'autres de la moitié de cette taille. Malheureusement, la version finale de ce prototype n'a pas encore été validée car la résolution des imprimantes 3D auxquelles nous avons accès était insuffisante. Des tests sont également en cours pour valider le matériau (résine) utilisé pour la fabrication de l'objet car celui-ci pourrait être sujet à la dilatation thermique.

#### **2.4.3 Modèle spatial**

Pour faire le lien entre les points numérisés et les segments de la fourmi qui nous intéressent, un modèle spatial représentant la fourmi a été créé. Un ensemble de 47 points d'intérêts et de 40 segments a permis de spécifier les points à numériser sur chaque image des 5 caméras (Fig.23).

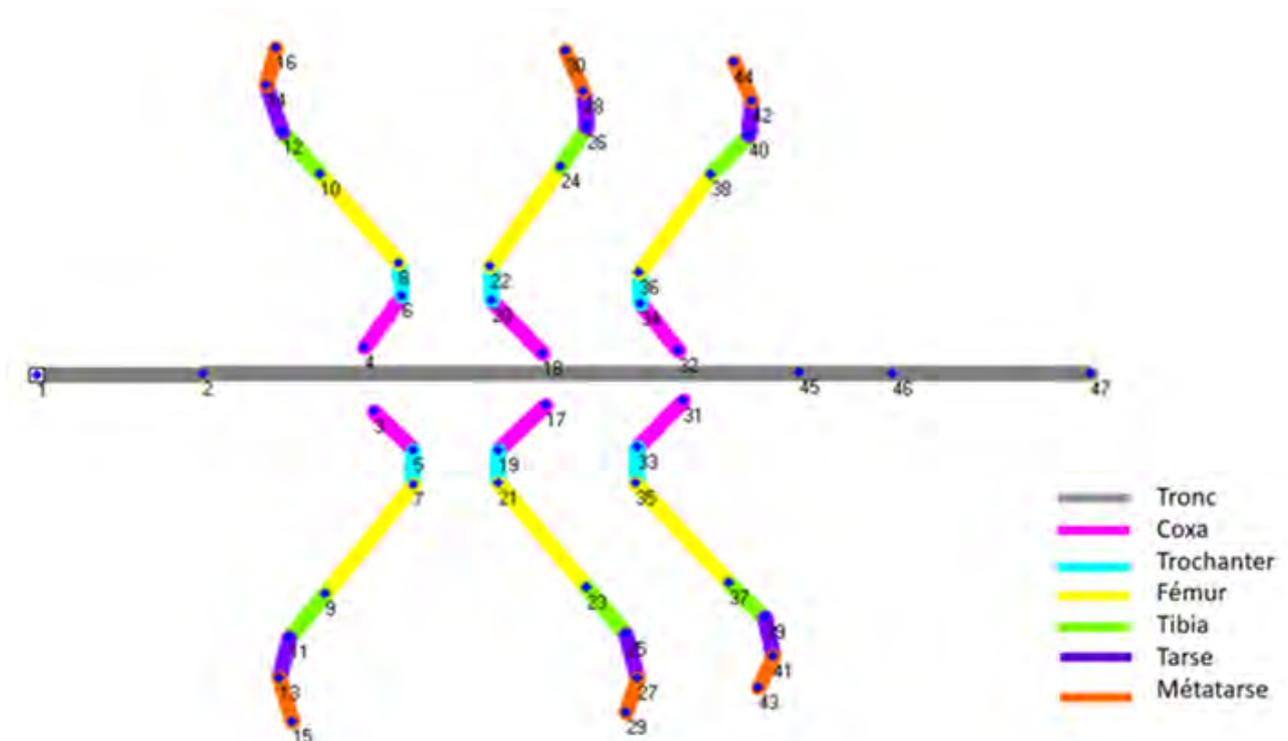


FIGURE 23 – Diagramme spatial. Les abréviations suivantes permettent de définir chacun des points permettant de créer le diagramme spatial. Préfixe : av(avant), m(médiane) ou ar(arrière). Position : g(gauche), d(droite). Anatomie et articulation : th(thorax), pet(pétiole), abd(abdomen), cox(coxa), tro(trochanter), fe(fémur), ti(tibia), ta(tarse), mt(métatarse). tronc : 1-mandibule, 2-cou, 45-th\_pet, 46-pet\_abd, 47-abd, patte avant gauche : 3-av\_g\_th\_cox, 5-av\_g\_cox\_tro, 7-av\_g\_tro\_fe, 9-av\_g\_fe\_ti, 11-av\_g\_ti\_ta, 13-av\_g\_ta\_mt, 15-av\_g\_mt, patte avant droite : 4-av\_d\_th\_cox, 6-av\_d\_cox\_tro, 8-av\_d\_tro\_fe, 10-av\_d\_fe\_ti, 12-av\_d\_ti\_ta, 14-av\_d\_ta\_mt, 16-av\_d\_mt, patte médiane gauche : 17-m\_g\_th\_cox, 19-m\_g\_cox\_tro, 21-m\_g\_tro\_fe, 23-m\_g\_fe\_ti, 25-m\_g\_ti\_ta, 27-m\_g\_ta\_mt, 29-m\_g\_mt, patte médiane droite : 18-m\_d\_th\_cox, 20-m\_d\_cox\_tro, 22-m\_d\_tro\_fe, 24-m\_d\_fe\_ti, 26-m\_d\_ti\_ta, 28-m\_d\_ta\_mt, 30-m\_d\_mt, patte arrière gauche : 31-ar\_g\_th\_cox, 33-ar\_g\_cox\_tro, 35-ar\_g\_tro\_fe, 37-ar\_g\_fe\_ti, 39-ar\_g\_ti\_ta, 41-ar\_g\_ta\_mt, 43-ar\_g\_mt, patte arrière droite : 32-ar\_d\_th\_cox, 34-ar\_d\_cox\_tro, 36-ar\_d\_tro\_fe, 38-ar\_d\_fe\_ti, 40-ar\_d\_ti\_ta, 42-ar\_d\_ta\_mt, 44-ar\_d\_mt.

En particulier, cinq points d'intérêts sont définis sur le tronc de l'animal (tête, thorax, pétiole et abdomen) et sept points sont définis sur chaque patte (coxa, trochanter, fémur, tibia, métatarse, tarses fusionnés).

#### 2.4.4 Suivi semi-automatique des points d'intérêt

L'ensemble des 47 points visibles du modèle spatial a été suivi image par image sur l'ensemble des images des 5 caméras avec Vicon (v.10). La procédure de suivi d'un point fonctionne par comparaison sur les images successives d'une caméra d'un motif initial défini comme un ensemble de pixels représentant le point d'intérêt (Fig.24). Concrètement, l'emplacement du centroïde du premier motif est stocké à l'instant  $t$ , puis, le point est prédit sur l'image suivante (à l'instant  $t+1$ ) comme étant présent dans un rayon de recherche prédéfini (carré jaune) autour du point à l'instant  $t$  (carré violet, Fig.24). Si le motif n'est pas reconnu, le suivi automatique s'arrête et un nouveau motif est défini comme référence. Les points les plus proches du thorax étant très peu visibles sur la plupart des images, le suivi de plusieurs points a été entièrement réalisé manuellement du fait

d'erreurs de digitalisation récurrentes.



FIGURE 24 – Définition des zones de suivi dans le logiciel Vicon Motus.

## 2.5 Calcul des métriques

### 2.5.1 Traitement des données brutes

Dans un premier temps, les données brutes de positions des différents points suivis ont été filtrées par un filtre passe-bas Butterworth aller-retour à 4 Hz (permettant d'avoir un traitement fidèle de la bande passante et sans altération du signal). Ce filtre a ainsi permis de corriger le bruit du signal dû aux erreurs de localisation des points suivis par l'utilisateur sur les images successives des vidéos. Les images manquantes entre 5 positions consécutives ont été interpolées avec la méthode de Quintic Spline (QSP) qui ajuste les données brutes à des polynômes du 5e degré. Cette méthode calcule les valeurs à interpoler en minimisant la variance d'erreur estimée entre le point à interpoler et des données brutes.

## 3 Introduction

Comprendre la biomécanique du transport collectif chez les fourmis implique entre autres d'étudier la cinématique d'au moins deux protagonistes. Pour entrevoir le rôle de chacun des protagonistes, il faudrait pouvoir, caractériser à minima le déplacement de chaque membre de chaque individu. Or, de nombreuses limites à l'étude du déplacement des insectes sont encore présentes, notamment à cause de problèmes d'échelle et de la complexité de la démarche tripodique des hexapodes. Pour cela, on se propose de vérifier si la prise en compte de chacun des membres impacte la position du centre de masse (CoM) de l'individu, et d'obtenir des mesures des angles articulaires des pattes de la fourmi.

Une des premières conditions à une étude de la cinématique du transport de charge chez les

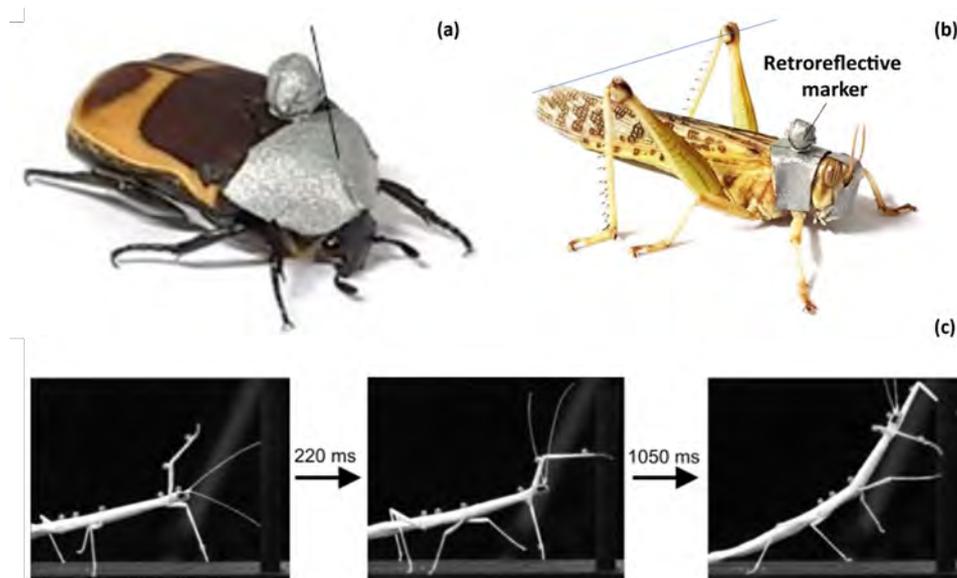


FIGURE 25 – Marqueurs cinématiques respectivement sur la blatte (a), le criquet (b) et le phasme (c). Les images sont issues de Dallmann et al. (2016) et Vo-Doan and Straw (2020).

fourmis est de pouvoir enregistrer et suivre précisément le mouvement de chacun des segments qui compose le corps des sujets étudiés. Chez les hommes et les grands mammifères, les systèmes de capture de mouvement utilisés reposent sur des enregistrements synchronisés multi-caméras qui permettent de suivre le déplacement de marqueurs réfléchissants appliqués sur le corps au niveau de repères anatomiques précis (Fumery et al., 2021; Sghaier et al., 2020). Les algorithmes associés reconnaissent et identifient les marqueurs filmés sous différents points de vue de la scène et reconstruisent les mouvements en 3D du sujet (Hartley et al., 2004; Chèze, 2014). Ces méthodes permettent un suivi robuste et presque instantané des mouvements du sujet (Jiménez Bascones et al., 2019; Holstein and Li, 2020). L'utilisation de ces systèmes réduit considérablement la charge de travail des opérateurs comparé aux méthodes traditionnelles reposant sur l'annotation manuelle sur chaque image de tous les points anatomiques d'intérêt et ce, pour chacune des caméras.

Bien que l'utilisation de marqueurs réfléchissants ou de tâches de peinture soit possible pour capturer le mouvement des animaux, leur utilisation est souvent contraignante. La fixation des marqueurs peut se faire sous anesthésie chez les animaux sauvages, être invasive (piercing au niveau du bassin des souris par exemple) ou ne pas être tolérées par l'animal, ce qui peut perturber leur comportement (Sellers et al., 2017). De plus, le placement fiable des marqueurs est très difficile sur des petits animaux tels que les insectes (Vo-Doan and Straw, 2020), bien que certains systèmes de capture de mouvement 3D basés sur des marqueurs aient été développés pour étudier la locomotion au niveau des articulations de certains insectes, par exemple le phasme (Theunissen and Dürr, 2013), la blatte (Bender et al., 2010), le grillon (Petrou and Webb, 2012) ou la drosophile (Haustein, 2023) (Fig.25).

Sachant que les fourmis mesurent entre 1.5 mm pour les plus petites, et 40 mm pour les plus grosses, et que le nombre d'articulations nécessaires au mouvement des segments est élevé, il est difficile d'imaginer qu'on puisse fixer une série de marqueurs aux mêmes positions sans endommager les pattes ou les organes sensoriels qui s'y trouvent. Cependant, Kain et al. (2013) utilise une méthode basée sur des marqueurs pour suivre les mouvements des pattes de *Drosophile* à l'aide de tampons de marqueurs réfléchissant sur mesure imbibés d'un colorant fluorescent. Néanmoins, l'équipement requis est relativement sophistiqué et coûteux et ne permet la prise en charge que de deux caméras synchronisées avec une fréquence d'images maximale de 80 Hz et elle ne permet d'étudier le mouvement que d'un seul segment par patte (fémur des pattes avant et arrière, tibia des pattes médianes).

Faute de pouvoir atteindre cette précision, la plupart des études sur la locomotion de la fourmi reposent sur des études cinématiques à plus grande échelle, en considérant le déplacement de l'individu comme celui d'un unique point dans l'espace. Par exemple, le déplacement à l'échelle d'une population (dynamique de densité) et le déplacement d'une charge lors d'un transport collectif ont été modélisés à partir des coordonnées de déplacements d'un ou d'un ensemble de points représentant les fourmis (Gelblum et al., 2015; Ron et al., 2018).

A l'échelle individuelle des modèles de marche aléatoire discrétise les trajectoires (Ahmed et al., 2023) des fourmis sous forme de segments orientés avec des angles permettant le changement de directions en 2D ou 3D (Khuong et al., 2016). La locomotion des animaux peut être décrite comme une succession de foulées qui suivent un schéma de coordination inter-pattes spécifique, qu'on appelle démarche (Alexander, 2005). Chez les hexapodes, la démarche la plus courante est le tripode alterné (Delcomyn, 1998). L'animal se déplace en alternant le mouvement de deux ensembles de pattes distincts : la patte avant et arrière ipsilatérale et la patte médiane controlatérale (par exemple l'ensemble L1 -R2-L3). Sans contraintes, les deux tripodes sont en phase opposés : les pattes composant un tripode décollent simultanément tandis que les autres pattes soutiennent le corps sur le sol. Néanmoins, ce schéma locomoteur peut varier en fonction de la vitesse (Mendes et al., 2013; Wahl et al., 2015; Bernadou et al., 2016), de la courbure de la marche (Zollikofer, 1994), et de la direction du mouvement de l'animal (Pfeffer, 2016). Les insectes peuvent également modifier leur démarche en fonction de la pente du substrat (Reinhardt et al., 2009; Grabowska et al., 2012; Ramdya et al., 2017; Wohrl et al., 2017; Yanoviak and Frederick, 2014), du fait de la présence d'obstacles (Watson et al., 2002) ou lors du transport de charge externe (Merienne et al., 2020).

Enfin, le calcul des angles articulaires des pattes des insectes peut en principe être dérivé di-

rectement des reconstructions 3D des données de capture de mouvement sans marqueur (Günel et al., 2019; Karashchuk et al., 2021). Cependant, il existe des limites quant à l'exactitude et à l'interprétabilité des angles résultants, liées à la façon dont le suivi sans marqueur est généralement mis en œuvre et à la façon dont les calculs sont effectués. En règle générale, un seul point clé par articulation est suivi pendant la capture de mouvement et l'angle entre deux segments est calculé à partir des deux segments qui sont définis par trois points consécutifs (Karashchuk et al., 2021). Ainsi, l'angle résultant est dérivé d'un plan formé par les positions des points et l'axe de rotation est donc toujours strictement orthogonal à ce plan. Cependant, non seulement les oscillations des marqueurs suivis peuvent affecter le plan formé et donc l'orientation de l'axe de rotation d'une image à l'autre, mais l'axe de rotation anatomique réel de l'articulation peut aussi être asymétrique par rapport aux segments et donc affecter le plan d'étude.

Pour résoudre ce problème de détermination de trois angles à partir d'un seul point clé (Fig.14), un système de coordonnées corporelles est généralement construit et est utilisé, soit pour calculer les angles à partir des projections d'un segment sur les plans corporels (Lobato Ríos et al., 2022), soit pour calculer une séquence d'angles d'Euler pour ajuster le système de coordonnées corporelles à l'articulation d'intérêt (Bender et al., 2010; Karashchuk et al., 2021). Bien qu'il en résulte des angles articulaires conceptuellement intuitifs qui représentent les mouvements par rapport au corps, ces méthodes ne prennent pas non plus en compte les axes articulaires anatomiques réels. De plus, les angles de projection ne doivent généralement pas être considérés comme de véritables angles 3D (Robertson et al., 2014) et ils ne donnent des résultats cinématiques utiles que dans un nombre limité de conditions (Woltring, 1991). Ces problèmes peuvent être contournés en utilisant un système de coordonnées cartésiennes local (LCS) pour chaque articulation. Pour cela, au moins trois marqueurs doivent être attachés à chaque segment dans un arrangement non colinéaire spécifique qui permet l'alignement d'un LCS sur l'axe anatomique de l'articulation (Robertson et al., 2014).

Ainsi, la plupart des études réalisées sur la cinématique de la fourmi reposent sur des analyses limitées à quelques positions anatomiques bidimensionnelles (2D) ou tridimensionnelles (3D), généralement les extrémités des tarsi et du tronc, effectuées à partir des images prises par une ou deux caméras (Mendes et al., 2013; Wosnitza et al., 2013; Merienne et al., 2020), leur permettant de mesurer ainsi les forces produites par les pattes (Reinhardt and Blickhan, 2014). Néanmoins, on sait peu de choses sur l'impact de la prise en compte ou non de l'ensemble des segments de l'animal sur le calcul des métriques citées précédemment, l'angulation des segments au cours de la locomotion chez les fourmis.

Dans les chapitres 3 et 4 qui suivent sous forme d'articles, nous avons cherché à combler les lacunes en essayant d'une part de mieux comprendre le mouvement des segments en décrivant l'angulation des pattes de *M. barbarus* lors de la locomotion sans contraintes et d'autre part, en étudiant l'impact de la prise en compte du mouvement de l'ensemble des segments du corps, et notamment des pattes, sur les déplacements du CoM.





# **3D kinematic of the leg joints at the ant scale**

# 3D kinematic of the leg joints at the ant scale

J. Drapin<sup>a</sup>, S. Arroyave-Tobon<sup>b</sup>, J-M. Linares<sup>b</sup>, V. Fourcassié<sup>a</sup> and P. Moretto<sup>a\*</sup>

<sup>a</sup> Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA)- Centre de Biologie Intégrative (CBI) 169, avenue Marianne Grunberg-Manago-CNRS - Université Toulouse 331062 Toulouse cedex 09 – France ;

<sup>b</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France.

**Keywords:** ants; biomechanics; locomotor patterns; exoskeleton; modelization

## 1. Introduction

Insect locomotion is inspiring robotics because it seems stable whatever the support type. The alternating tripod gait of these multi-legged hexapod invertebrates require ability and stability [Vincent & Wegst 2004, Taylor & Dirks 2012]. Recent studies showed however that this tripod coordination of the ant gait is sensitive to the load carried [Merienne et al., 2020]. However, analyzing ant gait is challenging due to its scale and current works are often reduced to the stepping pattern that consider only the metatarsal joint locations [Reinhardt and Reinhard Blickhan, 2014]. To overcome this limitation, the aim of this study is to perform kinematic analysis of leg segments of a seed-harvesting ant *Messor barbarus*. We developed with Vicon Motus® a setup including a high-speed imaging that allows the 3D tracking and quantification of gait parameters in freely walking ants with high temporal and spatial resolution. Using this method, we present a first quantification of the angle range and evolution along a gait cycle.

## 2. Methods

### 2.1 Setup

The setup has been designed and built by a private company (RD Vision, France). It includes a walkway (20x5cm) surrounded by five high-speed synchronized video cameras sampled at 300 Hz (Figure 1a). Three infrared strobe spots, synchronized with the cameras, were used to illuminate the walkway from above, allowing better contrast and revealing joint and cuticle details.

### 2.2 Tracking system calibration

The X, Y and Z axis define the medio-lateral, antero-posterior and normal directions of the walkway, respectively. To obtain 3D coordinates from multiple 2D views Vicon Motus uses the Direct Linear Transformation (DLT) method [Abdel-Aziz Y., I. and H. M. Karara. 2015]. A control object (Lego® brick) of known dimensions was digitalized to calibrate a 30x15x15 mm<sup>3</sup> tracking volume.

On average on the different lengths of the Lego brick, the calibration error in the X, Y and Z directions were 2.67%, 4.87% and 3.13% respectively.

### 2.3 Spatial model

A set of 47 points of interest allowed digitizing the ant joints and determining 40 segments used to define a 3D stick model of the whole ant body.

### 2.4 Tracking and Coordinates

The semi-automatic tracking algorithm finds the outline of the pattern based on the intensity threshold of the initial pixels. The algorithm averages the pixel values in X, then averages the pixel values in Y that make up a pattern. It then records the final centroid of the point then calculates the position at the next time step by comparing step by step. If the algorithm does not find a specified pattern, it stops automatically and a new initial position of the point of interest allows it to be restarted. The procedure to obtain the 3D coordinates is illustrated in figure 1. The tracking, the filtering (butterworth 4<sup>th</sup> order) and the computation of the 3D coordinates of the different points were performed using Vicon Peak Motus Software (V10). One video recording of a medium ant walking forward along the Y axis has been retained for the analysis. A total of 370 images per camera were required to obtain two gait cycles. One cycle is defined as the time elapsed between two consecutive ground contacts of the right median metatarsus. All the points of the model were semi-automatically tracked (Figure 1) in each image of each camera views using the Vicon Peak Motus Software or manually. The 3D coordinates of the 47 points are then exported in a C3D file.

### 2.5 Body segment angles

The three Cardan-Euler angles of the segments were calculated using Matlab (V 9.2) following the ZYX rotation sequence to then define the angles at the joints of the left medial ant leg (Figure 2) according to the ant referential.

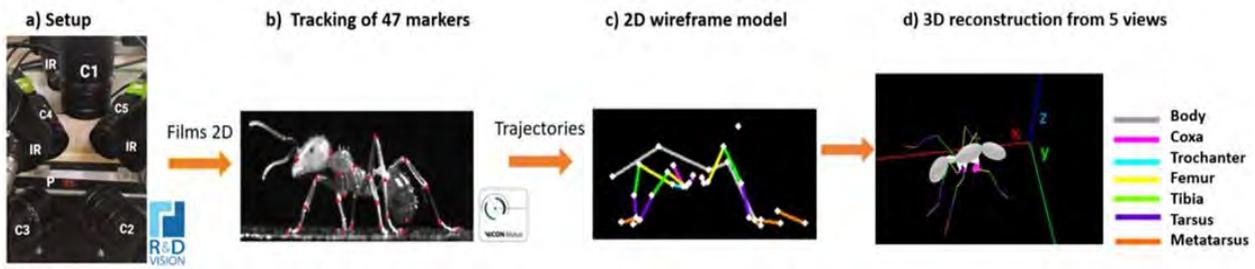


Figure 1: Visualization of the spatial model. (a) Experimental setup: 3 infrared strobe spots (IR), a walkway (P) and 5 synchronized cameras (C). (b) Anatomic points locations. (c) 2D stick diagram from camera 2. (d) 3D reconstruction.

### 3. Results and discussion

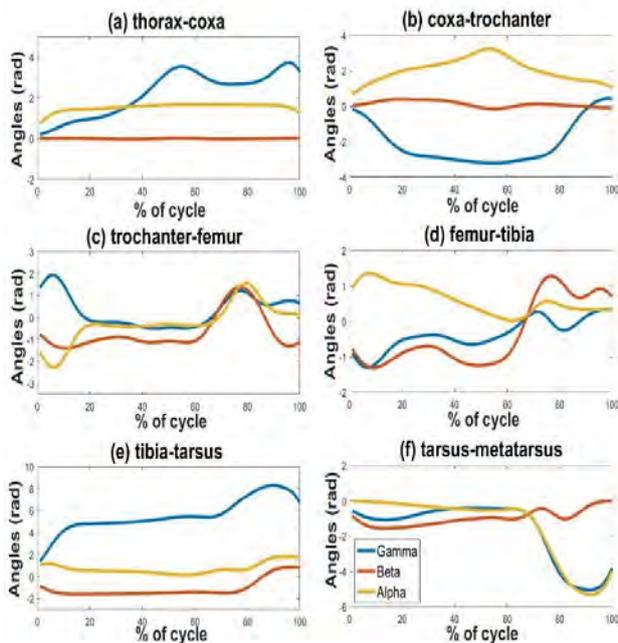


Figure 2 : 3D Joint angles (rad) to percentage of the gait cycle of the left medial leg: (a) thorax-coxa, (b) coxa-trochanter; (c) trochanter-femur; (d) femur-tibia; (e) tibia-tarsus; (f) tarsus-metatarsus. Alpha, Beta and Gamma represent the internal(>0) the internal(>0)-external (<0) rotations, the flexion(>0)-extension(<0) and the adduction(>0)-abduction(<0), respectively.

The external-internal rotations cannot be quantified here because the segment is defined by only two points. The angles values close to zero reveal this limit. The flexion-extension and abduction-adduction measures are in good accordance with the type of joints (rotula and pivot) we suspected regarding the joint shape observed on  $\mu$ CT Scans. The ongoing inverse kinematics investigations may optimise the mark position to respect the segment size and determine the joint angles more precisely. A third mark per segment

could also precise the rotation range at some joints (rotula) that could enable us to approximate the degrees of freedom and the joint functional limits.

### 4. Conclusions

The purpose of this study was to develop and validate a setup allowing 3D kinematic analysis of the whole ant segments. The results enable us to precise the joint degrees of freedom and amplitude. The setup appears valuable to study the kinematic at ant scale to address ecological and ethological questions so as to feed biomimetic applications in hexapod robotics.

### Acknowledgements

This work has been supported by the CNRS AO MITI Biomim. The authors report no conflicts of interest in this work.

### References

- Abdel-Aziz Y., I. and H. M. Karara. 2015, Direct linear transformation from comparator coordinates into object space coordinates in close-range photogrammetry. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*.
- Merienne H., Latil G., Moretto P., and Fourcassié V. 2019, Walking kinematics in the polymorphic seed harvester ant *Messor barbarus*: influence of body size and load carriage. *The Journal of Experimental Biology*.
- Reinhardt L. and Reinhard B. 2014, Level locomotion in wood ants: Evidence for grounded running. *Journal of Experimental Biology*.
- Taylor D. and Dirks J.H. 2012, Shape optimization in exoskeletons and endoskeletons: A biomechanics analysis. *Journal of the Royal Society Interface*.
- Vincent, J. F. and U. G. Wegst. 2004, «Design and mechanical properties of insect cuticle», *Arthropod Structure and Development*.



**Do legs matter for the variations in the center of mass in ants ?**

# Do legs matter for variations in the center of mass in ants?

J. Drapin<sup>a</sup>, M. Le Gléau<sup>a</sup>, S. Arroyave-Tobon<sup>b</sup>, J-M. Linares<sup>b</sup>, V. Fourcassié<sup>a</sup> and, P. Moretto<sup>a\*</sup>

<sup>a</sup> Université Toulouse III, CNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA)-Centre de Biologie Intégrative (CBI), Toulouse, France ; <sup>b</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France.

## 1. Introduction

Legged locomotion is the most common form of terrestrial animal movement. An interesting approach to study the displacement is to summarize the individual in a point, his global center of mass (CoM), associated with his mass. The CoM is the barycenter of the individual, weighted by the masses of the different parts of the body (Cavagna et al. 1977). In a terrestrial reference frame with O the center of the frame, the CoM, noted G, is obtained by the equation:

$$\vec{OG} = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^n m_i \vec{OM}_i$$

with m the mass of the individual and n the number of discrete material points  $(M_i)_{1 \leq i \leq n}$  corresponding to the individual with their mass  $(m_i)_{1 \leq i \leq n}$  and position  $(\vec{OM}_i)_{1 \leq i \leq n}$ . The variations of the CoM are reported by Reinhardt & Blickhan (2014) in the ant *Formica polyctena* and more recently by Merienne et al (2021) in the *Messor Barbarus* ant. Ants are a small hexapod insect with a three-segmented trunk and a leg with five main segments (Tab.1). However, analyzing ant locomotion is challenging due to its scale and previous works are often reduced to the main body parts of the ant and weights from dissection. To over-come this limitation, the aim of this study is to investigate on the CoM variations based on a 3D reconstruction and muscular estimation of a seed-harvesting ant *Messor barbarus*.

## 2. Methods

### 2.1 Tracking coordinates and joint parameters

In order to compute the 3D displacement of the 7.988 mm ( $\pm 0.542$ ) *Messor barbarus* ant, we tracked 47 anatomic points on the view of the top camera and on the view of four side following the same protocol as in Drapin et al. (2021). Position of each of these points can be seen in Arroyave et al. (2022).

### 2.2 Mass

The segmentation (Yushkevich et al. 2006), performed with ITK-SNAP (v. 3.6) enables us to differentiate the

muscles, cuticle, hemolymph and nerves by progressive region growth using  $\mu$ CT Scans ( $1581 \times 1013 \times 988$  pixels that give a pixel length of  $5.7 \mu\text{m}$ ). The pre-processing of the images is done with the K-means clustering algorithm. This algorithm works by growth from a set of pre-processed images and progresses by similarity between neighbouring voxels. Relations between the gray scale and the density were then established from the literature (Vincent et al. 2004) and made it possible to estimate the total mass of the ant by 2%.

Body Part	Front	Middle	Hind
coxa	0.001	4.29E-5	5.63E-5
trochanter	5.3E-6	2.70E-6	3.87E-6
femur	6.75E-5	5.51E-5	9.11E-5
tibia	3.98E-6	3.83E-5	4.2E-5
tarsus	1.89E-5	2.77E-5	1.96E-5
head	0.0026		
thorax	0.001		
petiole + abdomen	0.0037		

Table 1: Mass (mg) distribution of the *Messor barbarus* ant.

The proportion between the maximum amplitude difference and the maximum CoM position with the calibration error in X (2.67%), Y (4.87%) and Z (30.13%) gives us a gCoM = 21.668% and pCoM = 27.687% in X, gCoM = 22.261% and pCoM = 28.636% in Y, and gCoM = 20.239% and pCoM = 25.334% in Z.

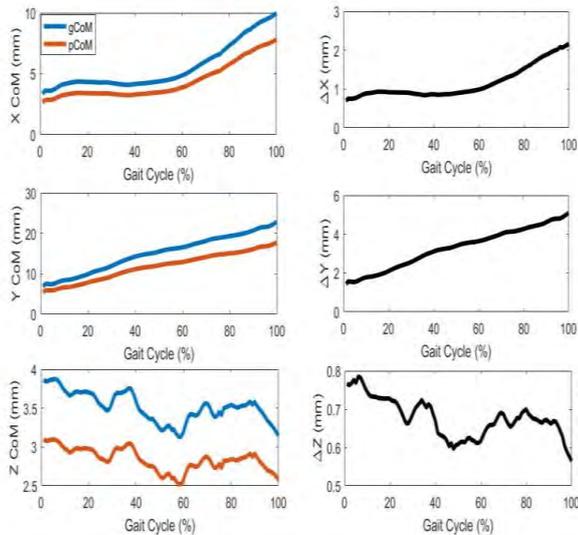
### 2.3 CoM

Using Matlab (V 9.2) (X, Y, Z) coordinates of the CoM of the ant segments were computed as the barycenter of the (X, Y, Z) coordinates of the two points tracked at their extremities weighted by the segment mass. The global center of mass (gCoM) comprising all parts of the insect and the partial center of mass (pCoM) comprising the 3 main body parts (head, thorax, abdomen) were computed at each walking cycle percentage.

## 3. Results and discussion

A set of 47 points of interest allowed digitizing the ant joints and determining 40 segments used to define a 3D stick model of the whole ant body. As no weight table exists for ants, the weight has been approximated using parameters of House Fly *Musca domestica Vicina* (Abozenadah 2010, Vincent et al. 2004). The calculated weight of the ant was 9 mg, i.e. a relative error of 2% compared to the weighed weight, which was  $9.2 (\pm 0.1)$  mg depending on the evaporation of the ethanol in which the ant was kept. The CoM variations during the gait cycle of the pCoM is lower than those of the gCoM for the three axes (Fig.1). Each ant leg consists of six segments. The inclusion of its segments in the global position of the

CoM therefore seems to modify the gCoM position,



**Figure 1 : 3D CoM variations during a gait cycle of the *Messor barbarus* ant.** On the left side blue curves represent the variation of gCoM and red curves the variation pCoM.

On the right-side black curves represent the difference between gCoM and pCoM.

thus allowing to get closer to its average position. Moreover, the shape of the curves is globally the same for the three axes. This is probably due to the fact that most of the weight is distributed on the ants' bodies (Full and Tu 1991). The increasing difference between gCoM and pCoM variation during the gait cycle could be due to the fact that the ant does not walk perfectly straight. The difference between the two curves is less than 5 mm for each of the three axes. These proportions indicate that they could have a difference in X and in Y but not in Z due to the high calibration error. However, it is known that pCoM is projected by 2mm forward during load transport in ants (Merienne et al.2021). Taking into account all the segments of the ant (gCoM) seem to come close to the general position of the CoM and may nuance the conclusions of our previous works.

#### 4. Conclusions

Legs seems to count in the global position of the gCoM in ants. This study is helpful to better measure the projection of the gCoM during free walking and for load transport in ants. Future work is required to quantify more precisely walking, for which the kinetic and potential energies are mostly in phase opposition and are exchanged during a stride in the manner of an inverted pendulum and running, for which these energies are mainly in phase. In addition, this study will help us to complete the development of a dynamic model of the ant gait. This requires determining muscle parameters (geometrical and force-generating parameters), inertia properties, and ground reaction forces. Finally, this study will

contribute to the construction of a musculoskeletal model of ants which can be useful in the study of biology, ethology, and for hexapods biomimetic applications.

#### Acknowledgements

This work has been supported by the CNRS AO MITI Biomim. JD work was supported by a scholarship from the Collectivité Territoriale de Martinique. The authors report no conflicts of interest in this work.

#### References

- Abozenadah N. 2010. Physiological Studies on the House Fly *Musca Domestica* Vicina Muscidae, Diptera. *Journal of King Abdulaziz University-Science*. 22:27-38.
- Arroyave-Tobon S, Drapin J, Anton Kaniewski A, Linares J, Moretto P. 2022. Kinematic Modeling at the Ant Scale: Propagation of Model Parameter Uncertainties. *Front. Bioeng. Biotechnol.* 10:767-914.
- Cavagna, GA, Heglund NC, Taylor CR. 1977. Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology*. 2:3.
- Drapin J, Arroyave-Tobon S, Linares J-M, Fourcassié V, Moretto P. 2021. 3D kinematic of the leg joints at the ant scale. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*. 24: S61-S62.
- Full RJ, Tu MS. 1991. Mechanics of a rapid running insect: two-, four- and six-legged locomotion. *Journal of Experimental Biology*. 156:215–231.
- Merienne H, Latil G, Moretto P, Fourcassié V. 2019. Walking kinematics in the polymorphic seed harvester ant *Messor barbarus*: influence of body size and load carriage. *The Journal of Experimental Biology*.
- Reinhardt L, Reinhard B. 2014. Level locomotion in wood ants: Evidence for grounded running. *Journal of Experimental Biology*.
- Vincent JFV, Wegst UGK. 2004. Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure & Development*. 33: 3:187-199.
- Yushkevich P, Piven J, Hazlett HC, Smith RG, Ho S, Gee JC, Gerig G. 2006. User-guided 3D active contour segmentation of anatomical structures: Significantly improved efficiency and reliability. *Neuroimage*.1116-28.

**Keywords:** CoM; ants' locomotion; biomechanics; exoskeleton; modelization

**\*Corresponding author email:**  
pierre.moretto@univ-tlse3.fr

## 4 Discussion

Les données expérimentales présentent en général une variabilité inter- et intra-individuelle très importante. Cette variabilité est due à plusieurs facteurs, qui sont intrinsèques aux sujets ou qui dépendent des conditions externes et qui modulent les comportements observés. Les expériences de laboratoire tentent de reproduire les comportements observés en milieu naturel en opérant dans un environnement contrôlé où la quasi-totalité des paramètres sont renseignés, s'affranchissant ainsi de la variabilité liée aux conditions du milieu.

Chez les fourmis, une des premières sources de variabilité est liée à la diversité de tailles et de formes qui peut moduler l'expression de nombreux comportements communément observés et qui peuvent apparaître comme stéréotypés. Les comportements observés, tel que le transport de charge peuvent être potentiellement impactés (Peng et al., 2016) par l'âge de la colonie, le temps d'étude d'un individu ou encore l'état de la colonie (présence de couvain ou de sexués, présence ou non de la reine). L'échelle à laquelle les données sont calculées repose sur des concepts étudiés pour un ensemble de sujets. Ainsi, nos résultats discutent de concepts valables dans notre cadre d'étude mais révèlent des aspects difficilement généralisables de par les variations individuelles qui nuancent les résultats obtenus. Pour pallier ce problème, il faudrait recueillir un plus grand nombre de données afin de prendre en compte l'effet des variabilités présentes au sein de nos analyses entre les organismes. Néanmoins, les configurations et les méthodes utilisées ont permis d'affiner les paramètres à prendre en compte pour mieux comprendre les hypothèses soulevées dans les deux parties qui suivent :

Dans cette partie nous avons cherché à renseigner le déplacement en 3D de *M.barbarus* afin de mesurer l'angulation de tous les segments composant son exosquelette et de vérifier si la détermination de la position de son centre de masse (CoM) pouvait être modifiée par la prise en compte du mouvement de ses pattes.

Les coordonnées de la position des pattes obtenues à l'issue du suivi semblent concorder avec ce qui a été décrit depuis longtemps sur le déplacement des insectes, à savoir une marche en tripode alterné (Hughes, 1952). Lorsque la patte médiane gauche d'un tripode est au sol, la patte médiane droite de l'autre tripode est soulevée et en déplacement et inversement (Fig.10 et 40a). De même, les extrémités des pattes constituant un tripode (Fig.40b et c) se soulèvent quasiment en même temps avec un léger déphasage. Ceci nous conforte dans le fait que notre représentation contient les éléments essentiels propres au déplacement des insectes. Pour indiquer à quel point la marche de notre fourmi se rapproche d'une locomotion idéale en tripode alterné, nous pourrions calculer un

index de coordination des tripodes (TCS) (Wahl et al., 2015). Cet index peut prendre des valeurs comprises entre 0 et 1. Un TCS de 1 correspond à une marche en tripodes parfaitement alternés, tandis qu'un TCS de 0 signifie que la fourmi se déplace avec un schéma locomoteur différent.

Pour calculer nos métriques, nous avons considéré que les segments constituant le corps des fourmis étaient des solides indéformables, dont la taille ne devrait donc pas varier au cours du temps. Or, lors de l'acquisition et du suivi des individus il est apparu que la longueur des segments de *M. barbarus* variait légèrement au cours du temps. De plus, nous avons supposé que les fourmis se déplaçaient de façon totalement rectiligne sur une surface plate. Or ceci n'est pas le cas et ce, même lorsque les fourmis couvrent de petites distances, correspondant par exemple à juste deux foulées. Si on voulait comparer le déplacement des segments de plusieurs fourmis, il conviendrait donc de sélectionner des individus se déplaçant de la même façon, en utilisant par exemple un critère de rectilinéarité de leur trajectoire (distance réelle parcourue/distance en ligne droite entre le point de départ et d'arrivée).

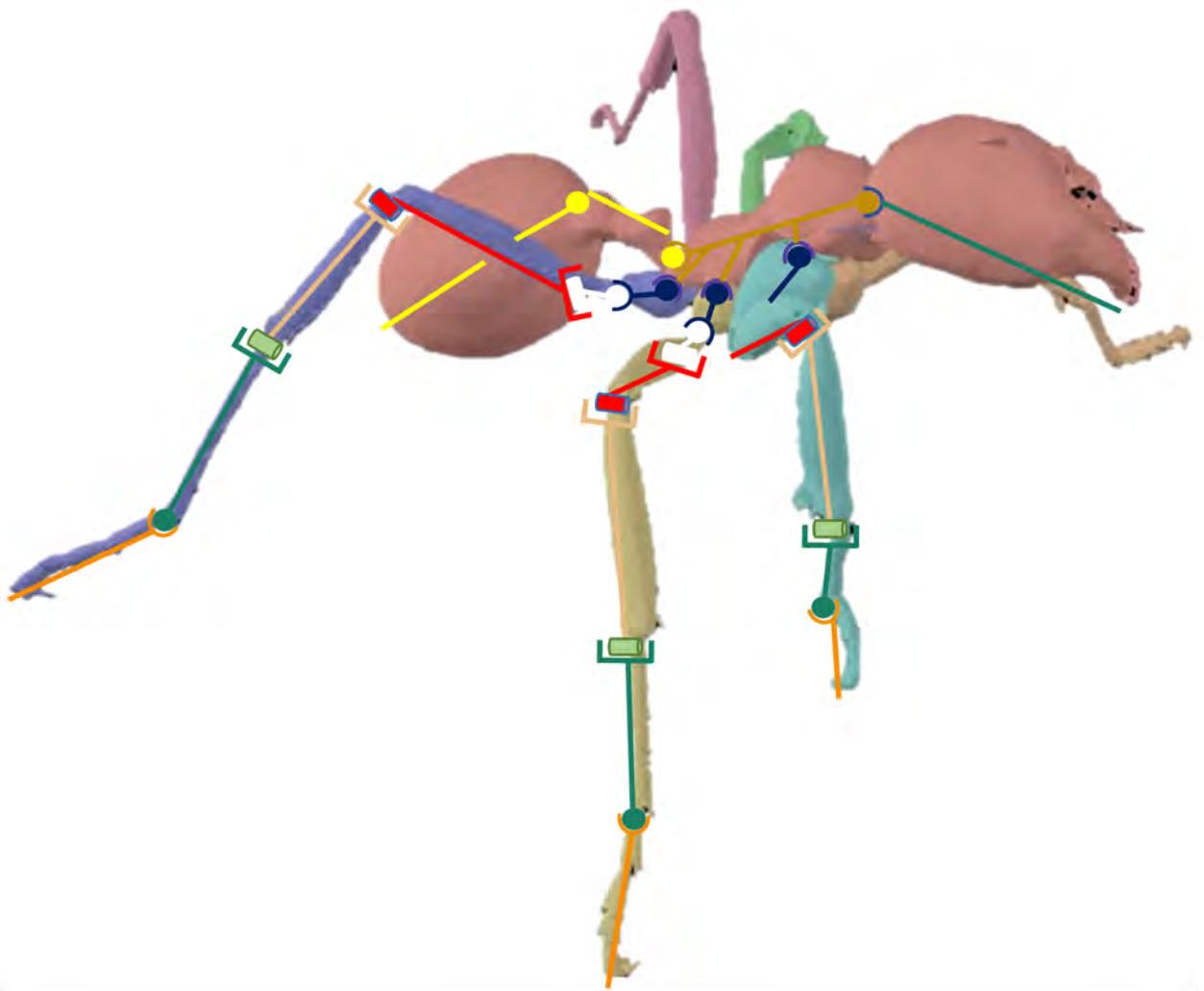
A partir des coordonnées 3D lors d'un déplacement libre, les variations de la position du CoM global et partiel d'une fourmi ont été présentées (sec. 3). La trajectoire du CoM sur l'axe antéro-postérieur (axe x), relativement rectiligne, indique que la fourmi avance sans marquer d'arrêts prolongés sur la plateforme d'enregistrement. Dans la direction latérale (axe y), la position du CoM n'oscille pas autour de zéro, ce qui suggère que la fourmi dévie de sa direction initiale. Enfin, la position verticale du CoM (axe z) montre des oscillations avec des amplitudes qui peuvent être relativement importantes, ce qui suggère que la position du CoM oscille au cours du cycle de marche. Bien que les variations dans la position du CoM semble en accord avec ce que l'on voit sur la vidéo, ces conclusions mériteraient d'être affinées par une meilleure estimation du centre de masse et de la masse de chacun des segments.

Pour aller plus loin on pourrait aussi calculer la vitesse et l'accélération du CoM. Ceci permettrait en effet d'estimer les performances locomotrices des fourmis, en calculant le travail mécanique du centre de masse. Pour cela, il faudrait dans un premier temps calculer l'énergie mécanique comme la somme de l'énergie cinétique et potentielle, puis quantifier ensuite les transferts d'énergies au CoM du corps des fourmis en utilisant la variable Percentage Recovery (PR) proposée par Cavagna et al. (1976) et étudiée par Merienne et al. (2021). Ce paramètre reflète le comportement pendulaire du CoM d'un organisme en quantifiant la part d'énergie potentielle transformée en énergie cinétique. Plus la valeur du PR est élevée, plus la part d'énergie potentielle transformée en énergie cinétique est importante, indiquant que la cinétique du CoM se rapproche du modèle du pendule inversé qui

correspond à un optimum dans l'efficacité de la locomotion.

Les angles d'orientation calculés dans cette étude, représentent essentiellement une séquence de Cardan-Euler décrivant les rotations de chaque axe de chaque LCS avec une séquence ZXY pour correspondre à l'axe suivant. Cette méthode est largement utilisée dans les études de cinématique humaine (Colyer et al., 2018; Robertson et al., 2014) et il a été démontré qu'elle est plus performante que l'estimation des positions sans marqueur, en particulier pour les rotations autour de l'axe longitudinal des segments (Ceseracciu et al., 2014; Colyer et al., 2018). Bien que cette méthode permette de construire un LCS pour chaque articulation, des repères anatomiques clairs et distincts sur chaque segment sont nécessaires pour définir toutes les angulations. Ceux-ci peuvent ne pas exister ou, dans le cas de la fourmi, ne peuvent pas être distingués sur les enregistrements vidéo actuels en raison d'un grossissement optique limité. Ainsi les calculs des rotations internes et externes des articulations restent un point qui pourrait être amélioré. On pourrait imaginer un dispositif expérimental se basant sur notre système, mais possédant deux caméras superposées afin d'avoir un effet loupe sur les articulations et de pouvoir visualiser le troisième point manquant. De plus, même si les angles de Cardan-Euler sont largement utilisés dans les études cinématiques, certaines études suggèrent qu'ils ne sont pas uniques mais peuvent varier significativement selon la séquence de rotation des axes utilisée pour leur calcul (Crawford et al., 1996, 1999; Woltring, 1991). Par conséquent, on peut se demander si les angles d'Euler-Cardan représentent la réalité du mouvement des membres ou simplement une trajectoire de mouvement équivalente (Crawford et al., 1999). Pour vérifier cela il serait intéressant, de vérifier sur un grand jeu de données la concordance des valeurs obtenues avec celles obtenues par simulation lors de cinématique inverse (cf partie V).





## **Cinquième partie**

### **Vers un modèle musculo-exosquelettique de transport de charge**

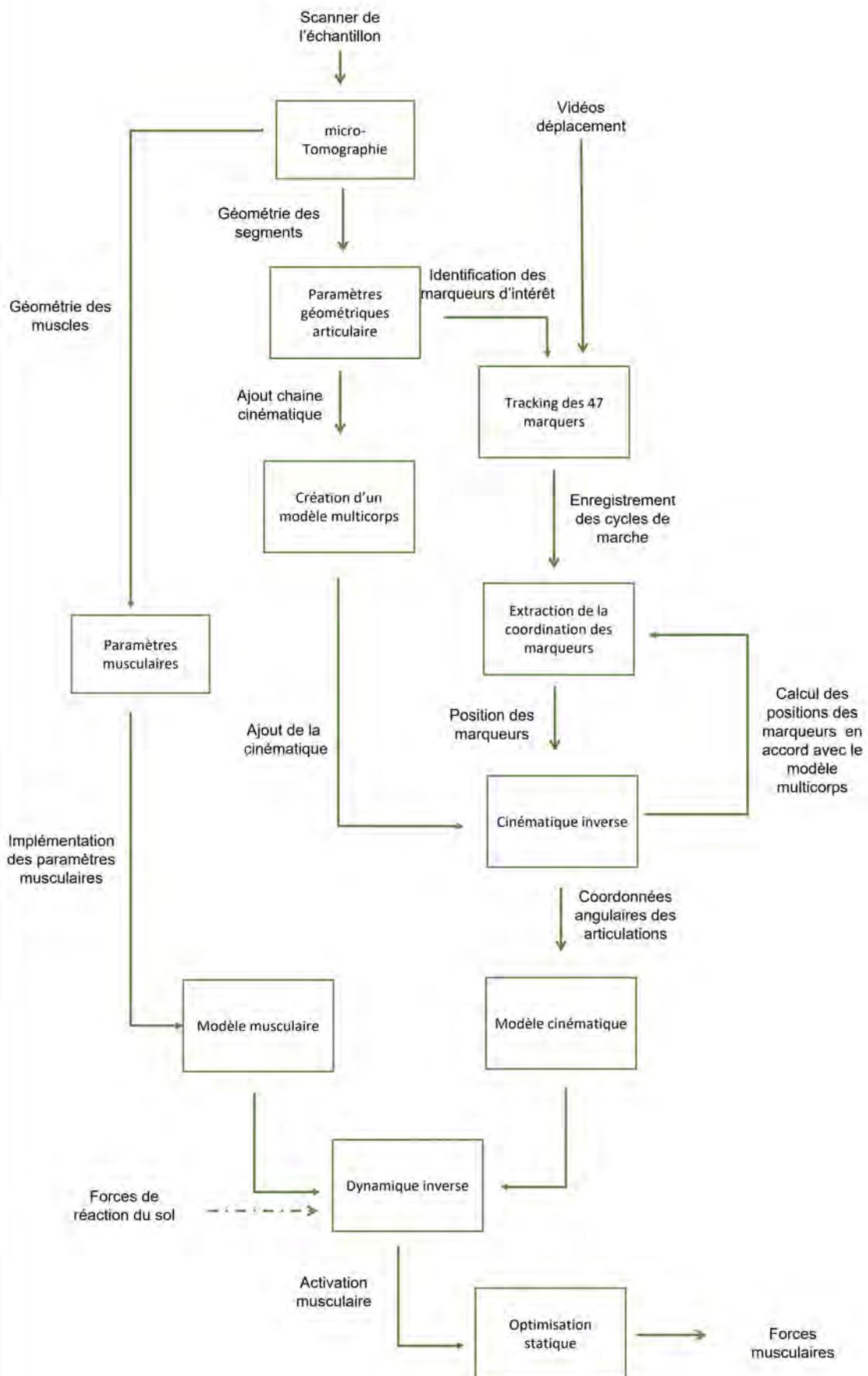


FIGURE 26 – Procédure de création d'un modèle musculosquelettique.

# 1 Contexte

Cette partie se décompose en deux axes :

Le premier axe se concentre sur la création d'un modèle numérique 3D de *M.barbarus* se basant à la fois sur des données morphométriques externes et sur de la cinématique 3D. Cet axe propose une méthode d'évaluation des incertitudes en accord avec les donnée d'entrées du modèle.

Le deuxième axe se penche sur une méthode de calcul des paramètres nécessaires à l'implémentation des données musculaires dans le modèle Opensim.

Avant cela, il a fallu recueillir des paramètres anatomiques (segments corporels, organisation des segments, définition des centres articulaires, degrés de liberté des segments, points anatomiques d'intérêt pour le suivi cinématique des segments et définition des matrices d'inertie, surface de contact, volume, position, force isométrique maximale), dans le but d'alimenter un modèle numérique musculo-exosquelettique de *M.barbarus*.

## 2 Informations complémentaires sur les méthodes utilisées

### 2.1 Définitions

Action mécanique : toute cause susceptible de maintenir un corps au repos, ou de mettre un corps en mouvement ou de déformer un corps.

Force : quantité vectorielle définie par un point d'application, une direction, un sens et une intensité exprimée en Newtons : elle a tendance à créer des mouvements de translation.

Moments (ou couples de forces) créent des mouvements de rotation autour d'un centre articulaire.

Principe fondamental de la dynamique : pour tout objet en mouvement par rapport à un référentiel R, la résultante des forces appliquées sur un solide (S) est égale au produit de sa masse par l'accélération de son centre de gravité.

Bras de levier : dans un système mécanique correspond à un avantage de force ou à un avantage dans les déplacements . Au niveau d'une articulation, le bras de levier correspond à un point d'appui, un système de force musculaire ou un bras de levier.

Avantage mécanique : permet le maintien de l'équilibre qui passe par exercer une force musculaire inférieure à la force de résistance

Avantage cinématique : la faible vitesse de raccourcissement au niveau du muscle provoque une vitesse tangentielle importante à l'extrémité du segment.

Moment d'inertie : d'un objet S en un point P est la distribution de la masse de l'objet S par rapport au point P ; il dépend en chaque point de la forme de l'objet. Il quantifie la résistance au mouvement angulaire et dépend de la masse, de la répartition de la masse et du centre de rotation.

Centre de masse (ou point d'équilibre) : concept permettant de simplifier l'analyse biomécanique où l'on considère que la masse entière d'un corps est rassemblée en un point

### 2.2 Implémentation du modèle cinématique

#### 2.2.1 Données d'entrée nécessaires à la création d'un modèle multicorps

Pour simuler le déplacement et l'activité musculaire de la fourmi *M. barbarus* grâce à un modèle musculo-exosquelettique, nous avons utilisé le logiciel open-source, OpenSim (v 4.5). Opensim est

un logiciel de simulation initialement utilisé pour l'étude de la locomotion humaine mais qui permet aussi de créer des modèles personnalisés pour des organismes non humains, en implémentant des paramètres afin de simuler leurs mouvements (Seth et al., 2018). OpenSim utilise des modèles de déplacements de corps rigide et de muscles, tels que le modèle de Hill, pour simuler la force produite par chaque muscle au cours du déplacement.

Pour créer ce modèle, le mouvement et les structures internes et externes relevées sur un même individu doivent normalement être utilisées. Néanmoins, pour des raisons logistiques deux ouvrières média de *M. barbarus* ont été utilisées selon la méthode expliquée en partie 2.3.5.3. Le spécimen 1 (CASENT0790283) a été utilisé pour fournir les données morphologiques 3D à partir d'un scanner micro-CT en 2020 (section III). Le spécimen 2 a été utilisé pour acquérir les données cinématiques. Ces données ont été utilisées pour mettre à l'échelle le modèle et exécuter une simulation cinématique inverse (partie 2.3.5.3).

## **2.2.2 Modèle multicorps et extraction des paramètres géométriques articulaires**

Un modèle cinématique multicorps (section III) d'une ouvrière média de *M. barbarus* a été créé à l'aide d'Opensim Creator (v 0.5.11) avant d'être exporté au format OpenSim. Le modèle était composé de 39 segments et 39 articulations avec 70 Degrés de libertés (DOF). Les segments ont été considérés comme des corps rigides et les articulations entre les segments comme des éléments sans friction. Les articulations sont de deux types : pivot et rotule (Blanke et al., 2017). La définition du type articulaire a été réalisée sur la base de la littérature et de données morphométriques des segments (Richter, 2022; Beutel et al., 2014).

Pour définir une articulation rotule, le centre d'une sphère ajustée à la surface articulaire a été considéré comme le centre de rotation de l'articulation. Les articulations pivot ont pour leur part été définies par un axe représentant la ligne passant par le centre de deux sphères ajustées aux condyles de l'articulation (Fig.2 sec. 2.3.5.3). L'amplitude de mouvement de chacune des articulations a été limitée à des valeurs correspondant à l'amplitude de mouvement maximale avant collision des segments. Enfin, pour concorder avec la précision du mouvement obtenu dans la cinématique, la rotation interne des tarses de chaque patte a été bloquée pour ne former qu'un segment. Un ensemble de 47 marqueurs virtuels a ensuite été placé sur le modèle suivant les repères anatomiques définis pour l'étude cinématique (Fig. 23).

### **2.2.3 Mise à l'échelle du modèle et analyse cinématique inverse**

A l'aide des coordonnées spatiales des repères anatomiques et d'OpenSim, une procédure de mise à l'échelle a été effectuée afin d'adapter le modèle (créé à partir de la morphologie du spécimen 1) à la morphologie du spécimen 2. Des simulations de cinématiques inverses ont également été réalisées avec OpenSim afin de recalculer la position des marqueurs cinématiques en fonction des marqueurs anatomiques. Les angles articulaires ainsi que les erreurs quadratiques moyennes (RMSE) ont été obtenus à partir de ces simulations.

### **2.2.4 Analyse de sensibilité du modèle à la variabilité des données expérimentales**

Afin d'évaluer l'impact de la variabilité des données expérimentales sur les angles articulaires, deux simulations Monte-Carlo (MC) ont été réalisées. Pour la première simulation, la position des marqueurs du modèle a été perturbée de manière aléatoire, simulant les variations liées au processus de mesure cinématique. L'ampleur des variations introduites dans les marqueurs a été choisie pour correspondre à la valeur de résolution du dispositif utilisé : 0,4 mm (Fig 21). Nous avons supposé pour cela que les variations étaient les mêmes selon les 3 dimensions du volume de mesure.

Dans la deuxième simulation MC, les paramètres géométriques articulaires (localisation et orientation) ont été perturbés, simulant des variations dans le traitement et l'identification des surfaces articulaires. Afin de définir l'ampleur des variations (translation et rotation) introduites dans les paramètres géométriques articulaires, plusieurs procédures d'identification des surfaces articulaires ont été réalisées. Cela a permis de déterminer une zone d'incertitude cylindrique autour des articulations pivot et une zone d'incertitude sphérique autour des articulations rotule. Nous avons considéré que le rayon des zones d'incertitude cylindrique et sphérique était le même pour toutes les articulations et égal à 0,2 mm.

Ces simulations MC ont été implémentées et exécutées au moyen de l'API d'OpenSim. Afin de ne pas sous-estimer l'effet de la variabilité des données, nous avons supposé que les valeurs aléatoires avaient une distribution uniforme. Un total 1100 itérations ont été réalisées pour chaque simulation.

Les valeurs moyennes des angles articulaires à chaque pas de temps ont été calculées à partir des résultats obtenus. La gamme de valeurs possibles a été définie comme étant égale à deux fois l'écart-type. La sensibilité des prédictions du modèle concernant la variabilité des données expérimentales a été définie comme le rapport signal sur bruit (SNR) des angles articulaires pendant la marche. Celui-ci a été calculé comme l'amplitude du signal divisée par l'intervalle de couverture maximal de

l'angle articulaire pendant la marche.

## 2.3 Implémentation du modèle musculaire

### 2.3.1 Segmentation de la tête

Pour pouvoir estimer la force isométrique maximale produite par le muscle nous avons utilisé des données de forces mandibulaires de *M.barbarus* issues de Püffel et al. (2021). Nous avons récupéré à partir des scans de notre individu des données volumétriques de la cuticule, de l'hémolymphe et du muscle mandibulaire de la tête nous permettant de calculer ce paramètre.

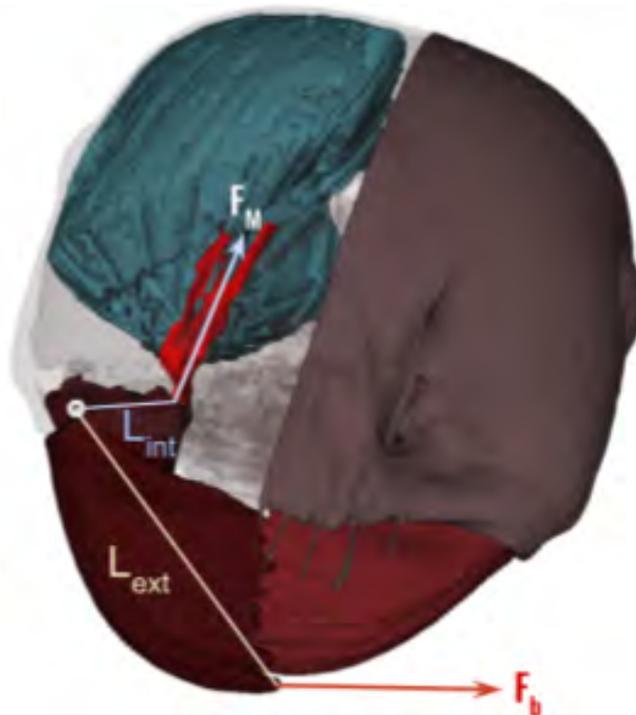


FIGURE 27 – Reconstruction 3D de la tête de *M.barbarus*. La contraction du muscle de fermeture (bleu) produit une force  $F_M$  transmise par l'apodème (rouge) et produit une rotation de la mandibule.

Une segmentation semi-automatique de la cuticule de la tête, du muscle de fermeture de la mandibule et l'apodème (reliant le muscle mandibulaire à la cuticule des mandibules) a été faite par seuillage pour estimer la masse de la tête et calculer le CoM. Chaque voxel pouvait représenter l'une de ces trois structures car dans les scans elles présentaient des niveaux de gris similaires. Les voxels dont la valeur était inférieure au seuillage précédent ont été attribués à l'hémolymphe. Lors de l'estimation de la position du centre de gravité, les antennes de la fourmi n'ont pas été prises en compte en raison de leur asymétrie dans le scanner.

Pour déterminer le volume occupé spécifiquement par la cuticule de la tête nous avons segmenté manuellement l'apodème et la cuticule de la mandibule en raison de leur forme complexe et du faible contraste avec les structures musculaires. Nous avons segmenté le muscle mandibulaire sur

l'ensemble du scan, toutes les 5 images. Nous avons ensuite soustrait ces formes au bloc (muscle-cuticule-apodèmes) pour obtenir la cuticule de la tête. Le volume total de la tête a été calculé sur la base de la densité massique de la cuticule  $1,3 \text{ kg.m}^{-3}$  (Vincent and Wegst, 2004), des muscles  $1.0597 \text{ kg.m}^{-3}$  (Ward and Lieber, 2005), et de l'hémolymphe  $1.02 \text{ g.ml}^{-1}$  (Kenny et al., 2018).

### 2.3.2 Points d'insertion des muscles : paramètres musculaires

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés au transport de charge chez les fourmis. Pour ce faire, le modèle musculaire que nous avons implémenté comporte les muscles du thorax en lien avec le soutien et le maintien de la tête, à savoir *ldlm1*, *ldvm9*, *ltpm1*, *ltpm2*, *lvlm3* (section 3).

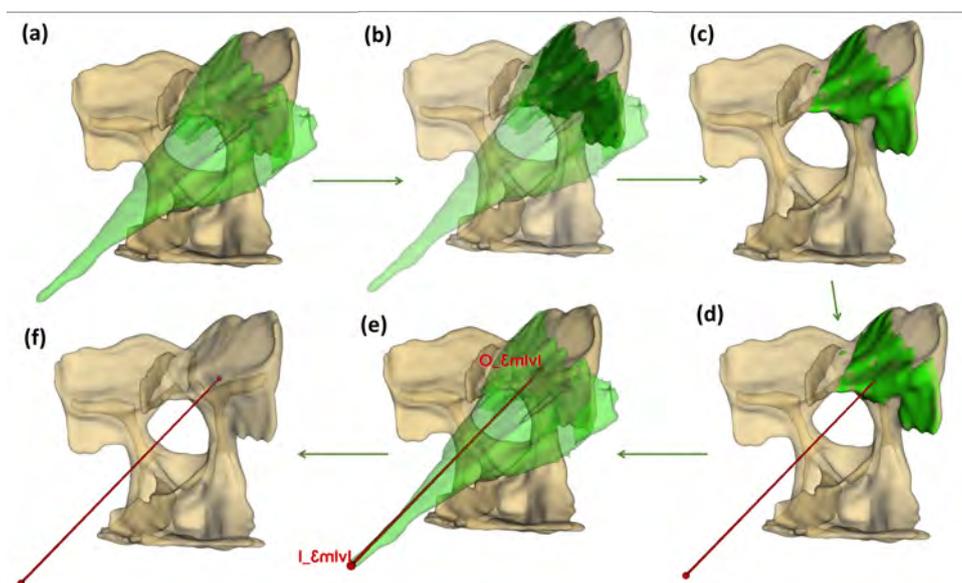


FIGURE 28 – Procédure d'obtention des coordonnées des Origines et Insertions des muscles. (a) Muscle et surface de contact (ici *lvlm3* et *profurca*). (b) Le muscle à été agrandi de 2 voxels ce qui permet de rogner la surface de la *profurca*. (c) On soustrait la *profurca* originale à la *profurca* rognée pour obtenir la surface de contact du muscle. (d et e) On calcule le barycentre de la surface de contact (origine du muscle) et on place le point d'insertion du muscle. (f) On retire du logiciel les coordonnées des points d'intérêt.

Pour implémenter les muscles dans le modèle cinématique, nous avons simplifié les muscles par un segment de droite reliant deux points retraçant leur force d'action. Chez les insectes, l'insertion d'un muscle est attachée à la partie mobile de l'articulation, souvent la partie la plus fine du muscle chez les fourmis. L'origine du muscle quant à elle est généralement associée à la partie fixe d'une articulation, généralement une surface correspondant à l'endroit où le muscle prend naissance.

Pour obtenir les coordonnées des points d'insertion et les origines de ces muscles, nous devons renseigner les surfaces de contact entre les muscles et les structures associées. Le point d'insertion des muscles a été placé directement sur les reconstructions 3D issues des scans. L'utilisation de surfaces de contact a permis de simplifier le muscle tout en tenant compte de la pénétration musculaire (David et al., 2016). Pour cela, nous avons considéré chaque muscle comme une unité à part entière. Pour

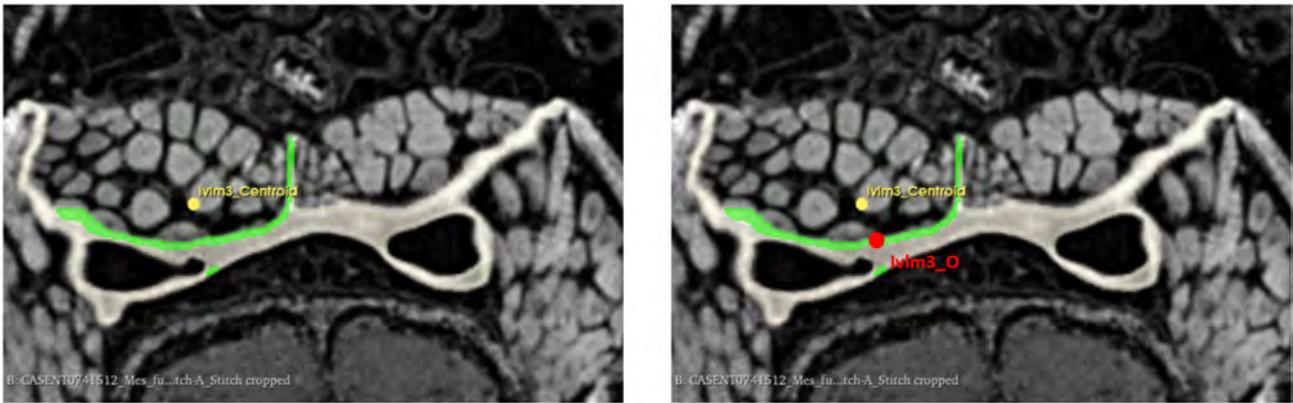


FIGURE 29 – Position du centroïde de la surface représentant le muscle lvm3 et de l'origine du point après avoir tracé la ligne d'action du muscle.

l'origine du muscle, nous avons calculé le barycentre de la surface de contact des différentes fibres du muscle et nous avons considéré qu'il correspondait au point d'attache du muscle.

En pratique, nous avons augmenté arbitrairement le volume de chacun des muscles de 1 à 2 voxels pour rogner la structure en contact avec la surface du muscle d'intérêt (Fig. 28 b). Ensuite, la structure en contact est soustraite de la structure originale, permettant ainsi de déterminer la zone d'attache musculaire (Fig. 28 c). Puis, nous avons calculé le barycentre (centroïde) de la surface d'attache et nous l'avons considéré comme l'origine du muscle. En raison des formes complexes des surfaces de contact (Fig. 28 f), le barycentre ne se situe pas toujours sur la surface d'attache du muscle, particulièrement pour les surfaces concaves (Fig. 29). Pour se rapprocher le plus possible de la morphologie du muscle, nous avons prolongé la ligne d'action entre le point d'origine et le point d'insertion du muscle calculé précédemment, puis, nous avons replacé l'origine du muscle d'intérêt en contact avec la surface correspondante.

### 2.3.3 Repère scan vs repère modèle

Comme il est difficile de contrôler la position de l'échantillon à l'intérieur du tomographe, les images doivent être réorientées pour aligner l'échantillon avec les axes définis pour le modèle. Les coordonnées de chaque point exprimé dans le repère du scan RAS (Right-Anterior-Superior) peuvent être replacées dans le repère du modèle en les transformant en coordonnées XYZ (où l'axe X est orienté de gauche à droite, l'axe Y de l'avant vers l'arrière, et l'axe Z de bas en haut).

Pour optimiser le traitement des images par 3D Slicer, les images contenant le thorax ont été isolées, réorientées selon les plans anatomiques, puis mises à l'échelle en spécifiant la taille des voxels (0.0057mm). Ceci permet de définir le repère dans lequel les coordonnées des points d'attache ont été exprimées. Le modèle multicorps de *Messor barbarus* (Arroyave-Tobon et al.,

2022) a été créé à partir d'une segmentation des structures externes de la même fourmi, sans transformation de volume ni changement d'échelle (référentiel du tomographe) et par seuillage avec ITK-SNAP (logiciel d'imagerie biomédicale, similaire à 3D Slicer). Le système de référence ainsi que les paramètres géométriques des segments ont été définis avec un logiciel de conception assisté par ordinateur (CAO) : 3D Expérience, (Dassault Systèmes).

Pour définir les positions des points d'attache dans le système de référence du modèle, il a fallu trouver la transformation linéaire (translation, rotation, mise à l'échelle) adéquate entre le référentiel du tomographe et le référentiel défini lors de la segmentation des muscles du thorax. Tout d'abord, les deux segmentations ont été mises à la même échelle (1 : 1) et centrées sur la même origine avec 3D Slicer. Ensuite, les deux segmentations du thorax ont été superposées par translation et rotation du thorax avec les muscles, permettant ainsi de générer une matrice de transformation. Les points d'attache calculés précédemment ont été recalculés pour correspondre au référentiel du modèle. Ces coordonnées ont été utilisées pour placer les marqueurs des origines et des insertions musculaires dans le modèle avec OpenSim Creator (v 0.5.11).

### 2.3.4 Modélisation des muscles

Pour simuler l'activité des muscles nous avons exporté les points définissant la ligne d'action des forces musculaires des muscles de *M.barbarus*. Dans Opensim, la modélisation des forces musculaires a été faite avec un modèle de muscle avec tendon rigide ('RigidTendonMuscle') se basant sur les relations force-longueur-vitesse du modèle de Hill en considérant le tendon comme un corps rigide.

Le modèle choisi permet de réduire significativement le nombre de paramètres considérés sans diminuer fortement la précision (Lamas et al., 2022). Ce modèle comporte les 5 paramètres suivants :

- La longueur optimale des fibres ( $l_0$ ) : la longueur de la fibre musculaire où est générée une force isométrique maximale (Infantolino et al., 2010).
- La longueur du tendon lorsque le muscle est au repos ( $l_T$ ).
- L'angle de pennation à la longueur optimale ( $\alpha$ ) : c'est l'angle entre les fibres musculaires et la ligne d'action du muscle (Gans and Bock, 1965).
- La force isométrique maximale ( $F_{iso}^{max}$ ) : la force maximale que le muscle peut générer lorsqu'il est à sa longueur optimale et se contracte de manière isométrique (sans changement de longueur).
- La vitesse de contraction musculaire maximale ( $v$ ).

Les paramètres géométriques  $l_0$ ,  $l_T$  et  $\alpha$  ont été estimés à partir de données morphologiques de *M.barbarus* issus des scanners.

## 2.3.5 Paramètres musculaires

### 2.3.5.1 Longueur des fibres et longueur des tendons

La mesure de la longueur des fibres ( $l_f$ ) a été effectuée à l'aide des outils de 3D Slicer. La longueur d'une fibre est définie comme la distance entre l'origine de la fibre sur la structure d'attache (cuticule ou furca) et le point d'insertion de la fibre au niveau du tendon. La longueur d'un muscle ( $l_M$ ) a été déterminée comme la longueur moyenne de 10 à 15 fibres par muscle selon la procédure de Katzke et al. (2022).

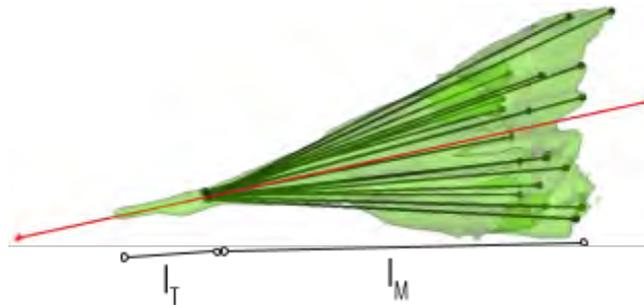


FIGURE 30 – Mesure des longueurs des fibres et du tendon. L'angle de pennation se forme entre les lignes des fibres et la ligne d'action (rouge).

Cependant, la tête de la fourmi utilisée pour cette étude était dirigée vers le bas, ce qui pouvait induire un étirement des muscles élévateurs. Pour pallier ce problème, la longueur ( $l_M$ ) de chaque muscle a été corrigée en repositionnant la tête et le thorax de la fourmi modélisée en se basant avec l'angle mesurée sur des vidéos de locomotion de *M. barbarus* issues de Merienne et al. (2020). L'angulation de la tête a été mesurée à l'aide d'un logiciel open-source d'analyse de mouvement, Kinovea (v. 0.9.5). Nous avons recalculé la distance entre les points d'attache du muscle sur Opensim, après avoir positionné la tête de la fourmi dans la même configuration que la vidéo.

De la même façon, nous avons estimé la longueur des fibres à laquelle un muscle générerait une force isométrique maximale à partir de vidéos de fourmis portant une charge. Nous avons sélectionné des *media* de poids similaire en considérant la valeur maximale du ratio entre les masses de la charge transportée et la masse de la fourmi.



FIGURE 31 – Mesure de l'angulation de la tête d'une fourmi non chargée (gauche) ou chargée (droite) sur des images vidéos extraites de Merienne et al. (2020). L'axe vertical est placé au niveau de l'articulation tête-thorax. Le segment représentant la tête (ligne solide) a été défini comme la ligne entre le centre de l'articulation tête-thorax et l'extrémité des mandibules.

En prenant en compte le postulat du tendon rigide avec une longueur constante, la longueur optimale de chaque muscle est calculée comme :

$$l_0 = l_{MT}^{charge} - l_T \quad (4)$$

Les longueurs de l'ensemble muscle-tendon ( $l_{MT}^{charge}$ ) ont été calculées par la distance euclidienne entre les coordonnées des points d'attache pour chaque configuration. La longueur du tendon ( $l_T$ ) a été mesurée sur les scanners.

### 2.3.5.2 Angle de pennation

L'angle de pennation ( $\alpha$ ) a été calculé par le produit scalaire entre les vecteurs représentant les fibres et le vecteur correspondant à la ligne d'action musculaire. L'estimation de l'angle de pennation à la longueur optimale des fibres a été effectuée selon la procédure décrite précédemment.

### 2.3.5.3 Force isométrique maximale

La force isométrique d'un muscle est définie comme la force générée par un muscle contracté sans changement de longueur de ce muscle. La méthode la plus souvent utilisée pour estimer la force isométrique maximale consiste à multiplier l'aire de la section transversale du muscle (PCSA : 'Physiological Cross-Sectional Area') par la tension spécifique du muscle (Bheemreddy et al., 2020; Modenese et al., 2018) :

$$F_{iso}^{max} = PCSA \times \sigma_{max} \quad (5)$$

La PCSA d'un muscle est la surface de la section transversale totale des fibres musculaires qui contribuent à la force contractile. Cette surface peut être calculée comme le rapport entre le volume

du muscle ( $V_m$ ) et la longueur moyenne des fibres ( $l_f$ ) (Martin et al., 2020) :

$$PCSA = \frac{V_m}{l_f} \quad (6)$$

Usuellement, pour calculer la PCSA, l'angle de pennation ( $\alpha$ ) est pris en compte :  $PCSA = \frac{V_m}{l_f} \times \cos \alpha$ . Cependant, dans la littérature, lorsque  $\alpha < 30^\circ$ , l'angle de pennation peut-être négligé sans introduire d'erreur importante (Payne et al., 2006). De plus, comme l'angle de pennation est un paramètre géométrique du muscle et varie lors de la contraction, il n'est pas possible de le mesurer précisément avec nos scanners. Pour ces raisons, l'angle de pennation n'a pas été pris en compte dans le calcul de la PCSA.

La tension spécifique maximale ( $\sigma_{max}$ ) ou stress musculaire (eq. 5) est un paramètre dont les estimations pour les arthropodes varient de près de deux ordres de grandeur (Püffel et al., 2023). Nous avons estimé cette valeur en remaniant l'équation utilisée par Püffel et al. (2023) pour prédire la force des mandibules chez des arthropodes telle que :

$$F_b = \sigma V_m l_f^{-1} \cos \alpha MA \quad (7)$$

La valeur maximale de la tension spécifique a été estimée à partir des données de Rühr et al. (2024) tel que :

$$\sigma_{max} = \frac{F_b^{max} l_f}{V_m \cos \alpha MA} \quad (8)$$

Ces données comportent des valeurs de forces ( $F_b$ ) maximales de morsure exercées par les mandibules de *M. barbarus*. Pour ce faire, nous avons d'abord segmenté les muscles, les mandibules et la cuticule de la tête de notre *M. barbarus*, puis nous avons calculé la ( $F_b$ ) à partir d'une régression linéaire issue des valeurs expérimentales de morsure ( $N = 6$ ,  $R^2 = 0.291$ ).

L'avantage mécanique (MA) a été calculé comme le rapport des bras de levier de l'appareil mandibulaire,  $MA = \frac{L_{int}}{L_{ext}}$ , où  $L_{int}$ , est le bras de levier intérieur (mesuré comme la distance entre le point d'insertion de l'apodème et l'axe de rotation de la mandibule) et  $L_{ext}$ , le bras de levier extérieur défini comme la distance entre l'axe de rotation et le point le plus distant de la mandibule (Fig.33). Enfin, nous avons défini l'axe de rotation de la mandibule passant par les centres des sphères placées

dans les cavités de l'articulation mandibulaire ventrale et l'acétabulum atalaire (Püffel et al., 2023; Richter, 2022).

Par la suite, la valeur de la tension spécifique maximale ( $\sigma_{max}$ ) a été supposée comme constante pour tous les muscles.



# **Kinematic Modeling at the Ant Scale :**

## **Propagation of Model Parameter**

### **Uncertainties**



# Kinematic Modeling at the Ant Scale: Propagation of Model Parameter Uncertainties

Santiago Arroyave-Tobon<sup>1†\*</sup>, Jordan Drapin<sup>2†</sup>, Anton Kaniewski<sup>1</sup>, Jean-Marc Linares<sup>1</sup> and Pierre Moretto<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institut Des Sciences Du Mouvement, Faculté Des Sciences Du Sport, Aix-Marseille Université, CNRS, Marseille, France, <sup>2</sup>Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA), Centre de Biologie Intégrative (CBI), Université de Toulouse, CNRS, UPS, Toulouse, France

## OPEN ACCESS

### Edited by:

John R. Hutchinson,  
Royal Veterinary College,  
United Kingdom

### Reviewed by:

Tom Weihmann,  
Universität zu Köln, Germany  
Toni Wöhrl,  
Friedrich Schiller University Jena,  
Germany

### \*Correspondence:

Santiago Arroyave-Tobon  
santiago.arroyave-tobon@univ-amu.fr

<sup>†</sup>These authors have contributed  
equally to this work and share first  
authorship

### Specialty section:

This article was submitted to  
Biomechanics,  
a section of the journal  
Frontiers in Bioengineering and  
Biotechnology

**Received:** 31 August 2021

**Accepted:** 20 January 2022

**Published:** 01 March 2022

### Citation:

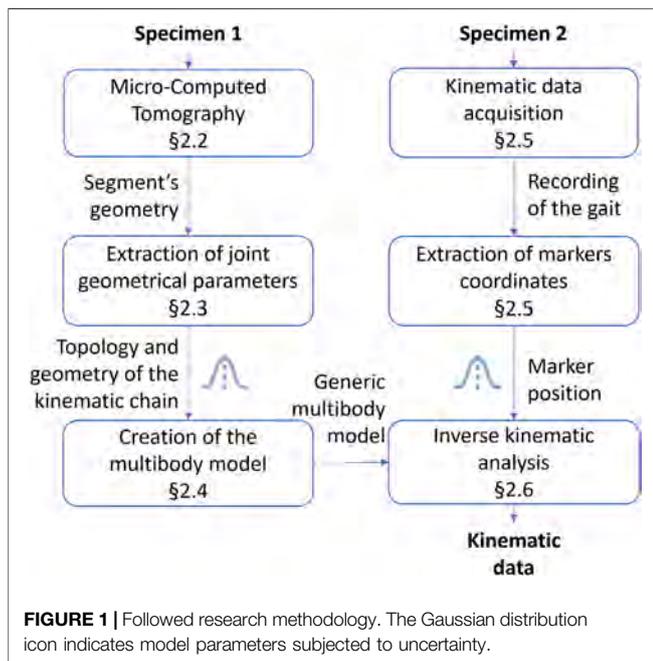
Arroyave-Tobon S, Drapin J,  
Kaniewski A, Linares J-M and  
Moretto P (2022) Kinematic Modeling  
at the Ant Scale: Propagation of Model  
Parameter Uncertainties.  
*Front. Bioeng. Biotechnol.* 10:767914.  
doi: 10.3389/fbioe.2022.767914

Quadrupeds and hexapods are known by their ability to adapt their locomotive patterns to their functions in the environment. Computational modeling of animal movement can help to better understand the emergence of locomotive patterns and their body dynamics. Although considerable progress has been made in this subject in recent years, the strengths and limitations of kinematic simulations at the scale of small moving animals are not well understood. In response to this, this work evaluated the effects of modeling uncertainties on kinematic simulations at small scale. In order to do so, a multibody model of a *Messor barbarus* ant was developed. The model was built from 3D scans coming from X-ray micro-computed tomography. Joint geometrical parameters were estimated from the articular surfaces of the exoskeleton. Kinematic data of a free walking ant was acquired using high-speed synchronized video cameras. Spatial coordinates of 49 virtual markers were used to run inverse kinematics simulations using the OpenSim software. The sensitivity of the model's predictions to joint geometrical parameters and marker position uncertainties was evaluated by means of two Monte Carlo simulations. The developed model was four times more sensitive to perturbations on marker position than those of the joint geometrical parameters. These results are of interest for locomotion studies of small quadrupeds, octopods, and other multi-legged animals.

**Keywords:** multibody, inverse kinematics, ant, motion capture, uncertainty

## 1 INTRODUCTION

Legged locomotion is the most common form of terrestrial animal movement (Christensen et al., 2021). Even if quadrupedal and hexapodal forms of locomotion have evolved independently (Blickhan and Full, 1987), they present similarities. Both quadrupeds and hexapods can adapt their locomotive patterns according to their objective (Hoyt and Taylor, 1981; Nirody, 2021). Like quadrupeds, hexapods exhibit a wide variety of locomotor strategies (Nirody, 2021), e.g., walking, running, and jumping (Musthak Ali et al., 1992) or even swimming (Schultheiss and Guénard, 2021) and gliding hovering (Yanoviak et al., 2005). As some quadrupeds do, insects change smoothly the inter-leg coordination patterns based on their locomotion speed (Ambe et al., 2018). In the metachronous gait (or direct wave gait), hexapods propagate swinging movements from the hind legs to the forelegs, similarly as quadrupeds do in the walking gait (Ambe et al., 2018). In tripod gait, hexapods move their diagonal legs in phases, as quadrupeds do in the trotting gait (Ambe



et al., 2018). These equivalences in the locomotion mechanics generate similar ground reaction force patterns in quadrupeds and hexapods, as demonstrated experimentally by Full et al. (1991). In that study, the authors demonstrated that at constant average speed, cockroaches function as a spring-mass system in which three legs add up to function as one leg of a biped or two legs of a quadruped.

As opposed to bipedal and quadrupedal locomotion, hexapodal locomotion is characterized by its plasticity. For instance, hexapods can adopt quadrupedal or bipedal gaits to increase speed, as has been shown in cockroaches (Full et al., 1991). The bipedal posture adopted when the insect stands up allows for a longer stride length while maintaining the same stride frequency, thus raising the speed. In stick insects, the coordination of the middle legs and hind legs is similar to the typical regular gait of quadrupeds (Grabowska et al., 2012). The emergence of quadrupedal gaits on hexapod robots has also been demonstrated when a sudden fault event occurs to one leg (Yang and Kim, 1998). However, these adaptations deserve further analysis to better understand the plasticity and dynamics of multi-legged gait.

The hexapodal gait has been first described as an alternative tripod gait that ensures high static stability (Hughes, 1952) regardless of the support. Yet studies estimating ground reaction forces demonstrate different functions of the rear, median, and front legs (sustain, propel, push, or drag) (Cruse, 1976; Full et al., 1991; Grabowska et al., 2012; Reinhardt and Blickhan, 2014; Wöhrle et al., 2017). Other studies, dedicated to the effects of the ground substrates or load carried, demonstrated the plasticity of the tripod gait in response to mechanical constraints (Bernadou et al., 2011; Pfeffer et al., 2019; Merienne et al., 2020). These studies suggest that hexapodal gait is more complex than a mere alternating tripod one. Furthermore, the small scale and lack of a precise description

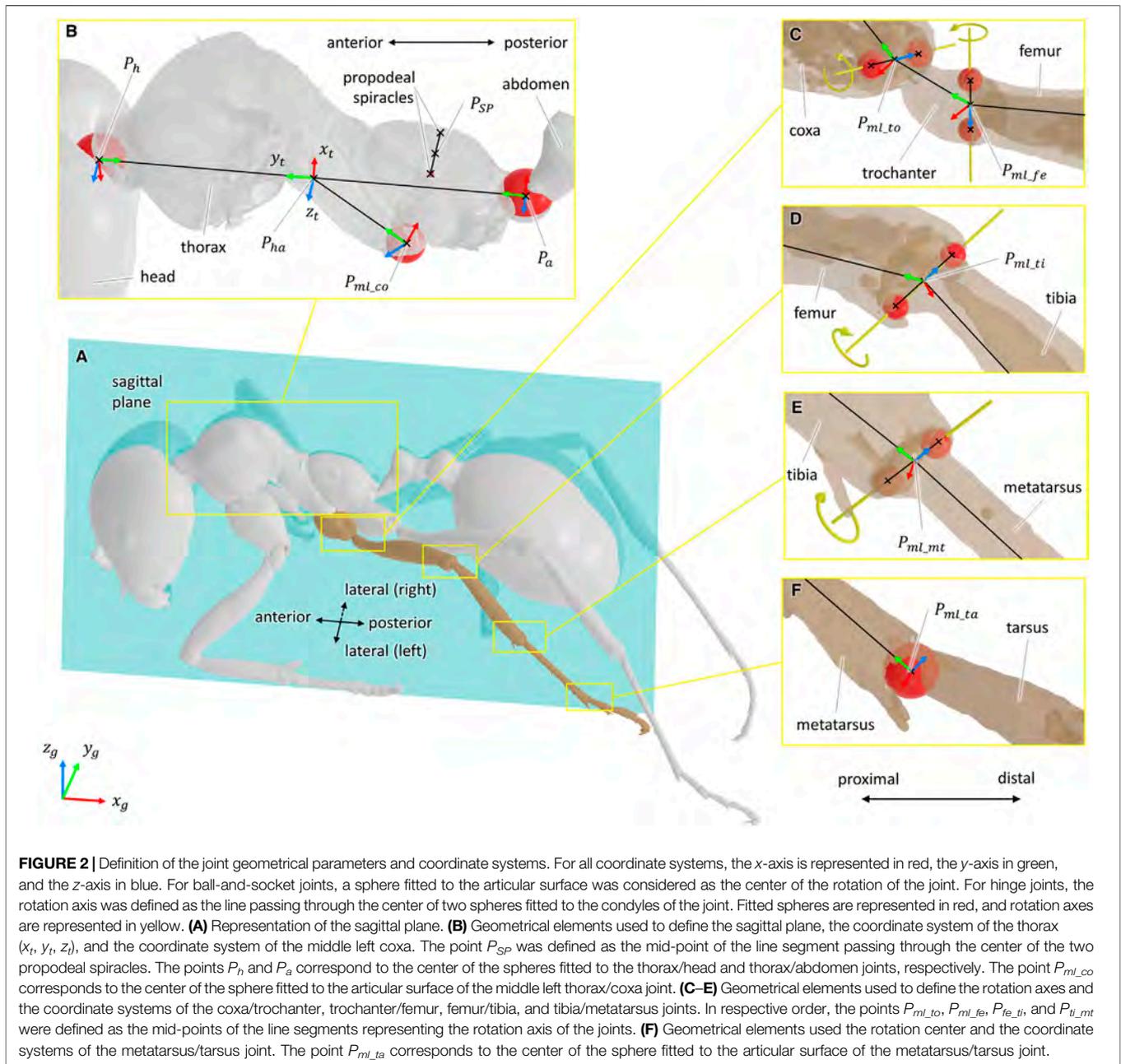
of the architecture of the musculoskeletal system could explain why the hexapodal gait is less documented than the quadrupedal or bipedal gaits.

Learning how insects adapt their locomotion strategies to their environment (motor and neural control), how each body segment moves for a given locomotion strategy (kinematics), and how forces are generated (muscle actuation) and transmitted (joint dynamics) could help answer biological questions and develop engineering applications. For instance, kinematic, dynamic, and motor control data regarding animal locomotion proved indispensable for bio-inspired robotics development. Particularly, some examples of applications include bio-inspired robot architecture (Lu et al., 2018), bio-inspired control strategies for legged robots (Dupeyron et al., 2019; Ouyang et al., 2021), and bio-inspired actuation systems (Ahn et al., 2019), among others.

Computational modeling of animal movement can help us better understand the emergence of locomotive patterns and their mechanics by means of musculoskeletal models. A musculoskeletal model is composed of a kinematic model coupled to a dynamic model. The kinematic model, which represents the skeletal system, is a set of body segments connected by joints (i.e., a multibody system). A dynamic model, which represents the muscular system, is a set of actuators attached to the skeletal system.

The proper development of the kinematic model is essential for predicting later muscle and joint forces (Dunne et al., 2021). In kinematic modeling, constrained inverse kinematics, as opposed to with unconstrained inverse kinematics, leads to a more realistic prediction of joint kinematics. Conversely, unconstrained inverse kinematics, which permits a fast exploitation of experimental data using stick models, can generate unrealistic behaviors, such as a model's body segment changing length (Dunne et al., 2021). This kind of behavior is unsuitable for musculoskeletal simulations. In constrained kinematic modeling, which is conducted using multibody models, the position and orientation of each segment of the kinematic chain are derived from the trajectories of experimental markers. This is done by optimizing procedures that minimize the weighted least-squares distance between experimental markers and the corresponding markers placed on the kinematic model (Lu and O'Connor, 1999). The position and orientation of each segment of the kinematic chain, together with their first-order derivatives, can be used for further muscle and joint force estimation.

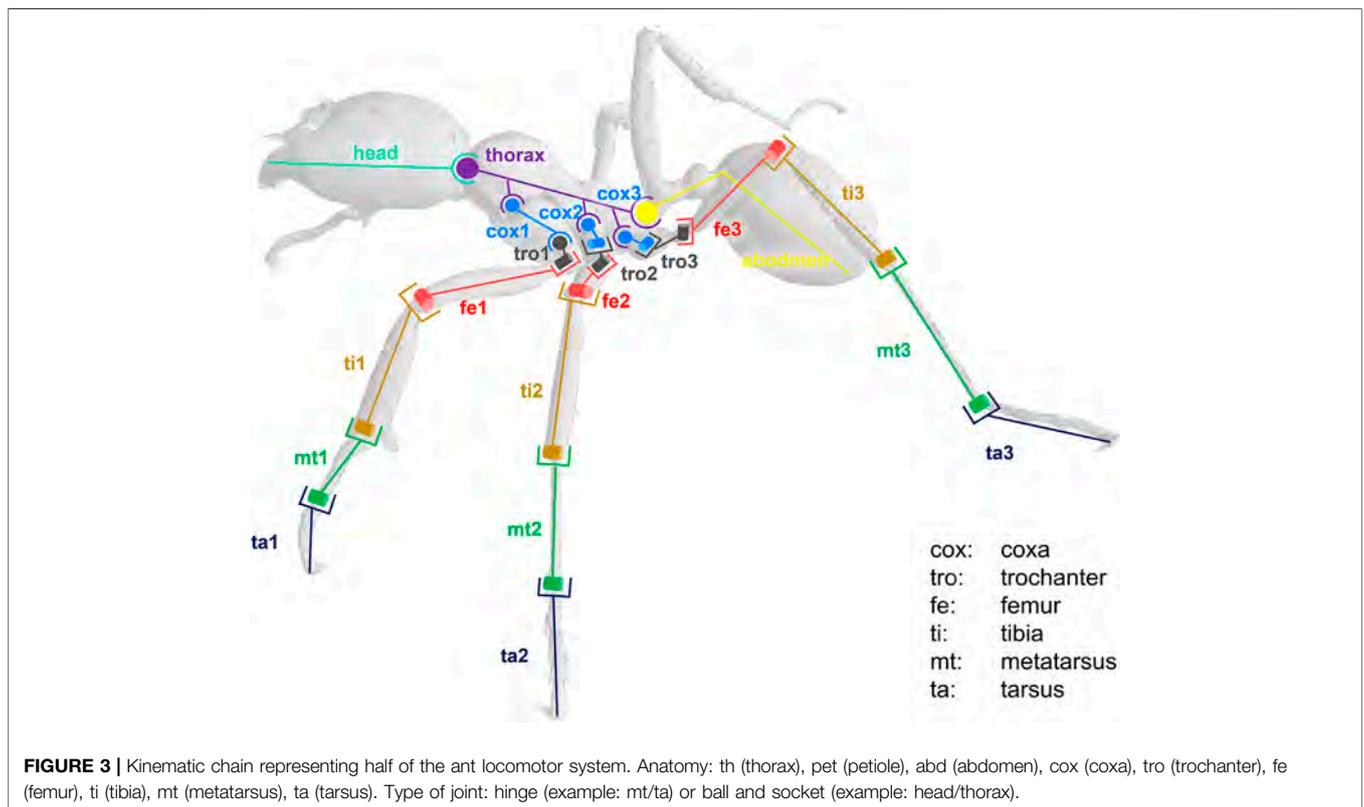
In the case of vertebrates, the development and use of musculoskeletal models are mainly motivated by medical applications (REFS). In the case of insects, motivations are mostly related to biology, ecology, and evolution. Ramdya et al. (2017) developed a multibody model of *Drosophila* to study fast locomotor gaits. Guo et al. (2018) proposed a neuromusculoskeletal model for insects to study control strategies in gait patterns. David et al. (2016) and Blanke et al. (2017) developed musculoskeletal models of the dragonfly's mandible to study bite forces. A kinematic model of stick insects was developed by Theunissen and Dürr (2013). In the case of ants, locomotion studies mostly focus on experimental



procedures. Examples are video-based kinematic analysis (Weihmann and Blickhan, 2009; Moll et al., 2010; Pfeffer et al., 2019), stepping pattern analysis (Zollikofer, 1994), center of mass tracking (Reinhardt and Blickhan, 2014; Merienne et al., 2020; Merienne et al., 2021), quantification of ground reaction forces (Reinhardt et al., 2009; Wöhrle et al., 2017), and mandible forces (Zhang et al., 2020), among others.

Despite the aforementioned examples, the use of musculoskeletal models at the insect scale is not yet widespread, probably due to the technological barriers to acquire experimental data (kinematic, dynamic, and morphometric data). When we compare the relative resolution of motion capture systems vs. the subject size, it can be argued

that motion capture at the human scale is far more accurate than at the insect scale. In human motion analysis using reflective markers, the measuring uncertainty can reach 0.33 mm in a volume of  $5.5 \times 1.2 \times 2.0 \text{ m}^3$  (Eichelberger et al., 2016) (0.0275% in the smallest dimension). Motion analysis by means of physical markers is not easy in small insects. A pattern-matching procedure based on video films is a feasible solution for the moment. With the use of this technique at the small scale, our setup reached, on average, 3% resolution in each dimension of the calibrated volume (including tracking errors and pattern recognition errors). The difficulty with small scales lies in keeping the depth of field of the camera at a reasonable size when zooming in to get a clear whole-body image. This problem



is not encountered in larger subjects because the lenses are far from the objective. Similar difficulties are faced in morphometric data acquisition in small insects, which is required for the definition of joint locations in musculoskeletal modeling. This implies that the effect of uncertainties in musculoskeletal modeling at the insect scale must be considered and evaluated to understand the limits of this tool in locomotion analysis. Estimation of uncertainties in kinematic modeling has been widely addressed at the human scale (see, for example, Groen et al., 2012; El Habachi et al., 2015; Martelli et al., 2015). At the insect scale, however, it is unclear how modeling assumptions affect predicted results in kinematic modeling.

The present work therefore evaluated the effects of modeling assumptions in kinematic analysis at the small insect scale, particularly on a *Messor barbarus* ant. To achieve this objective, (1) a whole-body kinematic model of the *Messor barbarus* ant was developed (Section 2.1), (2) an inverse kinematics simulation of the ant gait was reproduced using the developed model and experimental kinematic data (Section 2.6), and (3) the sensitivity of the predicted results regarding model parameter uncertainties was evaluated (Section 2.7).

## 2 METHODS

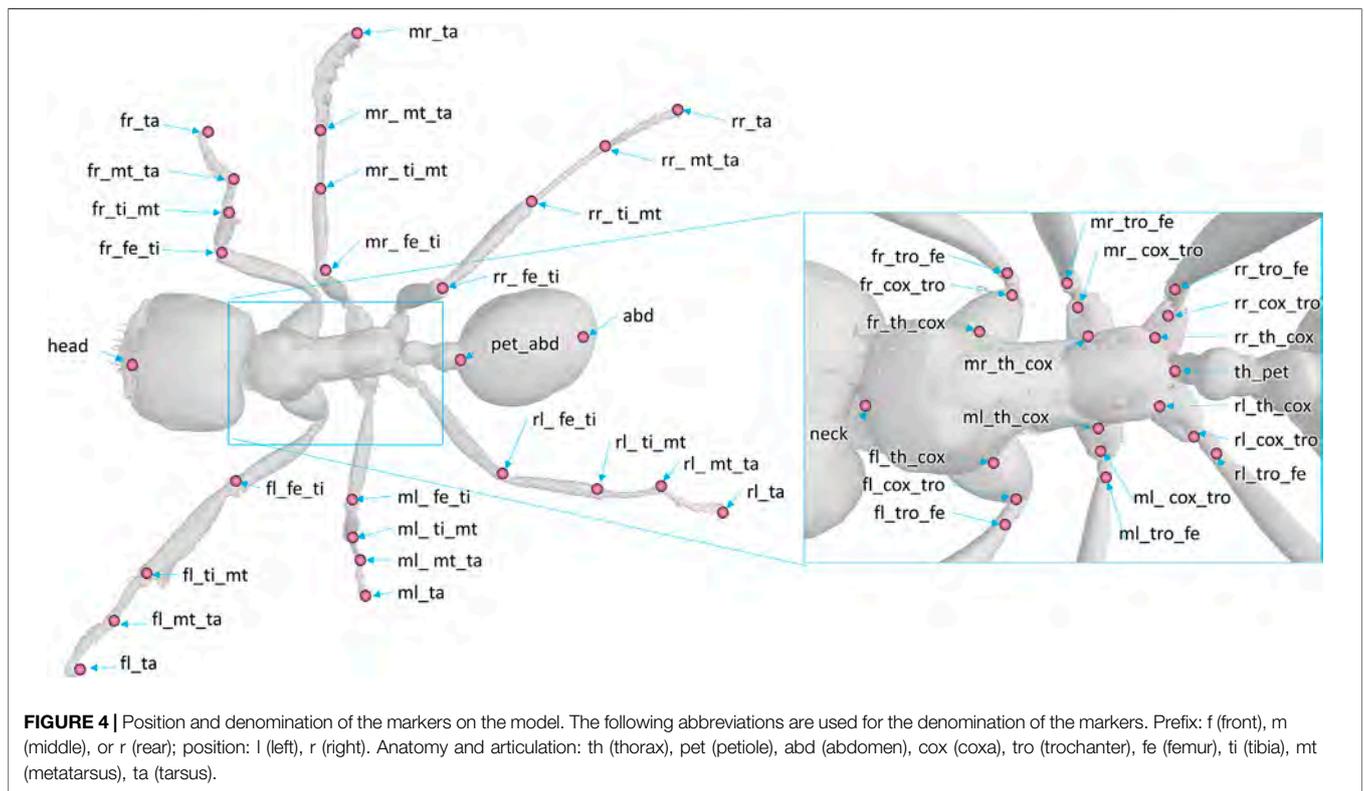
The global research methodology followed in this work is illustrated in Figure 1. Specimens 1 and 2 belong to the

medium-sized caste of the *Messor barbarus* species (more details in Section 2.1). Specimen 1 was used to build a 3D model from micro-computed tomography (Section 2.2). 3D models of body segments were used to extract joint geometrical parameters and to create a multibody model (Section 2.3 and Section 2.4). Specimen 2 was used to acquire experimental kinematic data and to extract marker trajectories (Section 2.5). Experimental kinematic data were used to scale the multibody model and to run an inverse kinematics simulation (Section 2.6). To evaluate the impact of the propagation of model parameter uncertainties on joint angles, two Monte Carlo (MC) simulations were conducted (Section 2.7). Model parameters subjected to uncertainty are represented by a Gaussian distribution icon in Figure 1.

### 2.1 Experimental Model

We used workers from a colony of *Messor barbarus* collected in April 2018 in Saint-Hippolyte (42°78 north; 2°97 east, Pyrénées-Orientales, France). *Messor barbarus* is a seed-collecting ant whose mature colonies can harbor tens of thousands of individuals (Hölldobler and Wilson, 1990). The body mass of the scanned subject was 8.92 mg.

The main colony was kept in a box (L: 50 cm × W: 30 cm × H: 15 cm) with walls coated with Fluon<sup>®</sup> to prevent ants from escaping. The ants could shelter inside nests formed with test tubes (length: 20 cm; diameter: 2.5 cm) covered with opaque paper. They had access to water and a mixture of bird seeds. The experimental room was maintained at a constant



**FIGURE 4 |** Position and denomination of the markers on the model. The following abbreviations are used for the denomination of the markers. Prefix: f (front), m (middle), or r (rear); position: l (left), r (right). Anatomy and articulation: th (thorax), pet (petiole), abd (abdomen), cox (coxa), tro (trochanter), fe (femur), ti (tibia), mt (metatarsus), ta (tarsus).

**TABLE 1 |** Maximum range of motion allowable for each degree of freedom of trunk joints. Values are presented per leg: front, middle, and rear. The same values were used for left and right legs. These values were determined in OpenSim by articulating each degree of freedom of the model until some structures of the joint segments touch each other.

degree of freedom	Maximum allowable range of motion (deg)
thorax/head adduction	75
thorax/head internal rotation	40
thorax/head flexion	120
thorax/abdomen adduction	25
thorax/abdomen internal rotation	60
thorax/abdomen flexion	100

temperature of 26°C (thermometer: TFA Dostmann/Wertheim) and under an artificial photoperiod regime 12 h:12 h (light:dark).

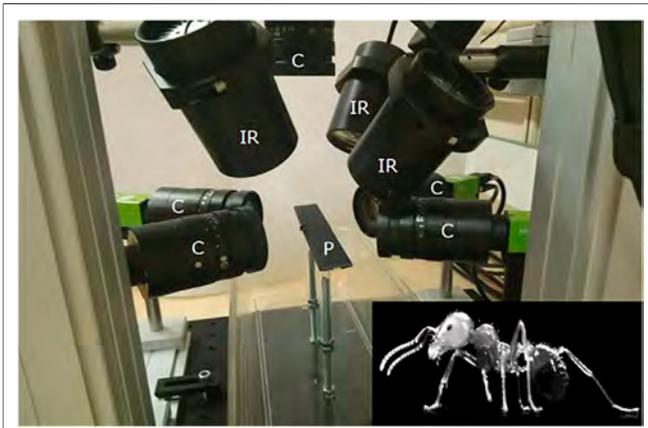
## 2.2 Micro-Computed Tomography

Following the procedure used by Peeters et al. (2020), specimen 1 was stored in 90% ethanol, then stained in a 2 M iodine solution for a minimum of 24 h, and transferred into micro-tubes filled with 99% ethanol. It was then transferred to the Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University (OIST, Japan) to be scanned using micro-computed tomography (μ-CT). This was performed using a Zeiss Xradia 510 Versa 3D X-ray microscope operated by the Zeiss Scout-and-Scan Control System software (version 11.1). A vertical stitching enabled a three-times scanning along a head–trunk–gaster axis,

**TABLE 2 |** Maximum range of motion allowable for each degree of freedom of the leg joints. Values are presented per leg: front, middle, and rear. The same values were used for left and right legs. These values were determined in OpenSim by articulating each degree of freedom of the model until some structures of the joint segment touch. Non-allocated values (NA) correspond to blocked degrees of freedom.

degree of freedom	Front legs (deg)	Middle legs (deg)	Rear legs (deg)
thorax/cox	70	80	110
abduction			
thorax/cox internal	40	55	105
thorax/cox flexion	80	100	105
cox/tro abduction	120	NA	NA
cox/tro internal	165	NA	NA
cox/tro flexion	180	120	130
tro/fe flexion	130	180	120
fe/ti flexion	160	165	190
ti/mt flexion	190	200	175
mt/ta flexion	200	200	240

each with a resolution of 933 × 1,013 × 988 pixels (providing a voxel of 5.7 μm). These scans were compiled to increase the resolution of the whole ant body to 3,159 × 1,013 × 988 pixels. The DICOM images of the μ-CT scan were used to build the 3D models of the body segments. A segmentation was done using ITK-SNAP (version 3.6.0) (Yushkevich et al., 2006) to differentiate the body segments as follows: head, thorax, abdomen, coxa, trochanter, femur, tibia, metatarsus, and tarsus. The four tarsal segments were lumped all into a unique rigid segment called tarsus in this work.



**FIGURE 5 |** Video acquisition system. The experimental setup was composed of a wide walkway where the ant walked through and was captured by five cameras. C: cameras, IR: infrared spots, P: 250 × 20 mm wide walkway.

## 2.3 Extraction of Joint Geometrical Parameters

Defining the types of joints was done from both literature and morphometric data (Liu et al., 2019). From the 3D models of the body segments, joint geometrical parameters were estimated from the articular surfaces of the exoskeleton using a CAD software (3D EXPERIENCE, Dassault Systèmes, France). For ball-and-socket joints, the center of a sphere fitted to the articular surface was considered as the center of rotation of the joint (see **Figures 2B,F**). For hinge joints, the rotation axis was defined as the line passing through the center of two spheres fitted to the condyles of the joint (see **Figures 2C–E**). The procedure to determine joint geometrical parameter was also used in insect biomechanical modeling by Blanke et al. (2017). Because of low perceived motion and to facilitate the convergence of the inverse kinematics algorithm, the internal rotation of the metatarsus of each leg was not considered [it was assumed as a blocked degree of freedom (DOF)].

## 2.4 Creation of the Multibody Model

A multibody model was created, representing the whole-body locomotor system of the *Messor barbarus*.

According to the recommendations of the ISB (Wu et al., 2002, 2005), a coordinate system was defined for each body segment and for the ground. All coordinate systems were defined as right-handed and orthogonal, as follows (see **Figure 2**):

- Definition of the sagittal plane: plane perpendicular to the line passing through the center of two spheres fitted to the propodeal spiracles and containing the point  $P_{SP}$ . Point  $P_{SP}$  was defined as the mid-point of the line segment defined by the two propodeal spiracles, see **Figure 2B**.
- Global coordinate system ( $x_g, y_g, z_g$ ): The  $z_g$ -axis points upward, parallel to the field of gravity. The  $x_g$ -axis points in the direction opposite the direction of travel. The  $y_g$ -axis was defined as the common axis perpendicular to  $x_g$ - and  $z_g$ -axes.
- Thorax coordinate system ( $x_t, y_t, z_t$ ): the origin of this coordinate system was defined as the mid-point of the

line segment passing through the center of the spheres fitted to the thorax/neck joint and thorax/abdomen joints, points  $P_h$  and  $P_a$  in **Figure 2B**, respectively. The  $y_t$ -axis was defined parallel to the line segment  $P_hP_a$  and pointing anteriorly. The  $x_t$ -axis was defined as the common axis perpendicular to the normal vector of the sagittal plane and to  $y_t$ . The  $z_t$ -axis was defined as the common axis perpendicular to  $x_t$ - and  $y_t$ -axes.

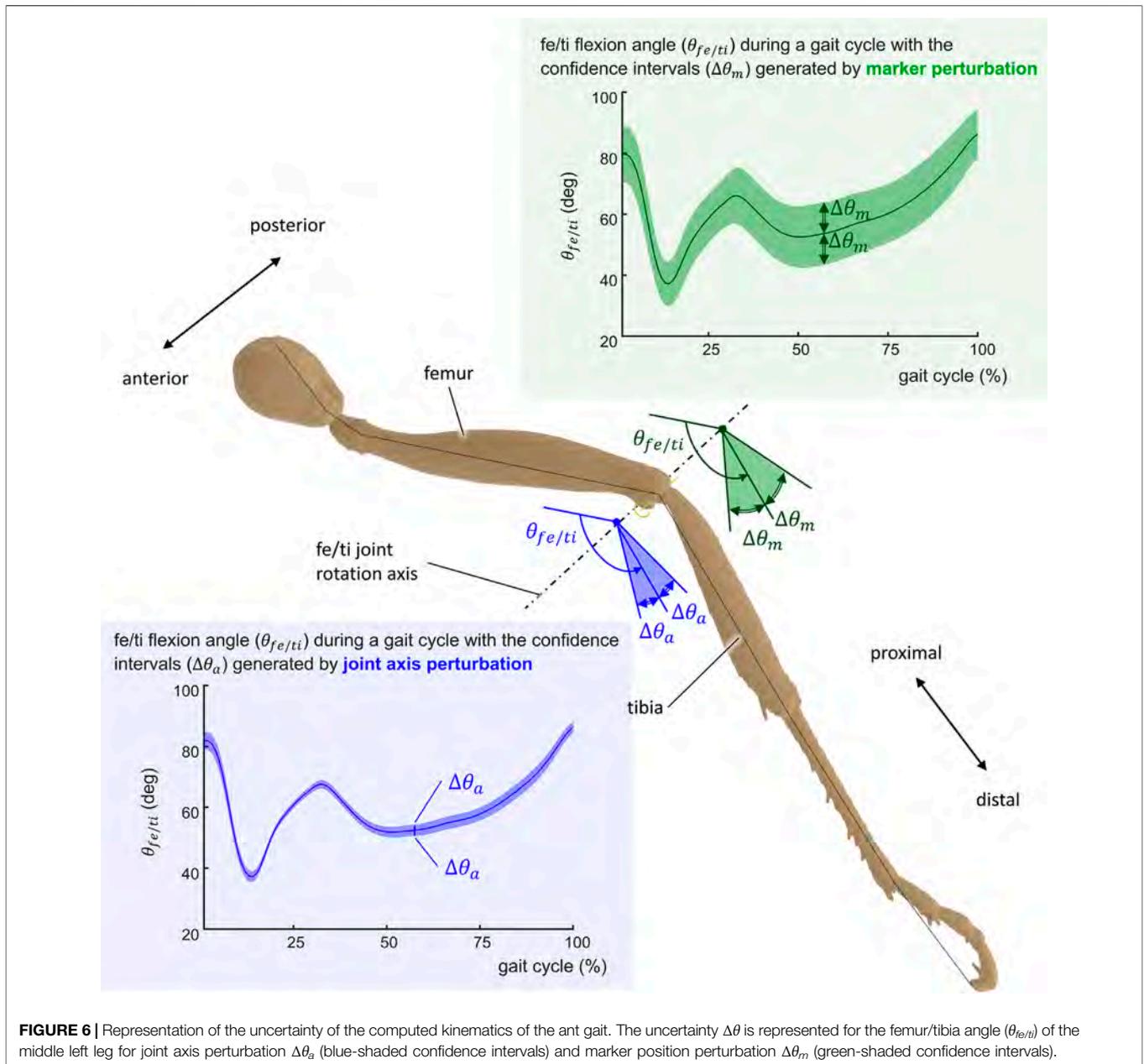
- For hinge joints, the origin of the coordinate system was chosen as the mid-point of the line segment representing the rotation axis (for example, points  $P_{ml_{to}}$  and  $P_{ml_{fe}}$  in **Figure 2C**,  $P_{ml_{ti}}$  in **Figure 2D**, and  $P_{ml_{mt}}$  in **Figure 2E**). The  $z$ -axis was defined parallel to the rotation axis and pointing medially. The  $y$ -axis was defined perpendicular to the  $z$ -axis and pointing to the origin of the coordinate system of the previous segment. The  $x$ -axis was defined as the common axis perpendicular to  $y$ - and  $z$ -axes.
- For ball-and-socket joints, the origin of the coordinate system was chosen as the center of the sphere fitted to the articular surface (for example, points  $P_{ml_{co}}$  and  $P_{ml_{ta}}$  in **Figures 2B,F**, respectively). The  $y$ -axis was defined parallel to the line passing through the origin of the coordinate system and the origin of the coordinate system of the previous segment and pointing proximally. The  $x$ -axis was defined as the common axis perpendicular to the normal vector of the sagittal plane and to  $y$ . The  $z$ -axis was defined as the common axis perpendicular to  $x$ - and  $y$ -axes.

According to the previous definitions of the coordinate systems, the following convention for rotations was adopted: abduction, positive rotation about the  $x$ -axis; adduction, negative rotation about the  $x$ -axis; internal rotation, positive rotation about the  $y$ -axis; external rotation, negative rotation about the  $y$ -axis; flexion, negative rotation about the  $z$ -axis; and extension, positive rotation about the  $z$ -axis.

The model was composed of 39 segments and 65 DOFs. Segments were considered as rigid bodies, and joints were considered without clearance. Half of the kinematic chain of this model is presented in **Figure 3**. Forty-seven virtual markers were placed on the model according to the tracked anatomical landmarks (see **Figure 4**). The model was created using the software tool NSM Builder (version 2.1) (Valente et al., 2017) and finally exported in an OpenSim format. The range of motion of the joints was constrained to feasible values to aid the convergence of the inverse kinematics algorithm. These values were determined in OpenSim by articulating each DOF of the model until some structures of the joint segments touch each other. Obtained values are presented in **Tables 1 and 2**.

## 2.5 Kinematic Data Acquisition and Treatment

Kinematic data of a free walking ant (mean speed over the length of the calibrated walkway:  $3.4 \text{ mm s}^{-1}$ ) were acquired using high-speed synchronized video cameras (AI GO-5000M-



**TABLE 3 |** Results of the inverse kinematic simulation for the trunk joints. Reported values represent the range of motion in degrees of the joint angles.

degree of freedom	Range of motion (deg)
thorax/head abduction	19.5
thorax/head internal rotation	9.0
thorax/head flexion	13.3
thorax/abdomen abduction	11.9
thorax/abdomen internal rotation	14.2
thorax/abdomen flexion	13.8

PMCL). The experimental setup was composed of a wide walkway where the ant walked through, with five cameras (one on the top and two for each side of the walkway) and three infrared spots (see Figure 5). The shutter time was 1/3,333 s, and the acquisition time was set to 10 s with a sampling frequency of 300 Hz. The infrared spots were added to compensate this short shutter time. The resolution of the camera sensor was 2,560 × 2,048 pixels. Using the Hiris software of R&D Vision (version 5.2.0), the active sensor window was adjusted to the ant size in a 2,000 × 418 pixel rectangular area. The average field of vision of the cameras was

**TABLE 4 |** Results of the inverse kinematic simulation for the leg joints. Reported values represent the range of motion in degrees of the joint angles. Non-allocated values (NA) correspond to blocked degrees of freedom.

degree of freedom	Front right leg (deg)	Middle right leg (deg)	Rear right leg (deg)	Front left leg (deg)	Middle left leg (deg)	Rear left leg (deg)
thorax/cox abduction	40.7	32.0	16.5	19.1	23.4	27.2
thorax/cox internal rotation	29.3	54.0	35.7	28.1	26.0	16.3
thorax/cox flexion	26.5	25.9	90.6	22.1	39.4	14.9
cox/tro abduction	78.2	NA	NA	74.6	NA	NA
cox/tro internal rotation	76.3	NA	NA	47.3	NA	NA
cox/tro flexion	90.0	30.6	30.2	43.9	48.3	42.4
tro/fe flexion	120.7	53.1	103.9	78.6	27.2	15.6
fe/ti flexion	61.6	73.6	66.7	39.3	38.2	60.2
ti/mt flexion	53.8	41.0	29.0	63.4	17.7	17.2
mt/ta flexion	56.9	36.2	43.5	57.7	NA	23.4

**TABLE 5 |** Results of the sensitivity analysis. These results represent the average signal-to-noise ratio per joint obtained from marker perturbation (first column) and axis perturbation (second column). In the case of cox/tro, tro/fe, fe/ti, ti/mt, and mt/ta joints, averages were calculated from the signal-to-noise ratio of the six legs.

Joint	Signal-to-noise ratio from marker perturbation	Signal-to-noise ratio from axis perturbation
all joints	2.20	8.10
right-hand side joints	2.29	7.96
left-hand side joints	2.27	8.92
front legs joints	1.54	9.13
middle legs joints	2.82	8.05
rear legs joints	2.69	7.97
thorax/head	1.71	5.08
thorax/abdomen	1.38	4.97
thorax/cox	1.58	4.65
cox/tro	2.73	7.25
tro/fe	1.57	5.52
fe/ti	6.87	27.63
ti/mt	1.70	8.62
mt/ta	1.19	7.14

15.8 × 4.9 × 7.8 mm that gives a spatial resolution of 0.0096 mm/pixel. Obtained raw videos are available from the project repository.

Following a similar protocol as Merienne et al. (2020), the filming procedure was as follows. (1) The ant was randomly collected from the colony and left in a box for 15 min in order to reduce the stress of the capture. (2) The ant was located at the beginning of the walkway and the recording started when it entered in the calibrated volume. The temperature of the room was  $26 \pm 0.2^\circ$  during the filming procedure. Only one gait cycle was studied to avoid the variability of the motor control during different gait cycles (change of the walking speed, balance management, and change of movement direction).

Video recordings were processed afterwards with the Vicon Peakmotus (version 10) software tool. Segment extremities were tracked semi-automatically during a gait cycle using a pattern-matching technique. The gait cycle was defined when the left middle leg leaves the ground and lifts, and it ends when that same leg leaves the ground again. Kinematic data were filtered with fourth-order Butterworth low-pass filters with a cutoff frequency of 5 Hz. It was then resampled from 300 to 100 Hz to decrease computation time. Spatial coordinates of the anatomical landmarks (those represented in **Figure 4**) were exported on a c3d format file. This file is available from the project repository.

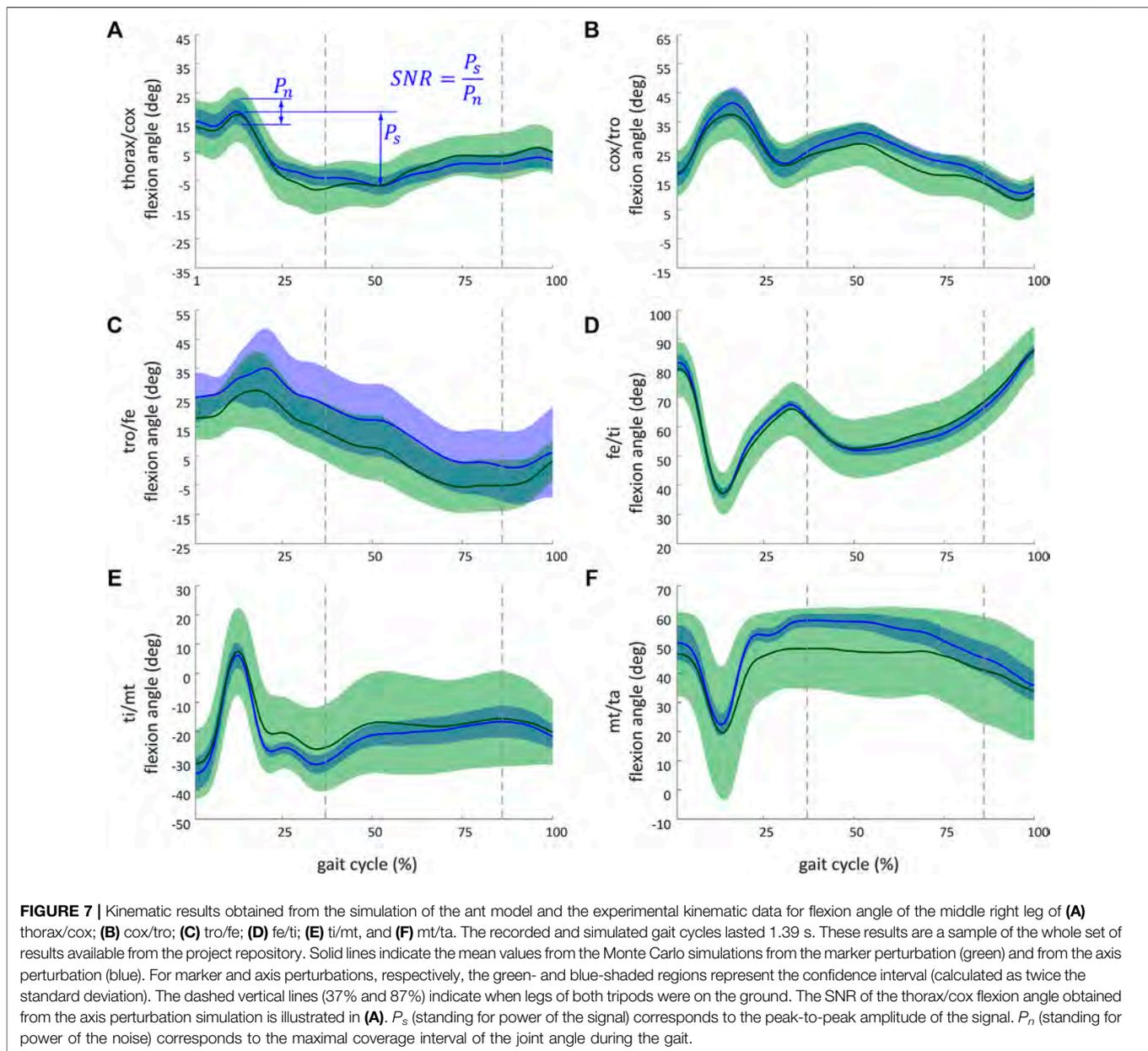
## 2.6 Model Scaling and Inverse Kinematics Analysis

Spatial coordinates of the anatomical landmarks were used to scale the multibody model and to run inverse kinematics simulations. A scaling procedure was carried out to fit the model (originally created from the morphology of specimen 1) to the morphology of specimen 2. This was performed using the open-source software tool OpenSim (version 4.0) (Seth et al., 2018). Using the scaled model, inverse kinematics simulations were also performed in OpenSim. Joint angles as well as root mean square errors (RMSEs) were obtained from these simulations.

## 2.7 Propagation of Model Parameter Uncertainties

In order to evaluate the sensitivity of the calculated kinematic data to model parameter uncertainties, two MC simulations were conducted. A similar procedure was used by Martelli et al. (2015) and Myers et al. (2015).

In the first MC simulation, the position of model markers was randomly perturbed according to their uncertainty. Random values were assumed to have a uniform distribution (i.e., all outcomes were considered as equally likely). Variations were assumed to be



the same in all directions of the measurement volume. Therefore, the uncertainty zone for the model markers was assumed to be spherical. The radius of these spherical uncertainty zones was chosen as a common residual value for the camera calibration process for the used experimental setup: 0.4 mm.

In the second MC simulation, joint geometrical parameters (location and orientation) were randomly disturbed. The uncertainty in location and orientation of joints is mainly related with operator-dependent variability of the treatment and identification of the articular surfaces. In order to define perturbation magnitude (translation and rotation) introduced to the joint geometrical parameters, several procedures of identification of articular surfaces were carried out. Cylindrical uncertainty zones were assumed for hinge joints, while spherical

uncertainty zones were assumed for ball-and-socket joints. The radius of the cylindrical and spherical uncertainty zones was considered to be the same for all the joints and equal to 0.2 mm.

These MC simulations were implemented and run by means of the OpenSim API. One thousand iterations were carried out for each MC simulation, which were enough to guarantee a stabilization of average values. Average values of joint angles at each time step were calculated from the obtained results. Coverage intervals were defined as twice the standard deviation. A graphical representation of these results is presented in **Figure 6**. The sensitivity of the kinematic results regarding model parameter uncertainties was defined as the signal-to-noise ratio (SNR) of the joint angles during the gait. The SNR was calculated as the maximum amplitude of the signal (also called power of the signal,  $P_s$ ) divided by the maximum coverage interval (also

**TABLE 6** | Summary of studies investigating ant kinematics.

Study	Analyzed angle	Specie	Methods	Range of motion (deg)	Corresponding range of motion from this study (deg)
Weihmann and Blickhan (2009)	thorax/head flexion	<i>Cataglyphis fortis</i>	video-based analysis (250 Hz, 480 × 480 pixels of camera resolution)	5	13
Weihmann and Blickhan (2009)	thorax/head flexion	<i>Formica pratensis</i>	video-based analysis (250 Hz, 480 × 480 pixels of camera resolution)	5	13
Reinhardt and Blickhan (2014)	thorax/head flexion	<i>Formica polyctena</i>	video-based analysis (500 Hz, 768 × 512 pixels of camera resolution)	10	13
Weihmann and Blickhan (2009)	thorax/abdomen flexion	<i>Cataglyphis fortis</i>	video-based analysis (250 Hz, 480 × 480 pixels of camera resolution)	10	14
Weihmann and Blickhan (2009)	thorax/abdomen flexion	<i>Formica pratensis</i>	video-based analysis (250 Hz, 480 × 480 pixels of camera resolution)	14	14
Reinhardt and Blickhan (2014)	thorax/abdomen flexion	<i>Formica polyctena</i>	video-based analysis (500 Hz, 768 × 512 pixels of camera resolution)	10	14
Guo et al. (2018)	thorax/cx flexion angle on middle left leg	<i>Cataglyphis fortis</i>	video-based analysis (500 Hz, 480 × 480 pixels of camera resolution)	63	39
Guo et al. (2018)	cx/fe flexion angle on middle left leg	<i>Cataglyphis fortis</i>	video-based analysis (500 Hz, 480 × 480 pixels of camera resolution)	37	27
Guo et al. (2018)	fe/tb flexion angle on middle left leg	<i>Cataglyphis fortis</i>	video-based analysis (500 Hz, 480 × 480 pixels of camera resolution)	83	38

called power of the noise,  $P_n$ ) of the joint angle during the gait. Therefore, an SNR value was obtained per degree of freedom for the analyzed gait cycle.

### 3 RESULTS

In order to determine how modeling assumptions affect inverse kinematic results at the ant scale, a multibody model of the *Messor barbarus* was developed together with a simulation framework to evaluate its sensitivity. Both the model and the simulation framework are freely available on the SimTK repository: <https://simtk.org/projects/barbarus>. From the experimental kinematic data, an inverse kinematic simulation was conducted. The results of this simulation, representing a gait cycle of free locomotion of the *Messor barbarus*, are summarized in **Tables 3** and **4**. A video of the simulated kinematics is available from the project repository.

These results correspond to the range of motion of the joint angles. The whole set of results is available from the project repository and can also be reproduced from the model and the experimental kinematic data. It can be noticed that the trochanter/femur (tr/fe) joint is the one with the wider range of motion, while the thorax/coxa joints exhibit the smallest one. The average RMSE of the inverse kinematic simulation was 0.21 mm, which corresponds to 3.2% of the specimen size.

The sensitivity of the kinematic results regarding model parameter uncertainties was evaluated by means of the SNR. These results are summarized per set of joints, from marker perturbation as well as from axis perturbation, in **Table 5**. High SNR values indicate that the power of the signal (computed joint angle) is representative with respect to the power of the noise (confidence intervals). SNR values near or lower than 1 indicate that the dynamics of the signal of interest might be hidden by noise. It can be noticed that the computed kinematics is more sensitive to marker perturbation compared to joint axis perturbation (**Table 5**).

The perturbation applied to the markers generated an SNR of 2.2 in average for all the joints. This means that the dynamics of the studied signal (computed joint angles) can be observed despite possible variations during the motion analysis process. The SNR from axis perturbation was almost four times higher than that from marker perturbation. No significant differences in sensitivity were found between the joints of the legs on the right side of the body with respect to those on the left side. No tendency can be inferred from the sensitivity of the joints with respect to their anterior–posterior position: front, middle, and rear. The joint that showed the highest SNR values (consequently a lower sensitivity) was the fe/ti joint, and this was the case for both marker and axis perturbations.

**Figure 7** illustrates kinematic results obtained from the simulation of the ant model and the experimental kinematic data for joints of the middle right leg [(**Figure 7A**) thorax/cox, (**Figure 7B**) cox/tro, (**Figure 7C**) tro/fe, (**Figure 7D**) fe/ti, (**Figure 7E**) ti/mt, and (**Figure 7F**) mt/ta flexion angles]. Mean values (in solid lines) from both MC simulations (marker and axis perturbations) are shown with their corresponding confidence intervals (shaded regions). The green line and shaded region represent the results from the marker perturbation, and the blue line and shaded region represent the results from the axis perturbation. The SNR of the thorax/cox flexion angle obtained from the axis perturbation simulation is illustrated in **Figure 7A**. From these results, it can be noticed that the confidence intervals of the joint angles when disturbing the axis location and orientation were smaller than the confidence intervals obtained from the marker position perturbation.

### 4 DISCUSSION AND CONCLUSIONS

In this paper, the propagation of parameter uncertainties in kinematic modelling has been evaluated at the small scale. This work

demonstrates the feasibility of using biomechanical models to study locomotion in relatively small animals. Because of their scale, motion analysis techniques for hexapods are less developed compared to those for quadrupeds and bipeds. In relatively big animals, the use of several reflective markers per segment allows a good precision of the kinematic data. However, the use of physical markers is not easy in motion analysis in small insects. This implies that the capabilities of the small-scale biomechanical modeling techniques must be well evaluated.

To do so, a multibody model of a *Messor barbarus* ant was developed. It is available in open source from the project repository and can be used and enhanced by the scientific community. Besides, the model could allow biologists to study function/structure relationships of *Messor barbarus*. The whole set of experimental and simulated kinematic data is also available from the project repository.

In spite of the differences in morphology of the studied species, the obtained joint angles were in the same order of magnitude as those reported in the literature about ant kinematics (see **Table 6**). The difference between angle range of left and right legs comes from the fact that the ant did not walk perfectly straight. Obtained kinematic data are valuable for roboticists to implement bio-inspired gaits in robots (see Ouyang et al. (2021) for example).

A possible error source in the conducted kinematic simulation could be linked to the use of two different specimens for acquiring experimental data (one for the geometrical 3D model and one for the experimental kinematic data). When using two subjects to perform a constrained kinematics simulation, a scaling procedure is required, which is naturally an additional source of errors. This might be one of the main reasons for the obtained RMSE values. In comparison to human locomotion simulations, the obtained normalized RMSE values for ant locomotion simulation were greater. In human simulations, it is recommended not to exceed 0.6% relative RMSE regarding body size (in contrast to a normalized RMSE of 3.2% obtained in this work). This difference can also be related to the fact that the ant body is composed of more segments than the human one.

Thanks to the developed model, the impact of the propagation of model parameter uncertainties in inverse kinematic simulations at the insect scale was evaluated. Obtained SNR values indicate that the geometric and kinematic measurement techniques used are feasible for the development of multibody models at the ant scale. The fact that the model is more sensitive to marker perturbations indicates that efforts in kinematic modeling at the ant scale must be centered around the kinematic acquisition (marker definition, placement, tracking, etc.) rather than geometric acquisition ( $\mu$ -CT, segmentation, joint parameter definition, etc.). The fact of experiencing lower sensitivity at the fe/ti joint can be explained by the large range of motion of this joint and, also, because it is composed of the two longest segments of the limb. Long segments are easier to track, plus the perturbation of the measurement process has a lower impact than in the case of short segments. The fact of having no significant differences in sensitivity between the joints of the legs on the right side of the body compared to those on the left side can be associated to the symmetry of the video acquisition system regarding the walkway.

This study presents several limitations, however. From an experimental point of view, the following aspects can be improved. Each body segment was tracked by only two markers.

The number of tracked markers per segments could be increased to improve the quality of the simulation. Additionally, emerging automatic tracking techniques (i.e., deep-learning-powered motion tracking) must be explored as an alternative to reduce tracking time and to increase the number of tracked points per segment. Finally, the four tarsal segments were all lumped into a unique rigid segment. This was due to the configuration and the capacity of the experimental setup (camera resolution, number of cameras, camera position, etc.), which did not provide enough resolution to track the tarsal segments individually. On the other hand, from a modeling point of view, the segments of the ant were considered as rigid bodies because of the complexity of taking body deformation into consideration. This assumption merits a profound analysis in order to determine the effects of segment compliance in insect locomotion, which seems to play an important role (Blickhan et al., 2021).

Finally, future work is required to develop a dynamic model of the ant gait. This requires determining muscle parameters (geometrical and force-generating parameters), segment mass and inertia properties, and ground reaction forces. This study contributes to the construction of a musculoskeletal model of ants which can be useful in the study of evolution, neural control, and biomimetic applications.

## DATA AVAILABILITY STATEMENT

The datasets presented in this study can be found in online repositories. The names of the repository/repositories and accession number(s) can be found in the article/Supplementary Material.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

SA-T made significant contributions to the conception, design, execution, and interpretation of the findings being published and drafting and revising of the manuscript. JD made significant contributions to the biological studies, extractions of data, interpretations of the findings being published, and drafting and revising the manuscript. AK made significant contributions to the execution and interpretation of the findings being published. PM and J-ML made significant and substantial contributions to the conception, design, and interpretation of the findings being published as well as revising the manuscript.

## FUNDING

This work was partially subsidized by the CNRS AO MITI Biomim funding. Work by JD was supported by a scholarship from the *Collectivité Territoriale de Martinique*.

## ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Pr. Evan Okonomo and Francisco Hita Garcia (Biodiversity and Biocomplexity

Unit, Okinawa Institute of Science and Technology, Japan) who performed the scans that enabled determination of the segment and joint geometries. They would also like to acknowledge Moran Le Gleau's contribution to the

treatment of the  $\mu$ -CT under the supervision of Adam Khalife and Tanguy Puluhen for his help during the development of the multibody model. Thanks also to the CNRS GDR 2088 Biomim who encouraged this work.

## REFERENCES

- Ahn, C., Liang, X., and Cai, S. (2019). Bioinspired Design of Light-Powered Crawling, Squeezing, and Jumping Untethered Soft Robot. *Adv. Mater. Technol.* 4, 1900185. doi:10.1002/admt.201900185
- Ambe, Y., Aoi, S., Nachstedt, T., Manoonpong, P., Wörgötter, F., and Matsuno, F. (2018). Simple Analytical Model Reveals the Functional Role of Embodied Sensorimotor Interaction in Hexapod Gaits. *PLOS ONE* 13, e0192469. doi:10.1371/journal.pone.0192469
- Bernadou, A., Espadaler, X., Dos-Reis, V., and Fourcassié, V. (2011). Effect of Substrate Roughness on Load Selection in the Seed-Harvester Ant *Messor Barbarus* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 1763–1771. doi:10.1007/s00265-011-1184-4
- Blanke, A., Watson, P. J., Holbrey, R., and Fagan, M. J. (2017). Computational Biomechanics Changes Our View on Insect Head Evolution. *Proc. R. Soc. B.* 284, 20162412. doi:10.1098/rspb.2016.2412
- Blickhan, R., and Full, R. J. (1987). Locomotion Energetics of the Ghost Crab: II. Mechanics of the Centre of Mass during Walking and Running. *J. Exp. Biol.* 130, 155–174. doi:10.1242/jeb.130.1.155
- Blickhan, R., Weihmann, T., and Barth, F. G. (2021). Measuring Strain in the Exoskeleton of Spiders-Virtues and Caveats. *J. Comp. Physiol. A.* 207, 191–204. doi:10.1007/s00359-020-01458-y
- Christensen, K. B., Günther, M., Schmitt, S., and Siebert, T. (2021). Cross-bridge Mechanics Estimated from Skeletal Muscles' Work-Loop Responses to Impacts in Legged Locomotion. *Sci. Rep.* 11, 23638. doi:10.1038/s41598-021-02819-6
- Cruse, H. (1976). The Function of the Legs in the Free Walking Stick insect, *Carausius Morosus*. *J. Comp. Physiol.* 112, 235–262. doi:10.1007/BF00606541
- David, S., Funken, J., Potthast, W., and Blanke, A. (2016). Musculoskeletal Modelling under an Evolutionary Perspective: Deciphering the Role of Single Muscle Regions in Closely Related Insects. *J. R. Soc. Interf.* 13, 20160675. doi:10.1098/rsif.2016.0675
- Dunne, J. J., Uchida, T. K., Besier, T. F., Delp, S. L., and Seth, A. (2021). A Marker Registration Method to Improve Joint Angles Computed by Constrained Inverse Kinematics. *PLOS ONE* 16, e0252425–11. doi:10.1371/journal.pone.0252425
- Dupeyron, J., Serres, J. R., and Viollet, S. (2019). Antbot: A Six-Legged Walking Robot Able to home like Desert Ants in Outdoor Environments. *Sci. Robot* 4, 307. doi:10.1126/scirobotics.aau0307
- Eichelberger, P., Ferraro, M., Minder, U., Denton, T., Blasimann, A., Krause, F., et al. (2016). Analysis of Accuracy in Optical Motion Capture - A Protocol for Laboratory Setup Evaluation. *J. Biomech.* 49, 2085–2088. doi:10.1016/j.jbiomech.2016.05.007
- El Habachi, A., Moissenet, F., Duprey, S., Cheze, L., and Dumas, R. (2015). Global Sensitivity Analysis of the Joint Kinematics during Gait to the Parameters of a Lower Limb Multi-Body Model. *Med. Biol. Eng. Comput.* 53, 655–667. doi:10.1007/s11517-015-1269-8
- Full, R. J., Blickhan, R., and Ting, L. H. (1991). Leg Design in Hexapedal Runners. *J. Exp. Biol.* 158, 369–390. doi:10.1242/jeb.158.1.369
- Grabowska, M., Godlewska, E., Schmidt, J., and Daun-Gruhn, S. (2012). Quadrupedal Gaits in Hexapod Animals - Inter-leg Coordination in Free-Walking Adult Stick Insects. *J. Exp. Biol.* 215, 4255–4266. doi:10.1242/jeb.073643
- Groen, B. E., Geurts, M., Nienhuis, B., and Duysens, J. (2012). Sensitivity of the Olga and Vcm Models to Erroneous Marker Placement: Effects on 3d-Gait Kinematics. *Gait & Posture* 35, 517–521. doi:10.1016/j.gaitpost.2011.11.019
- Guo, S., Lin, J., Wöhr, T., and Liao, M. (2018). A Neuro-Musculo-Skeletal Model for Insects with Data-Driven Optimization. *Sci. Rep.* 8, 2129. doi:10.1038/s41598-018-20093-x
- Hölldobler, B., and Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Cambridge: Harvard University Press. doi:10.2307/1419398
- Hoyt, D. F., and Taylor, C. R. (1981). Gait and the Energetics of Locomotion in Horses. *Nature* 292, 239–240. doi:10.1038/292239a0
- Hughes, G. M. (1952). The Co-ordination of Insect Movements. *J. Exp. Biol.* 29, 267–285. doi:10.1242/jeb.29.2.267
- Jung-Min Yang, J.-M., and Jong-Hwan Kim, J.-H. (1998). Fault-tolerant Locomotion of the Hexapod Robot. *IEEE Trans. Syst. Man. Cybern. B* 28, 109–116. doi:10.1109/3477.658585
- Liu, S.-P., Richter, A., Stoessel, A., and Beutel, R. G. (2019). The Mesosomal Anatomy of *Myrmecia nigrocincta* Workers and Evolutionary Transformations in Formicidae (Hymenoptera). *Arthropod Syst. Phylogeny* 77, 1–19. doi:10.26049/ASP77-1-2019-01
- Lu, H., Zhang, M., Yang, Y., Huang, Q., Fukuda, T., Wang, Z., et al. (2018). A Bioinspired Multilegged Soft Millirobot that Functions in Both Dry and Wet Conditions. *Nat. Commun.* 9, 3944. doi:10.1038/s41467-018-06491-9
- Lu, T.-W., and O'Connor, J. J. (1999). Bone Position Estimation from Skin Marker Co-ordinates Using Global Optimisation with Joint Constraints. *J. Biomech.* 32, 129–134. doi:10.1016/S0021-9290(98)00158-4
- Martelli, S., Valente, G., Viceconti, M., and Taddei, F. (2015). Sensitivity of a Subject-specific Musculoskeletal Model to the Uncertainties on the Joint Axes Location. *Comput. Methods Biomech. Biomed. Eng.* 18, 1555–1563. doi:10.1080/10255842.2014.930134
- Merienne, H., Latil, G., Moretto, P., and Fourcassié, V. (2021). Dynamics of Locomotion in the Seed Harvesting Ant *Messor Barbarus*: Effect of Individual Body Mass and Transported Load Mass. *PeerJ* 9, e10664. doi:10.7717/PEERJ.10664
- Merienne, H., Latil, G., Moretto, P., and Fourcassié, V. (2020). Walking Kinematics in the Polymorphic Seed Harvester Ant *Messor Barbarus*: Influence of Body Size and Load Carriage. *J. Exp. Biol.* 223, 205690. doi:10.1242/JEB.205690
- Moll, K., Roces, F., and Federle, W. (2010). Foraging Grass-Cutting Ants (*Atta Vollenweideri*) Maintain Stability by Balancing Their Loads with Controlled Head Movements. *J. Comp. Physiol. A.* 196, 471–480. doi:10.1007/s00359-010-0535-3
- Musthak Ali, T. M., Baroni Urbani, C., and Billen, J. (1992). Multiple Jumping Behaviors in the ant *Harpegnathos saltator*. *Naturwissenschaften* 79, 374–376. doi:10.1007/BF01140185
- Myers, C. A., Laz, P. J., Shelburne, K. B., and Davidson, B. S. (2015). A Probabilistic Approach to Quantify the Impact of Uncertainty Propagation in Musculoskeletal Simulations. *Ann. Biomed. Eng.* 43, 1098–1111. doi:10.1007/s10439-014-1181-7
- Nirody, J. A. (2021). Universal Features in Panarthropod Inter-limb Coordination during Forward Walking. *Integr. Comp. Biol.* 61, 710–722. doi:10.1093/ICB/ICAB097
- Ouyang, W., Chi, H., Pang, J., Liang, W., and Ren, Q. (2021). Adaptive Locomotion Control of a Hexapod Robot via Bio-Inspired Learning. *Front. Neurobot.* 15, 1. doi:10.3389/fnbot.2021.627157
- Peeters, C., Keller, R. A., Khalife, A., Fischer, G., Katzke, J., Blanke, A., et al. (2020). The Loss of Flight in Ant Workers Enabled an Evolutionary Redesign of the Thorax for Ground Labour. *Front. Zool.* 17, 33. doi:10.1186/s12983-020-00375-9
- Pfeffer, S. E., Wahl, V. L., Wittlinger, M., and Wolf, H. (2019). High-speed Locomotion in the Saharan Silver Ant, *Cataglyphis bombycina*. *J. Exp. Biol.* 222, 198705. doi:10.1242/jeb.198705
- Ramya, P., Thandiackal, R., Cherney, R., Asselborn, T., Benton, R., Ijspeert, A. J., et al. (2017). Climbing Favours the Tripod Gait over Alternative Faster Insect Gaits. *Nat. Commun.* 8, 14494. doi:10.1038/ncomms14494
- Reinhardt, L., and Blickhan, R. (2014). Level Locomotion in wood Ants: Evidence for Grounded Running. *J. Exp. Biol.* 217, 2358–2370. doi:10.1242/jeb.098426
- Reinhardt, L., Weihmann, T., and Blickhan, R. (2009). Dynamics and Kinematics of Ant Locomotion: Do wood Ants Climb on Level Surfaces? *J. Exp. Biol.* 212, 2426–2435. doi:10.1242/jeb.026880

- Schultheiss, P., and Guénard, B. (2021). Kinematic Study of Six Mangrove Ant Species (Hymenoptera: Formicidae) Reveals Different Swimming Styles and Abilities. *Myrmecological News* 31, 217–224. doi:10.25849/MYRMECOLNEWS\text{\\_}031:217
- Seth, A., Hicks, J. L., Uchida, T. K., Habib, A., Dembia, C. L., Dunne, J. J., et al. (2018). OpenSim: Simulating Musculoskeletal Dynamics and Neuromuscular Control to Study Human and Animal Movement. *Plos Comput. Biol.* 14, e1006223. doi:10.1371/journal.pcbi.1006223
- Theunissen, L. M., and Dürr, V. (2013). Insects Use Two Distinct Classes of Steps during Unrestrained Locomotion. *PLoS ONE* 8, e85321. doi:10.1371/journal.pone.0085321
- Valente, G., Crimi, G., Vanella, N., Schileo, E., and Taddei, F. (2017). nmsBuilder : Freeware to Create Subject-specific Musculoskeletal Models for OpenSim. *Comput. Methods Programs Biomed.* 152, 85–92. doi:10.1016/j.cmpb.2017.09.012
- Weihmann, T., and Blickhan, R. (2009). Comparing Inclined Locomotion in a Ground-Living and a Climbing Ant Species: Sagittal Plane Kinematics. *J. Comp. Physiol. A* 195, 1011–1020. doi:10.1007/s00359-009-0475-y
- Wöhrl, T., Reinhardt, L., and Blickhan, R. (2017). Propulsion in Hexapod Locomotion: How Do Desert Ants Traverse Slopes? *J. Exp. Biol.* 220, 1618. doi:10.1242/jeb.137505
- Wu, G., Siegler, S., Allard, P., Kirtley, C., Leardini, A., Rosenbaum, D., et al. (2002). ISB Recommendation on Definitions of Joint Coordinate System of Various Joints for the Reporting of Human Joint Motion-Part I: Ankle, Hip, and Spine. *J. Biomech.* 35, 543–548. doi:10.1016/S0021-9290(01)00222-6
- Wu, G., van der Helm, F. C. T., Veeger, H. E. J., Makhssous, M., Van Roy, P., Anglin, C., et al. (2005). ISB Recommendation on Definitions of Joint Coordinate Systems of Various Joints for the Reporting of Human Joint Motion-Part II: Shoulder, Elbow, Wrist and Hand. *J. Biomech.* 38, 981–992. doi:10.1016/j.jbiomech.2004.05.042
- Yanoviak, S. P., Dudley, R., and Kaspari, M. (2005). Directed Aerial Descent in Canopy Ants. *Nature* 433, 624–626. doi:10.1038/nature03254
- Yushkevich, P. A., Piven, J., Hazlett, H. C., Smith, R. G., Ho, S., Gee, J. C., et al. (2006). User-guided 3d Active Contour Segmentation of Anatomical Structures: Significantly Improved Efficiency and Reliability. *NeuroImage* 31, 1116–1128. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.01.015
- Zhang, W., Li, M., Zheng, G., Guan, Z., Wu, J., and Wu, Z. (2020). Multifunctional Mandibles of Ants: Variation in Gripping Behavior Facilitated by Specific Microstructures and Kinematics. *J. Insect Physiol.* 120, 103993. doi:10.1016/j.jinsphys.2019.103993
- Zollikofer, C. (1994). Stepping Patterns in Ants - Influence of Body Morphology. *J. Exp. Biol.* 192, 107–118. doi:10.1242/jeb.192.1.107

**Conflict of Interest:** The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

**Publisher's Note:** All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors, and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Copyright © 2022 Arroyave-Tobon, Drapin, Kaniewski, Linares and Moretto. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.



# Modélisation du système musculo-exosquelettique de *Messor barbarus*

## 1 Introduction

Depuis une soixantaine d'années, les scientifiques tentent d'expliquer des comportements en implémentant des paramètres biologiques dans des modèles mathématiques. Les modèles permettent de simplifier la complexité du monde réel en se concentrant sur les comportements spécifiques d'un organisme. Par exemple, pour comprendre les processus d'adaptation à un environnement, le comportement de transport de charge peut être étudié. Cette activité particulière se retrouve chez de nombreuses espèces chez les insectes sociaux : les abeilles (Feuerbacher et al., 2003), les frelons (Lacombrade et al., 2023; Polidori et al., 2013) et les fourmis (Bernadou et al., 2016; Merienne et al., 2020). Ce comportement peut se décomposer en deux éléments : le mouvement de l'individu et celui de son appareil mandibulaire.

Le mouvement des insectes est un phénomène complexe. Sa compréhension et sa reproduction impliquent d'étudier et de caractériser tout un ensemble de paramètres comme : l'architecture musculaire, les articulations entre les segments du corps et les forces qui provoquent le mouvement de ces segments. Par des méthodes de dynamique inverse (Pizzolato et al., 2017) les forces et les moments qui produisent le mouvement peuvent être étudiés. Ceci nécessite d'estimer la masse et l'inertie des segments du sujet étudié. Ces informations, couplées avec les positions, les vitesses, et les accélérations linéaires et angulaires quantifiées par la cinématique, permettent d'estimer les forces et les moments internes à l'origine du mouvement des segments. Si le mouvement est contrôlé par plusieurs muscles, le niveau d'activation de chaque muscle peut ensuite être estimé par la méthode de l'optimisation statique. L'optimisation statique est une extension de la dynamique inverse qui per-

met de résoudre les moments articulaires nets en calculant chacune des forces musculaires à chaque instant. Ces forces musculaires sont déterminées en minimisant la somme des carrés des activations musculaires. Avec ces méthodes, la modélisation a permis au cours de ces dernières années d'éclairer les mécanismes permettant la locomotion hexapode chez différentes espèces d'insectes : le phasme (Cruse et al., 1998; Bläsing, 2006), la blatte (Full and Ahn, 1995; Szczecinski et al., 2015) ou la drosophile (Lobato-Rios et al., 2022).

La compréhension et la reproduction de la dynamique de l'appareil mandibulaire implique d'étudier l'architecture musculaire, l'articulation des segments et l'action musculaire. Ces aspects ont été étudiés chez la libellule (David et al., 2016) et chez la fourmi (Püffel et al., 2021) par exemple mais ne seront pas traités dans cette étude.

Le transport de charges est une activité que l'on retrouve dans différents contextes chez les fourmis : transport du couvain ou de congénères, de matériaux de constructions ou d'items alimentaires. Les stratégies de transport diffèrent en fonction des espèces et sont adaptées à leurs besoins. *Messor barbarus* par exemple est une fourmi granivore dont les fourrageuses ramènent des graines qui peuvent souvent être beaucoup plus lourdes que leur propre poids, en les transportant entre leurs mandibules (Bernadou et al., 2016) avant de les consommer dans leur nid. Le comportement de transport des fourmis a été documenté en analysant leur posture, la coordination des pattes et le déplacement du centre de masse des individus (Bernadou et al., 2016; Segre and Taylor, 2019; Merienne et al., 2020). L'analyse structurale de l'exosquelette et des articulations des fourmis (Nguyen et al., 2014) a aussi permis d'établir une relation entre les propriétés physiques de la cuticule et le comportement de transport. Cependant, très peu d'études se sont penchées jusqu'à maintenant sur la détermination des différents muscles impliqués dans les mouvements qui accompagnent ce comportement et sur leur modalité d'action.

Les modèles cinématiques basés sur les patrons locomoteurs stables des insectes ont été des sources d'inspiration pour de nombreux travaux en robotique et ont été intégrés dans les projets d'ingénierie bio-inspirée (Dupeyroux et al., 2019; Brodoline et al., 2022). Cependant, ces modèles sont des modèles purement cinématiques qui n'intègrent pas le fonctionnement de l'appareil musculaire dans la génération du mouvement. De tels modèles ont pu en revanche être réalisés chez l'homme. Les informations très complètes que l'on possède sur son appareil musculaire et son fonctionnement ont en effet permis d'élaborer des modèles musculosquelettiques qui ont conduit à des avancées significatives en biomécanique et en médecine. De tels modèles n'existent pas encore chez les insectes. Leur petite taille et la complexité de l'organisation de leur système musculaire rendent

en effet difficile l'acquisition de données précises et la modélisation de leur exosquelette. C'est ce type de modèle que nous avons cherché à réaliser ici.

Dans la continuité du modèle cinématique réalisé par Arroyave-Tobon et al. (2022), nous avons cherché à construire un modèle musculo-exosquelettique de la fourmi *Messor barbarus* pour mieux comprendre les aptitudes de ce système à transporter des charges lourdes.

Pour identifier les avantages mécaniques liés à la possession d'un exosquelette et étudier la distribution des forces à l'intérieur de celui-ci, nous avons, sur la base de la littérature, développé une méthode pour estimer les paramètres permettant d'implémenter les muscles du thorax liés au transport de charge dans le modèle. Ensuite, nous avons caractérisé ces muscles en utilisant des techniques issues de l'imagerie biomédicale. Enfin, nous avons implémenté les actionneurs musculaires dans un modèle musculo-exosquelettique articulé afin de simuler la contribution de chacun des muscles au contrôle de la tête, calculée sur l'a priori de la distribution optimale des forces (somme des moindres carrés).

## 2 Matériel et Méthodes

### 2.1 Modèle biologique

*M. barbarus* est une espèce fortement polymorphe, avec une variation de la masse des ouvrières allant de 0.8 à 40 mg. De plus, le polymorphisme de cette espèce est continu. Par convention les ouvrières sont cependant généralement divisées en 3 classes selon la longueur de leur corps : minor (<5 mm), media (5-10 mm), major (>10 mm) (Heredia and Detrain, 2000). Les fourmis de toutes tailles sont capables de transporter des charges (Bernadou et al., 2016). Les ouvrières minores participent généralement à la récolte de petites graines. Les majors quant à elles fourragent très occasionnellement et elles sont principalement mobilisées pour le transport de grosses graines (Heredia and Detrain, 2005). Quant aux ouvrières média elles représentent la majorité des fourrageuses sur les pistes et elles sont surreprésentées parmi les fourmis qui portent des charges sur les pistes.

### 2.2 Modélisation musculo-exosquelettique

Pour que le modèle puisse, *in fine*, simuler une dynamique (forces engendrant un mouvement), il doit intégrer les structures musculo-exosquelettiques responsables de la locomotion. La cuticule est la structure supposée rigide dans un premier temps, sur laquelle vont s'ancrer les muscles, actionneurs du système. Dans le modèle Opensim, les forces musculaires sont des vecteurs dont il faut préciser l'origine et la direction. L'intensité et le sens seront déterminés par la simulation en fonction

du mouvement observé. L'intégration de ces muscles se divise en 2 étapes : l'identification de zones d'insertions musculaires qui déterminent la ligne d'action (direction) et le choix du modèle permettant de déterminer les caractéristiques de l'actionneur (force maximale, contribution de composants élastiques). La réalisation de chacune de ces étapes doit respecter l'anatomie de la fourmi.

### 2.3 Microtomographie et segmentation

Les études de morphologie fonctionnelle nécessitent une visualisation détaillée des structures, aussi bien externes qu'internes. La microtomographie ( $\mu$ CT) à rayons X est une technique non-invasive permettant d'obtenir des images 3D des tissus mous tout en préservant leur intégrité (Beutel et al., 2014). De plus elle permet d'obtenir des informations détaillées sur l'organisation architecturale des structures d'un organisme (Peeters et al., 2020; Aibekova et al., 2022; Richter, 2022) à savoir : la taille, la position des muscles et leurs zones d'insertion.

Les scans sur lequel nous avons travaillé ont été générés avec un microscope à rayons X Zeiss Xradia 510 Versa 3D exploité avec le logiciel Zeiss Scout-and-Scan Control System (version 14.0.14829.38124) à l'Institut universitaire des sciences et technologies d'Okinawa, Japon. Pour cette étude nous avons procédé à la segmentation d'une ouvrière média de *M.barbarus* (CASENT0790283) avec des paramètres de numérisation sélectionnés pour obtenir une qualité de numérisation optimale : intensité de faisceau de 40 kV sous un grossissement  $\times 4$  et une puissance de 3 W, sous un filtre source correspondant à de l'air. 16001 images de projections ont été définies pour une rotation complète de l'échantillon sur  $360^\circ$ . Ces paramètres permettent de scanner un volume de  $933 \times 1013 \times 988$  pixels avec une précision de  $5.7\mu\text{m}$  pour chaque voxel.

Le post-traitement des données brutes (fichier. *txm*) a été effectué avec 3D slicer (v3.2), après transformation en fichier *.nrrd* avec Fiji (v) et un pré-seuillage pour augmenter le contraste entre les structures individuelles. Ces étapes ont permis de définir des volumes distincts pour chaque structure suivant le flux de travail présenté dans Katzke et al. (2022). L'identité musculaire et la nomenclature des muscles suivent celles d'Aibekova et al. (2022). Pour des raisons d'optimisation du processus de segmentation, la symétrie du système musculaire a été prise en compte et seul le côté gauche du thorax a été segmenté.

Les fourmis saisissant les items transportés par les mandibules, la première articulation mobile concernée par le transport de charge est l'articulation tête thorax. Nous avons fait le choix d'un développement complet de cette articulation pour tester ensuite les capacités de simulation du modèle. Ainsi, nous nous sommes concentrés sur les 9 muscles (dont 4 paires de muscles respectant

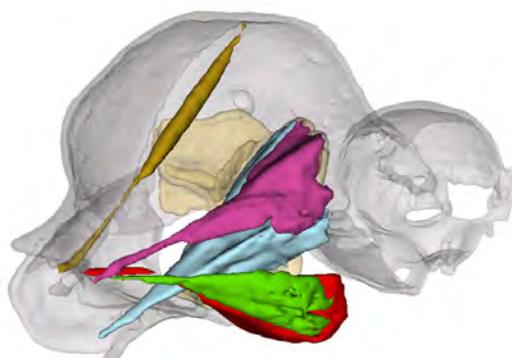


FIGURE 32 – **Reconstruction 3D des muscles du mouvement de la tête.** Idlm1 (jaune) (point d'origine) O : mesonotal margin, (point d'insertion) I : dorsolatéralement sur le surpostocciput, Idvm9 (rose) O : profurca, I : dorsolatéralement sur le surpostocciput, Itpm1 (bleu) O : propleuron, I : dorsolatéralement sur le surpostocciput, Itpm2 (rouge) O : propleuron, I : dorsolatéralement sur le surpostocciput et Ivlm3 (beige) O : profurca et la crête propleurale dorsale, I : Ventromédialement sur le bord du foramen occipital.

une symétrie droite/gauche) impliqués dans le contrôle des mouvements de la tête par rapport au thorax et impliqués dans le transport de charge (Fig. 32). L'ensemble de ces muscles est décrit dans le tableau 5.

Muscles	Fonction
Idlm1, M. prophragma-occipitalis	Elévateur de la tête
Idvm9, M. profurca-occipitalis	Elévateur de la tête ou rotateur (contraction asymétrique)
Itpm1, M. pleurocrista-occipitalis	Elévateur de la tête ou rotateur (contraction asymétrique)
Itpm2, M. propleuro-occipitalis	Elévateur de la tête ou rotateur (contraction asymétrique)
Ivlm3, M. profurca-tentorialis	Abaisseur de la tête

TABLE 5 – Muscles de l'articulation tête-thorax et fonctions associées, d'après Aibekova et al. (2022).

De plus, nous avons segmenté une partie de la tête dans le but d'estimer sa masse et extraire des paramètres issus de données expérimentales de Püffel et al. (2021). Ces paramètres étaient nécessaires pour la modélisation (les bras de levier de l'appareil mandibulaire et le volume du muscle). La procédure se trouve en Section 2.3.1.

## 2.4 Points d'attache musculaire

Les localisations des surfaces de contact ont été réalisées sur 3D Slicer. La procédure consiste à augmenter le volume de chacun des muscles de 1 à 2 voxels pour intégrer la cuticule en contact avec la surface du muscle d'intérêt. Ensuite, la soustraction des volumes du segment thoracique original à celui du thorax modifié permet de déterminer la zone d'attache musculaire. Le centroïde de chacune des surfaces est calculé et est projeté sur la structure d'attache. Les coordonnées des deux points ont été exportées comme les points d'attache du muscle. Les instructions détaillées de cette procédure sont disponibles dans la section 2.3.2.

## 2.5 Modélisation des muscles

Pour simuler l'activité des muscles de *M.barbarus*, nous avons utilisé un logiciel open-source, OpenSim (v 4.5). Du fait de la similitude de fonctionnement général des insectes et des vertébrés, OpenSim offre la possibilité de créer des modèles personnalisés de n'importe quel organisme articulé, y compris les insectes, et de simuler leurs mouvements (Seth et al., 2018). En outre, OpenSim utilise des modèles de muscles, tels que le modèle de Hill, pour pouvoir ensuite simuler la force produite par chaque muscle.

L'exportation des points d'attache dans le modèle OpenSim de *M.barbarus* permet de définir la ligne d'action des forces musculaires. Le modèle utilisé pour le fonctionnement des muscles, connu sous le nom de 'RigidTendonMuscle', permet de réduire significativement le nombre de paramètres sans diminuer fortement la précision (Lamas et al., 2022).

Ce modèle est une adaptation du modèle de Hill qui néglige l'élongation du tendon et le considère comme un corps rigide. Chez les insectes, les tendons sont plus rigides que les tendons humains (4-15 GPa et 0.8-1.5 GPa respectivement) (Maganaris and Paul, 2002; Vincent and Wegst, 2004). Comme les interactions muscle-tendon et les effets sur la force résultante sont peu étudiés chez les insectes, l'utilisation d'un modèle simplifié est la meilleure approche.

Les paramètres de ce modèle sont :

- La longueur optimale des fibres ( $l_0$ ) : longueur de la fibre musculaire pour laquelle celle-ci peut générer une force isométrique maximale (Infantolino et al., 2010).
- La longueur du tendon lorsque le muscle est au repos ( $l_t$ ).
- L'angle de pennation à la longueur optimale ( $\alpha$ ) : angle entre les fibres musculaires et la ligne d'action du muscle (Gans and Bock, 1965).
- La force isométrique maximale ( $F_{iso}^{max}$ ) : force maximale que le muscle peut générer lorsqu'il est à sa longueur optimale et lorsqu'il se contracte de manière isométrique (sans changement de longueur) d'après Bheemreddy et al. (2020); Modenese et al. (2018).
- La vitesse de contraction musculaire maximale ( $v$ ).

Les paramètres géométriques  $l_0$ ,  $l_T$  et  $\alpha$  ont été estimés à partir des données morphologiques de *M.barbarus* issues des images microtomographiques.

### 2.5.1 Longueur des fibres, longueur des tendons, angle de pennation

La mesure de la longueur des fibres ( $l_f$ ) a été effectuée à l'aide des outils de 3D Slicer. La longueur d'une fibre est définie comme la distance entre l'origine de la fibre sur la cuticule ou sur le furca et le point d'insertion de la fibre au tendon. La longueur d'un muscle ( $l_M$ ) a été déterminée comme la moyenne des longueurs de 10 à 15 fibres par muscle (Katzke et al., 2022). Les longueurs ( $l_M$ ) de chaque muscle ont été corrigées à partir de données vidéos issues de Merienne et al. (2020) pour prendre en compte la position de la tête par rapport au thorax (section 2.3.5.1). En supposant que les tendons soient rigides et ne changent pas de longueur, la longueur optimale de chaque muscle est calculée comme suit :

$$l_0 = l_{MT}^{charge} - l_T \quad (9)$$

Les longueurs de l'ensemble muscle-tendon ( $l_{MT}^{charge}$ ) sont des distances euclidiennes, calculées à partir des coordonnées des points d'attache, exportées depuis OpenSim Creator. La longueur du tendon  $l_T$  a été mesurée sur les images microtomographiques.

Pour estimer l'angle de pennation ( $\alpha$ ) nous avons calculé le produit scalaire des vecteurs de fibres et du vecteur correspondant à la ligne d'action musculaire. Les vecteurs des fibres sont construits à partir des coordonnées des points d'insertion des fibres. Pour définir le vecteur d'action musculaire, nous avons utilisé les coordonnées des points d'origine et d'insertion du muscle. L'estimation de l'angle de pennation à la longueur optimale des fibres a été effectuée selon la procédure décrite en section 2.3.5.2.

### 2.5.2 Force isométrique maximale

La force isométrique du muscle à été calculée comme :

$$F_{iso}^{max} = PCSA \times \sigma_{max} \quad (10)$$

où la PCSA est la *Physiological Cross-Sectional Area* d'un muscle et  $\sigma_{max}$  la tension spécifique maximale. La tension maximale a été estimée à partir de la valeur de force maximale de morsure (issue de Püffel et al. (2021) en Section 2.3.5.3) selon l'équation :

$$\sigma_{max} = \frac{F_b^{max} l_f}{V_m \cos \alpha MA} \quad (11)$$

où  $l_f$  est une longueur moyenne de 35 fibres du muscle de fermeture mandibulaire : craniomandibularis internus de *M. barbarus* (Fig. 27 muscle bleu),  $V_m$  le volume du muscle mandibulaire (calculé comme le produit du nombre de voxels du segment par la taille du voxel) et  $MA = \frac{L_{int}}{L_{ext}}$ , où  $L_{int}$ , le bras de levier intérieur, est mesuré comme la distance entre le point d'insertion de l'apodème et l'axe de rotation de la mandibule ;  $L_{ext}$ , le bras de levier extérieur, est défini comme la distance entre l'axe de rotation et le point le plus distant de la mandibule (Fig. 27), et  $\alpha$  l'angle moyen entre les fibres musculaires et l'axe de l'apodème (structure d'insertion du muscle dans la tête et les pattes). La valeur de la tension spécifique maximale ( $\sigma_{max}$ ) est supposée constante pour tous les muscles.

### 2.5.3 Analyse mécanique

Pour mieux comprendre les forces générées par les muscles allant du thorax à la tête, nous avons effectué une analyse mécanique au niveau de l'articulation du système thorax-tête lors d'un transport de charge. Pour cela, nous avons calculé l'équilibre des moments, à savoir, les forces des muscles nécessaires à maintenir la tête lorsque la fourmi porte une charge définie. Nous sommes partis du postulat que si une fourmi n'arrive plus à porter une charge, alors ses muscles produisent la force maximale qu'ils peuvent développer. Cette charge aurait donc une masse proche de la valeur critique de la masse pouvant être portée par la fourmi.

Pour vérifier ce postulat nous avons utilisé des vidéos de déplacements d'ouvrières média de *M. barbarus* issues de l'étude de Merienne et al. (2020). Nous avons sélectionné les vidéos avec des individus ayant un poids proche de celui de notre échantillon (9.2 mg) et avec un ratio entre la masse de la fourmi / masse de ma charge le plus élevé. A partir de ces vidéos, nous avons déterminé l'angle entre l'articulation tête-thorax et la charge au niveau des mandibules. Nous avons pris en compte pour cette étude les muscles élévateurs de la tête segmentés sur un coté de la fourmi et dupliqués de par la symétrie : Idlm1, 2x Idvm9, 2x ltpm1, 2x ltpm2.

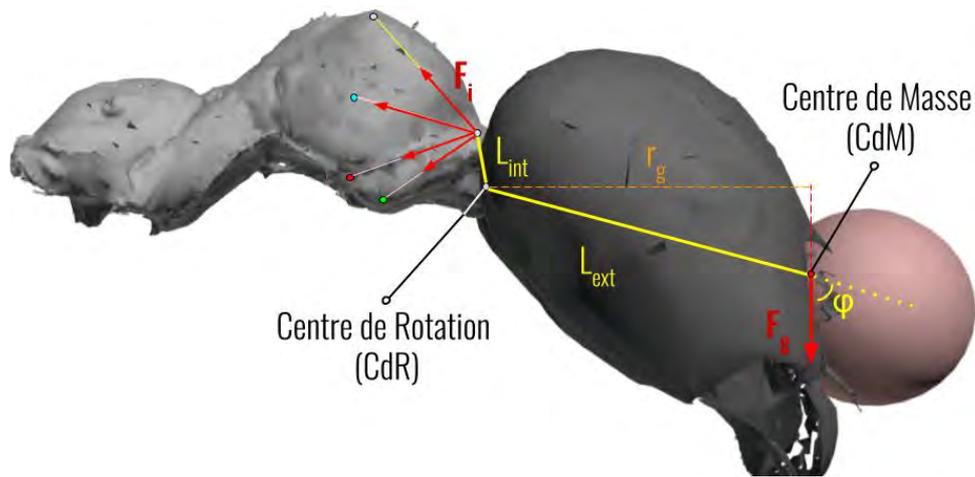


FIGURE 33 – Représentation de l'équilibre des moments au niveau de l'articulation tête-thorax (CoR). La charge (sphère rose) a été positionnée sur les mandibules, suivant le protocole de Merienne 2020.

Pour simplifier le calcul, nous avons considéré le problème en 2D, dans le plan de symétrie de la fourmi. Au niveau de la tête, la force gravitationnelle  $F_g$  agit sur la tête et la charge, ce qui produit une rotation de la tête dans le sens horaire autour du centre de rotation tête-thorax (CdR). Pour que la tête reste dans la même position, le moment ( $M_{head}$ ) généré par  $F_g$  au niveau du CdR doit être équilibré par le moment créé par les muscles du thorax ( $F_M$ ) (Fig. 33). Ce moment a été calculé comme le produit vectoriel entre le poids de la tête et de la charge et la distance entre le point d'application de ce poids et le centre de rotation de l'articulation tête-thorax

$$M_{head} = \vec{F}_g \times L_{ext} = |\vec{F}_g| |L_{ext}| \sin \phi = |\vec{F}_g| |\vec{r}_g| \quad (12)$$

Le calcul du bras de levier  $\vec{r}_g$  découle du calcul de la position du centre de masse (CoM) de la tête et de la charge (CdM). Dans notre cas de figure, la charge est supposée sphérique et homogène, donc son centre de masse se situe au centre de la sphère ( $O\vec{G}_L$ ). Le centre de masse de la cuticule ( $O\vec{G}_c$ ), des mandibules ( $O\vec{G}_b$ ), des muscles ( $O\vec{G}_m$ ) et de l'hémolymphe ( $O\vec{G}_h$ ) a été calculé par segmentation et seuillage. Le centre de masse du système tête-charge est ainsi calculé comme :

$$O\vec{G} = \frac{1}{M_{totale}} [m_L \cdot O\vec{G}_L + m_c \cdot O\vec{G}_c + m_b \cdot O\vec{G}_b + m_m \cdot O\vec{G}_m + m_h \cdot O\vec{G}_h] \quad (13)$$

où  $M_{totale}$  est la masse de la tête et de la charge estimée comme la somme des masses  $m_i$ . La position du centre de rotation (CdR) a été exportée du modèle cinématique.

La force générée par chaque muscle  $F_i$  peut être déterminée à partir du moment à l'articulation (Marchetta et al., 2012). Nous avons d'abord estimé le pourcentage du moment généré par chaque

muscle ( $M_i$ ) comme :

$$M_i(\%) = \frac{PCSA_i \times r_i}{\sum_{i=1}^{N=7} PCSA_i \times r_i} \quad (14)$$

où  $PCSA_i$  est la section transversale du muscle  $i$  (cf. équation 6) et  $r_i$  est son bras de levier. Une fois la contribution de chaque muscle à la génération du moment au niveau de l'articulation définie, nous pouvons estimer la force produite par chaque muscle comme :

$$F_i = \frac{M_i}{r_i} \quad (15)$$

Dans notre cas, il s'agit de l'estimation de la force que chaque muscle génère lors du déplacement avec la charge.

#### 2.5.4 Optimisation statique

L'optimisation statique est une méthode d'estimation des activations musculaires et des forces musculaires qui satisfont les mouvements observés sur l'animal. L'optimisation statique calcule la force de chaque muscle à partir des moments articulaires nets selon un critère qui minimise la somme des activations musculaires au carré. L'outil d'optimisation statique utilise le mouvement connu du modèle pour résoudre les équations de mouvement pour les forces généralisées inconnues (par exemple, les couples articulaires), en fonction des relations force-longueur-vitesse, avec la relation :

$$\sum_{m=1}^n [a_m f(F_m^0, l_m, v_m)] r_{m,j} = \tau_j \quad (16)$$

En minimisant la fonction objective, on obtient :

$$J = \sum_{m=1}^n (a_m)^p \quad (17)$$

où  $n$  est le nombre de muscles dans le modèle,  $a_m$  est le niveau d'activation du muscle  $m$  à un pas de temps discret,  $F_m^0$  est sa force isométrique maximale,  $l_m$  est sa longueur,  $v_m$  est sa vitesse de contraction,  $f(F_m^0, l_m, v_m)$  est la relation force-longueur-vitesse du modèle de Hill,  $r_{m,j}$  est le bras de levier autour de l'axe articulaire  $j$ ,  $\tau_j$  est la force généralisée agissant autour de l'axe articulaire  $j$ , et  $p$  est une constante définie par l'utilisateur ( $p = 2$  dans nos cas de simulation). L'algorithme

calcule la force active, en supposant un tendon rigide et en négligeant les contributions des forces musculaires passives.

L'estimation des activations musculaires a été effectuée selon le protocole d'utilisation de l'outil 'Static Optimization' d'[Opensim](#). Nous avons utilisé, en tant que données d'entrée pour l'optimisation statique, les résultats de la cinématique inverse pour le modèle de la fourmi entière. De ces résultats, nous avons extrait les positions et les vitesses angulaires de l'articulation tête-thorax ainsi que les positions et les orientations du thorax correspondant à un cycle de marche. Par la suite, les translations et les rotations du thorax ont été bloquées afin de ne prendre en compte que le mouvement de la tête par rapport au corps de la fourmi. Ainsi, l'optimisation statique a été effectuée pour le système à 2 corps (tête et thorax) à 3 degrés de liberté (3 rotations : 'xR\_B\_HeadToB\_Thorax', 'yR\_B\_HeadToB\_Thorax' et 'zR\_B\_HeadToB\_Thorax'). Les données cinématiques ont été préalablement lissées en utilisant un filtre passe-bas à 6 Hz pour réduire le bruit et les erreurs qui peuvent être présentes dans les données de capture de mouvement.

Les incertitudes des résultats cinématiques peuvent aussi provoquer des pics d'accélération dans les articulations. L'outil de l'optimisation statique calcule les activations et les forces musculaires qui satisfont les accélérations du modèle calculées à partir des données de la cinématique. Si les muscles du modèle ne peuvent pas générer les forces suffisantes pour correspondre à ces pics d'accélération, la simulation générera une solution erronée. Pour pallier ce problème, nous avons introduit des forces résiduelles. Les forces résiduelles sont des forces non identifiées, introduites dans la simulation pour compléter les forces des muscles calculées afin de permettre la réalisation du mouvement. Dans notre cas, il s'agit de rajouter trois couples au niveau de l'articulation tête-thorax. Ces couples résiduels compensent les divergences entre le modèle, les mouvements mesurés et les forces. En d'autres termes, ces actionneurs garantissent que la deuxième loi de Newton soit respectée tout au long de l'analyse. Il est important de limiter la force maximale de chaque actionneur résiduel, afin d'augmenter le coût de son utilisation et donc forcer la simulation à utiliser les muscles du modèle pour reproduire le mouvement. Dans notre cas, le couple maximal des actionneurs résiduels est limité à 0.0001 Nmm, valeur estimée à partir de l'analyse mécanique, décrite précédemment, pour le cas d'une fourmi sans charge.

### **2.5.5 Calcul et implémentation des données dans le modèle Opensim**

Les coordonnées des points d'insertion des fibres musculaires ont été exportées depuis 3D Slicer au format .json, puis traitées par un programme Python personnalisé. Leur longueur a été calculée.

lée comme la distance euclidienne entre leurs deux points d'insertion. L'angle de pennation a été déterminé à partir du produit scalaire des vecteurs représentant les fibres et le vecteur tendon.

Le volume de chaque muscle a été calculé à l'aide des outils statistiques de 3D Slicer qui définissent un volume comme le produit du nombre de voxels remplissant une structure et de la taille du voxel. Ensuite, la Section de la PCSA des muscles a été estimée en divisant le volume du muscle par sa longueur, mesurée sur les images microtomographiques.

Pour étudier la variation de la longueur des muscles et estimer la longueur optimale des fibres, les coordonnées des points d'insertion musculaire des muscles de la tête ont été extraites à l'aide d'OpenSim Creator pour les configurations suivantes : angle d'inclinaison du thorax par rapport à l'horizontale de 14 degrés, et angle d'inclinaison de la tête par rapport à la verticale de 23 degrés. Ces valeurs d'angulation correspondent au cas de la fourmi portant une charge.

L'intégration des muscles dans le modèle OpenSim de la fourmi a été faite avec l'interface graphique d'OpenSim Creator. Chaque muscle a été modélisé comme la force agissant entre les points d'insertion et d'origine ('*fixed points*') en choisissant le modèle 'RigidTendonMuscle'. La compliance du tendon et la dynamique d'activation musculaire ont été ignorées.

Pour calculer la force isométrique maximale pour chaque muscle (équation 5), nous avons estimé la tension spécifique maximale (équation 11) en fonction de la force des mandibules. La force de morsure de notre fourmi a été estimée par régression linéaire en utilisant les forces maximales de morsures et les longueur des têtes mesurées dans Rühr et al. (2024) ( $N = 6$ ,  $R^2 = 0.291$ , Fig.41). La largeur de la tête des fourmis a été mesurée sur les images microtomographiques comme la plus grande largeur en prenant en compte les yeux.

L'analyse mécanique de l'articulation thorax-tête avec une charge a été effectuée sur une media ( $m = 8.4$  mg) issue du travail de Merienne et al. (2020). La masse de la tête et la masse de la charge portée pour cette ouvrière sont 3.2 mg et 31.4 mg, respectivement. Pour calculer les valeurs des forces nécessaires que doivent déployer les muscles pour équilibrer les moments, un corps rigide sphérique représentant la charge a été ajouté dans le modèle à proximité des mandibules (Fig. 33). Pour calculer le bras de levier, la tête du modèle a été repositionnée selon l'angulation mesurée sur la vidéo (Merienne et al., 2020). La valeur de l'angle entre la verticale et le segment liant le centre de rotation de l'articulation est de 23 degrés (Fig.31).

## 2.5.6 Simulation Opensim

Après avoir mesuré les masses des segments de la fourmi, nous avons effectué la résolution des moments articulaires nets au cours d'un cycle de marche. Les coordonnées angulaires de l'articulation tête-thorax sont obtenues par la méthode de la cinématique inverse, selon le protocole disponible dans le répertoire du modèle. Ces résultats sous format .sto ont été utilisés pour la dynamique inverse d'OpenSim. Les résultats de la cinématique inverse ont été préalablement lissés avec un filtre passe-bas réglé à 6 Hz afin d'éviter les pics d'accélération angulaire. Ensuite, nous avons réalisé l'optimisation statique de l'activité musculaire pour le même cycle de marche. Les couples résiduels pour l'articulation tête-thorax ont été rajoutés pour assurer le déroulement de la simulation. En absence des actionneurs du thorax (muscles des pattes), le déplacement de celui-ci a été contrôlé en rajoutant les actionneurs artificiels correspondant aux 3 forces pour les translations dans les directions x, y et z et aux 3 moments pour les rotations du thorax. Pour analyser le niveau de contribution des couples articulaires résiduels, nous avons comparé leur amplitude avec les moments nets articulaires obtenus par la dynamique inverse (Fig. 36 A et B).

# 3 Résultats

## 3.1 Masse et Centre de gravité des segments

La masse de la tête estimée à partir des volumes de la segmentation et des densités massiques (Section 2.3.1) est de 2.8 mg. A partir de cette valeur, les coordonnées du centre de gravité de la tête ont été calculées dans 3D slicer et placées dans le modèle OpenSim dans le repère du modèle (Section 2.3.5.3)

La masse du thorax a été estimée à partir de la masse totale de la fourmi d'après les relations établies par Merienne et al. (2020). Pour assurer la continuité des paramètres de masse, la masse totale de la tête a été recalculée de manière similaire. Selon le modèle de régression, pour une fourmi pesant 8.92 mg, les masses de la tête et du thorax sont respectivement de 2.6 mg et 2.3 mg.

## 3.2 Paramètres musculaires

Les valeurs estimées pour l'ensemble des paramètres calculés sont présentées dans le tableau 6.

La variation de la longueur des muscles en fonction de l'angulation de la tête est représentée sur la figure 34.

La valeur estimée de la tension spécifique maximale  $\sigma_{max} = 0.155 \text{ N.mm}^{-2}$  a été considérée

TABLE 6 – Paramètres musculaires mesurés avec les images microtomographiques

Muscle	Longueur des fibres [mm]	Angle de pennation [deg]
ldlm1	0.51	0
ldvm9	$0.46 \pm 0.07$	$8.75 \pm 5.2$
ltpm1	$0.39 \pm 0.04$	$11.94 \pm 5.74$
ltpm2	$0.34 \pm 0.05$	$18.40 \pm 9.48$
lvlm3	$0.60 \pm 0.07$	$11.85 \pm 4.94$

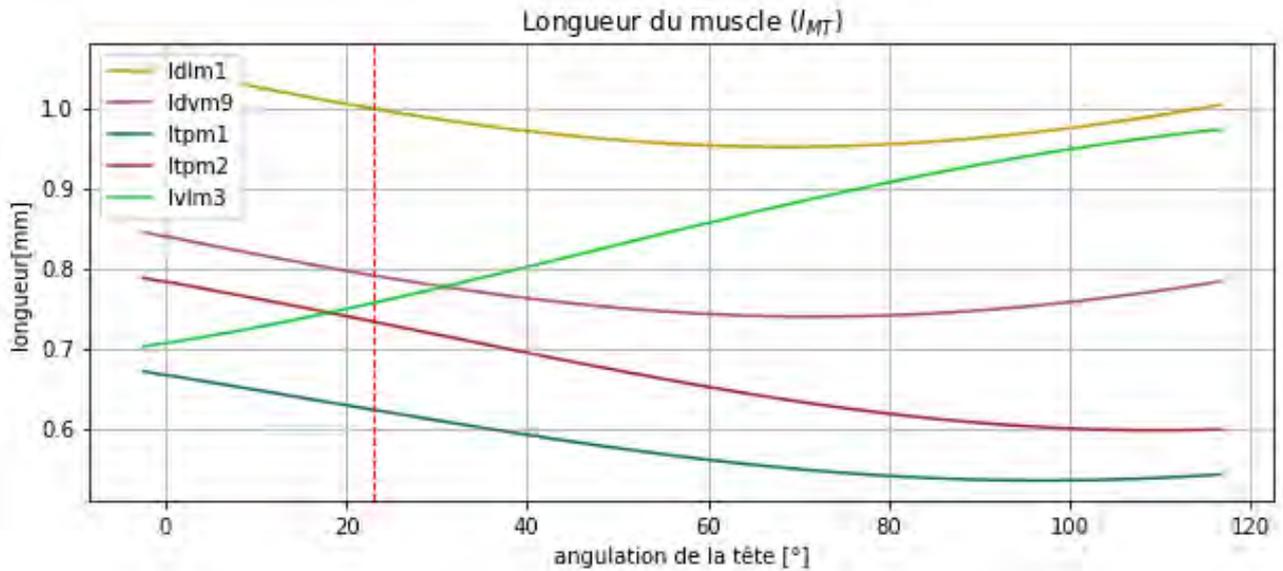


FIGURE 34 – **Variation de la longueur des muscles**, calculée comme la distance euclidienne entre les points d'insertion, en fonction de la position de la tête. La ligne pointillée rouge indique l'angle de la tête (par rapport à l'axe verticale) défini à partir des vidéos de Merienne et al. (2020) lorsque la fourmi porte une charge lourde.

constante pour tous les muscles étudiés.

Les valeurs des paramètres utilisés pour la simulation sont regroupés dans le tableau 7.

TABLE 7 – Valeurs des paramètres musculaires de la simulation Opensim. Les valeurs utilisées pour : la longueur optimale des fibres ( $l_o$ ), la longueur du tendon ( $l_T$ ), l'angle de pennation ( $\alpha$ ), le volume du muscle, la *Physical cross section Area* (PCSA) et la force isométrique maximale ( $F_{iso}^{max}$ ).

Muscle	$l_o$ [mm]	$l_T$ [mm]	$\alpha$ [deg]	Volume [mm <sup>3</sup> ]	PCSA [mm <sup>2</sup> ]	$F_{iso}^{max}$ [mN]
ldlm1	0.54	0.46	0.00	0.00094	0.00176	0.27
ldvm9	0.50	0.29	8.75	0.00395	0.00787	1.22
ltpm1	0.41	0.21	11.94	0.00197	0.00480	0.74
ltpm2	0.38	0.36	18.40	0.00507	0.01347	2.09
lvlm3	0.61	0.15	11.85	0.01294	0.02122	3.29

### 3.3 Analyse mécanique

Le couple généré par le poids de la tête et de la charge transportée au centre de l'articulation est égal à  $M_g = 0.55 \text{ mN}\cdot\text{mm}$ . La redistribution de cette valeur selon l'équation (14) ainsi que les forces musculaires estimées sont données dans le tableau 8 :

TABLE 8 – Estimation des forces des muscles éleveurs nécessaires pour maintenir la charge. Le bras de levier est la distance entre l'insertion du muscle et le centre de rotation de l'articulation tête-thorax. Les résultats affichés sont les forces des muscles du côté gauche, la contribution des muscles du côté droit est symétrique.

Muscle	Contribution du muscle (%)	Bras de levier [mm]	Force musculaire [mN]
ldlm1	2.32	0.106	0.11
ldvm9_L	13.12	0.133	0.50
ltpm1_L	8.81	0.147	0.31
ltpm2_L	26.91	0.160	0.86

Ces valeurs peuvent être comparées aux valeurs des forces isométriques maximales estimées en Section 3.2 et sont du même ordre de grandeur. D'après l'analyse mécanique du système, pour que la fourmi arrive à maintenir sa charge dans la position où elle est observée sur la vidéo, ses muscles doivent produire des forces près de deux fois plus petites que la force maximale isométrique estimée.

### 3.4 Simulation OpenSim

#### 3.4.1 Activation musculaire

À l'issue de la simulation, nous avons obtenu les niveaux d'activation de 9 muscles reproduisant le mouvement de la tête au cours du cycle de marche. La figure 35A représente des variations d'activation des muscles gauches pendant la simulation. Généralement on observe des niveaux d'activation différents entre différents muscles mais aussi pour une même paire de muscles (Fig.35B). Parfois le niveau d'activation peut être du même ordre de grandeur (Fig.35C).

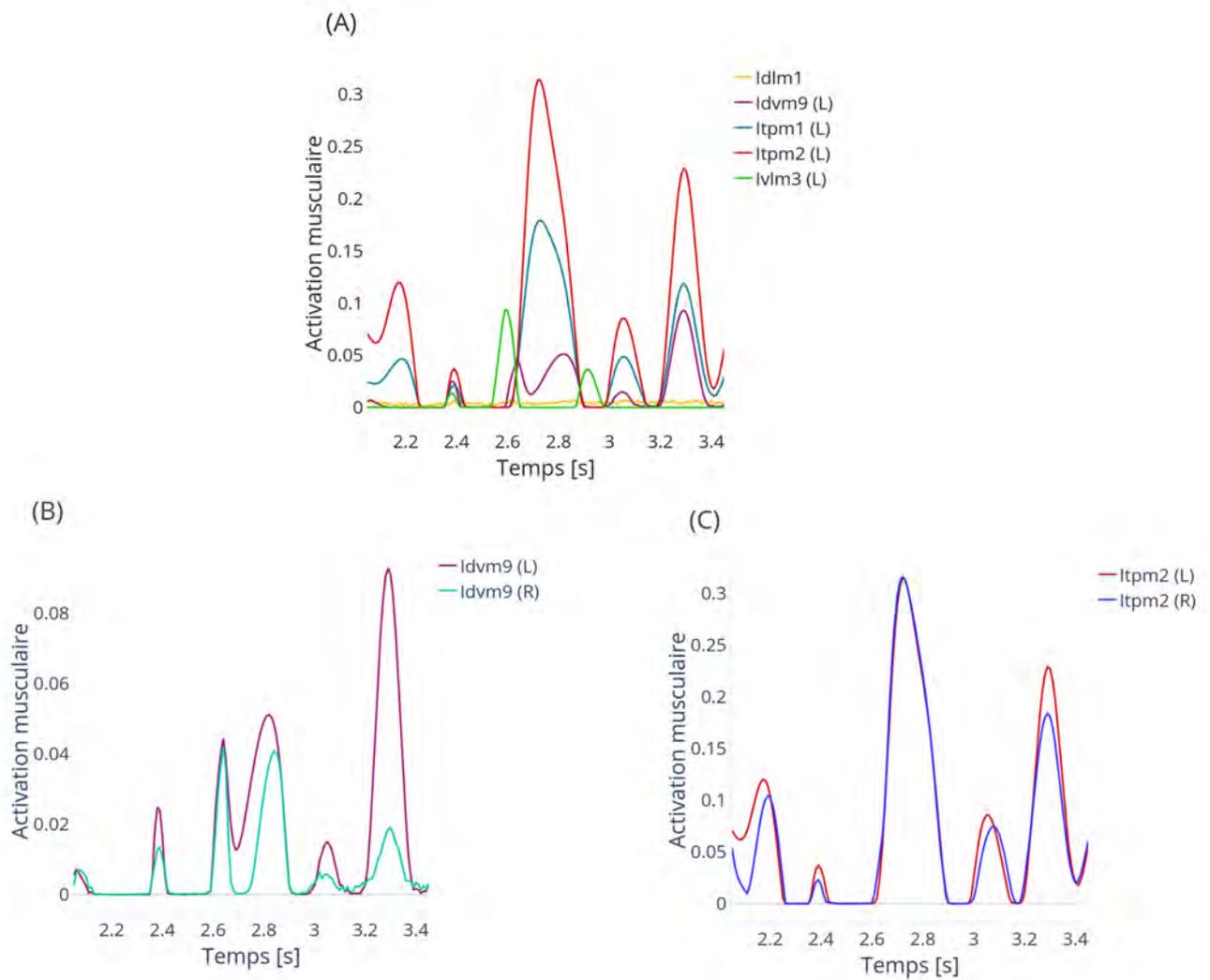


FIGURE 35 – (A) **Optimisation statique** du modèle avec 9 muscles responsables du mouvement de la tête. Les courbes représentent le niveau d'activation de chaque muscle du côté gauche pour reproduire les articulations issues de la cinématique inverse. (B) **Activation des paires des muscles gauche et droit Idvm9.** (C) **Activation des paires de muscles gauche et droit Itpm2.**

### 3.4.2 Moment articulaire

Les moments articulaires associés à la simulation ont pu être déduit de l'activité musculaire en accord avec la cinématique. On peut remarquer qu'à la fois les moments articulaires et les moments résiduels participent au mouvement. Ces deux moments sont globalement en phase. Cependant on observe des gammes de valeurs différentes entre les moments. Les moments résiduels sont généralement supérieurs aux moments articulaires (Fig. 36).

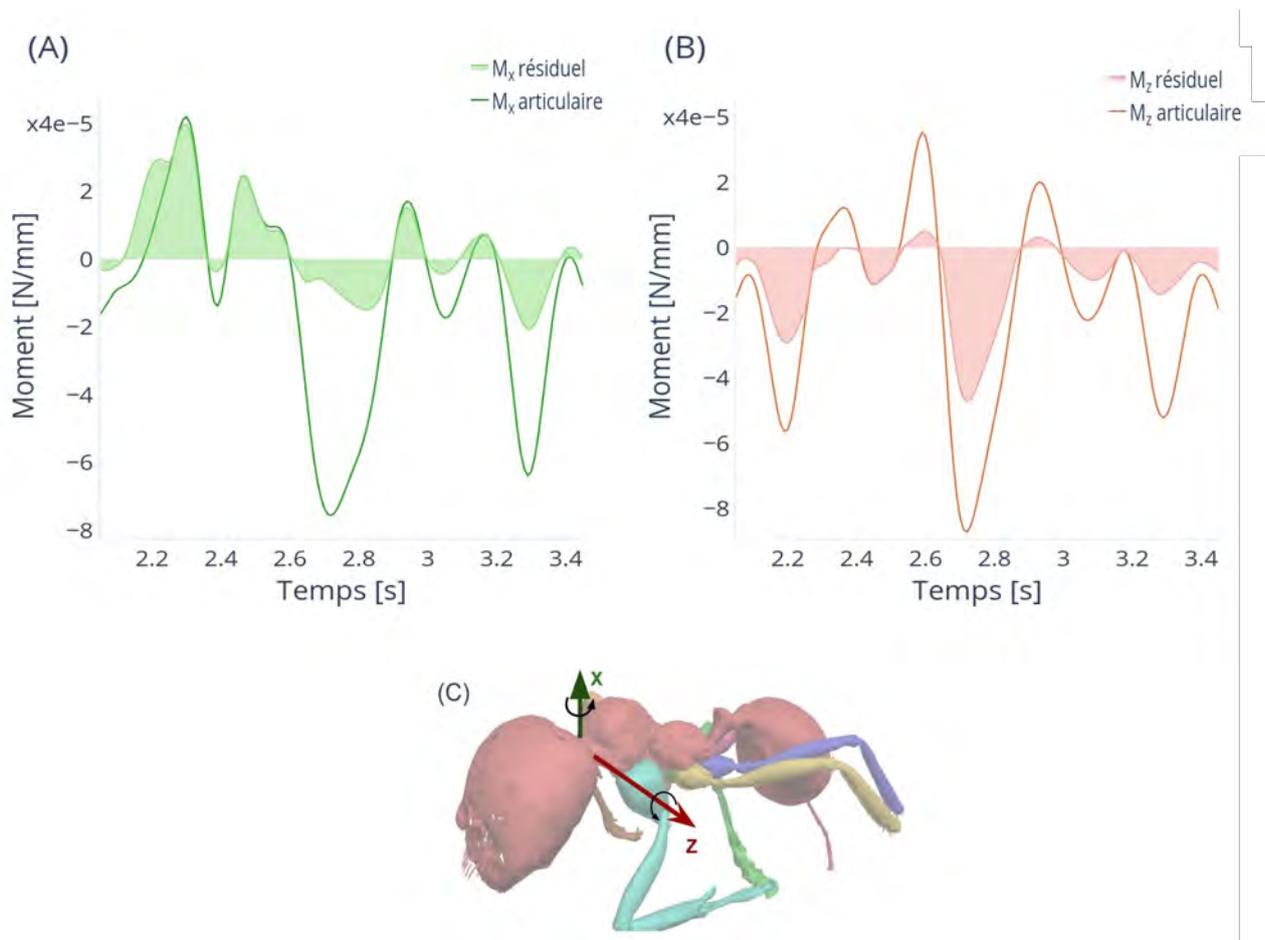


FIGURE 36 – Moments articulaires et résiduels selon l'axe de rotation X (A) ou Z (B) dans le repère du thorax correspondant respectivement aux mouvements de la tête de gauche à droite et de haut en bas (C).

## 4 Discussion et Conclusion

Au cours de ce travail, nous avons développé une procédure d'intégration du système musculaire de la tête dans le modèle cinématique existant de *M. barbarus*. Ce travail montre qu'il est possible de prendre en compte à l'échelle de petits organismes l'activité musculaire appliquée dans la locomotion en utilisant un modèle musculosquelettique se basant sur leur morphologie et leur mouvement.

La paramétrisation des muscles des insectes peut être réalisée à partir de données expérimentales. Néanmoins, cette procédure reste difficile, et les résultats des simulations pourraient être sensibles aux incertitudes liées aux méthodes d'estimation des paramètres (Arroyave-Tobon et al., 2022). Pour évaluer la sensibilité du système aux différents paramètres estimés, des méthodes type Monte-Carlo pourraient être appliquées afin d'identifier les paramètres qui devraient faire l'objet de plus d'attention. Un grand nombre de tirages aléatoires, suivant une loi de probabilité prédéfinie (par exemple RSME minimum), permet de trouver la probabilité d'occurrence de chacun des résultats, en isolant chacun des paramètres clés un à un. La comparaison des données mesurées aux simulations de Monte-Carlo met en évidence les paramètres les plus sensibles et permet de prendre en compte

les risques associés dans les résultats. Plusieurs facteurs d'incertitude peuvent être considérés dans cette étude.

Dans un premier temps il se pourrait qu'il existe une certaine incertitude dans le calcul de la position des coordonnées d'attache des muscles. La réalisation de simulations dans laquelle on ferait varier les coordonnées d'attaches musculaires dans le modèle permettrait d'analyser l'importance des bras de levier des muscles et d'étudier leur impact sur les patterns d'activation musculaire. L'étude des effets de la perturbation de certains paramètres musculaires comme la longueur optimale des fibres ou la valeur de la force isométrique maximale aiderait également à identifier les paramètres critiques et à optimiser le modèle.

Deuxièmement, nos calculs montrent que les forces résiduelles semblent être très importantes dans la réalisation du mouvement à certains pas de la simulation (Fig.36A entre 0 et 2.6s). Il se peut que l'activité musculaire calculée n'est pas suffisante pour permettre le mouvement et que des forces non prises en compte dans cette étude complèmentent l'activité des muscles. Pour valider la gamme des valeurs de force obtenues, on pourrait comparer les résultats du modèle avec ceux que l'on obtiendrait en utilisant des techniques d'électromyographie (EMG). Ces techniques sont utilisées chez l'homme et les grands mammifères pour mesurer l'activité électrique produite par les muscles (Fumery et al., 2021). Pour cela des électrodes doivent être placées sur la peau ou insérées directement dans le muscle. Cependant, à ce jour, des EMG n'ont été réalisées que chez quelques insectes comme les phasmes (Zill et al., 2018), les papillons (Woods et al., 2008) ou les drosophiles (Azevedo et al., 2020), et la réalisation d'EEG sur des insectes comme des fourmis bien plus petites et qui peuvent se déplacer très rapidement reste un défi à surmonter. L'utilisation de plateformes de force permettrait aussi de mesurer les forces de réaction au sol (*Ground Reaction Force*), qui pourraient être des données importantes à prendre en compte pour valider le modèle (Reinhardt and Blickhan, 2014). En effet, la mesure de forces externes est un paramètre d'entrée complémentaire dans le modèle. Elle permettrait de vérifier les résultats d'une méthode utilisée chez l'homme (appliquée ici à la tête de la fourmi) qui est dite *top-down* avec les résultats d'une méthode de dynamique inverse dite *bottom-up* qui remonte des pieds (ou métatarses) grâce à des mesures humaines de forces de réaction du sol. Chez l'homme, les calculs des forces sont réalisés dans les 2 sens (*top-down* et *bottom-up*) et moyennés. Ces données, couplées à notre modèle, apporteraient des informations utiles pour rendre compte des interactions entre la fourmi et son environnement et permettraient peut-être d'obtenir une gamme de mesures de forces musculaires comparable à nos résultats.

Un autre facteur d'incertitude dans nos résultats pourrait être lié à la sous-estimation de la force isométrique maximale des muscles. Dans notre travail, nous avons utilisé des paramètres géométriques comme proxys de l'estimation de la force musculaire, notamment la longueur optimale des fibres ainsi que la tension spécifique maximale ( $\sigma_{max}$ ). La tension spécifique a été estimée à partir de données biologiques de forces de morsure. Un seul muscle mandibulaire a permis cette estimation et la valeur obtenue a ensuite été supposée constante pour tous les muscles considérés. Cependant, ce calcul pourrait être soumis aux incertitudes liées à l'estimation de la PCSA du muscle et des bras de levier de l'appareil mandibulaire (eq. 6 et 11). La tension spécifique pourrait être aussi une fonction de la longueur des sarcomères, définis comme étant l'unité de base contractile de muscles (Taylor, 2000). Une valeur de la tension spécifique maximale a par exemple été approximée par Püffel et al. (2023) sur la fourmi à partir de la longueur des sarcomères ( $S_l$ ) à  $\sigma_{max} = 50S_l$ . Cette approche permettrait d'estimer une valeur de  $\sigma_{max}$  pour chaque muscle, ce qui pourrait améliorer l'estimation de la force isométrique maximale. Cependant, l'estimation des longueurs des sarcomères n'est pas possible à partir des images microtomographiques. Celle-ci peut être réalisée en revanche à partir d'images des tissus musculaires issues de microscopie électronique à transmission. Étant donné la variation considérable de la longueur des sarcomères (Herrel et al., 2002), à la fois entre les espèces et entre les muscles d'un même individu (Resh and Carde, 2009), il se peut qu'il y ait une variation de  $\sigma_{max}$  pour chacun des différents groupes musculaires.

Une autre façon d'améliorer notre modèle pourrait être dans un premier temps de considérer les muscles stabilisateurs du thorax, puis dans un deuxième temps l'ensemble de la chaîne musculaire, sans omettre l'analyse du rôle et des propriétés mécaniques des furcas. En effet, on sait qu'un ensemble de muscles locomoteurs et élévateurs de la tête sont présents dans le thorax et reliés aux trois furcas. Les furcas sont 3 structures internes avec une densité proche de la cuticule qui sont situées dans le thorax au niveau des zones d'articulation des pattes. Par exemple, la profurca, située à l'avant du thorax, est le lieu d'insertion des muscles de la tête et des muscles des pattes avant. Elle pourrait jouer un rôle important dans la transmission des efforts musculaires pendant le transport de charges.

Un autre point important concerne les propriétés élastiques de la cuticule (Vincent and Wegst, 2004; Gorb, 2004; Nguyen et al., 2014) qui n'ont pas été prises en compte dans notre travail : le thorax et la profurca ont en effet été considérés comme des corps rigides. Néanmoins, il se pourrait que les forces musculaires soient compensées en partie par la cuticule et que le fait que certains muscles soient activés et d'autres pas résultent de cette absorption. Il se peut aussi que les forces soient sous estimées car la restitution d'énergie élastique n'est pas considérée dans le modèle choisi

pour implémenter les paramètres des muscles. D'autre part, on sait que le positionnement des pattes joue aussi un rôle dans la stabilisation de la fourmi lors de la locomotion (Merienne et al., 2020). Ainsi, l'ensemble de la chaîne musculaire pourrait ne pas influencer directement la performance des muscles, mais pourrait contribuer au transport de charge grâce à une réaction en série (Peeters et al., 2020). Pour valider cette hypothèse, il serait intéressant d'implémenter dans notre modèle l'ensemble des muscles locomoteurs du thorax et d'étudier l'impact de leur activation sur le mouvement afin de quantifier l'erreur dans l'estimation des paramètres d'entrée des muscles.

L'optimisation statique du modèle est un outil qui nous a permis d'estimer les efforts musculaires du modèle et d'analyser la coordination des actionneurs lors la reproduction d'un mouvement donné. Par exemple, la rotation de la tête vers la gauche à partir de la 3ème seconde de la simulation pourrait être expliquée par l'activation désynchronisée des muscles *ldvm9* du côté gauche et droit (Fig. 36B). Il n'est pas encore possible de confirmer par des observations *in vivo* si nos résultats correspondent à cette activité musculaire désynchronisée mais ceux-ci semblent confirmer un mouvement de la tête d'après les vidéos. Des analyses complémentaires sont en cours pour confirmer cette hypothèse. Cependant, les courbes d'activation actuelles pourraient déjà être un élément de comparaison pour la conception de contrôleurs de minirobots inspirés par l'architecture musculaire des fourmis (Brodoline et al., 2022; Dupeyroux et al., 2019).

La création d'un modèle musculo-exosquelettique nécessite l'estimation et la validation de paramètres musculaires (longueur optimale des fibres musculaires  $l_0$ , longueur du tendon au repos  $l_T$ , angle de pennation  $\alpha$ , vitesse maximale de contraction musculaire  $v_{max}$  et force isométrique maximale  $F_{iso}^{max}$ ) et de concepts liés à la locomotion des fourmis. Une fois validé par comparaison à des données expérimentales, le modèle développé dans cette étude pourrait permettre de mieux comprendre l'origine des différences observées dans les capacités de transport de fourmis de différentes espèces, mais aussi d'identifier les facteurs pouvant influencer la division du travail au sein d'une colonie en tenant compte des différences observées dans la morphologie des individus chez des espèces comme *M. barbarus* qui présentent un polymorphisme important de la caste ouvrière. Enfin, la compréhension des mécanismes internes impliqués dans le transport de charges et la locomotion pourrait être un élément clé pour la conception de systèmes d'assistance mécatroniques ou robotiques à l'échelle des insectes. Cette approche pourrait aussi ouvrir de nouvelles perspectives dans la compréhension de la biomécanique de la locomotion des insectes et permettre des avancées dans la conception de systèmes d'assistance au transport de charge, tels les exosquelettes humains utilisés dans l'industrie, ou en ingénierie biomimétique. Les études futures devront cependant résoudre au préalable les problèmes liés au développement et à la validation expérimentale de modèles

musculo-exosquelettiques conçus à l'échelle de l'insecte.



## **Sixième partie**

### **Cinématique du transport collectif**



# 1 Introduction

Les insectes sociaux se distinguent par l'étendue et la complexité de leur comportement coopératif. La coopération entre les ouvrières est impliquée dans de nombreux domaines de la vie des colonies, tels que la construction de nids, la défense, et surtout la récolte de nourriture (Hölldobler and Wilson, 1990). Celle-ci résulte en effet chez la plupart des espèces de fourmis des interactions et des échanges d'informations entre plusieurs individus. Chez les fourmis la nourriture est récupérée et transportée uniquement par voie terrestre. Cela permet aux fourmis d'exprimer un large répertoire de comportements de transport. Le transport de nourriture peut être réalisé par un seul individu ou par plusieurs individus simultanément. On parle alors de transport coopératif (Kube and Bonabeau, 1998; Czaczkes et al., 2011; Czaczkes and Ratnieks, 2013; Detrain and Deneubourg, 2008).

Le transport d'items alimentaires de façon coopérative n'est pas si courant chez les fourmis. Ce comportement a été documenté chez 50 espèces appartenant à 40 genres et est apparu indépendamment à plusieurs reprises au cours de l'évolution des fourmis (Gordon, 2019; Moffet, 2010). Une des théories qui expliquerait la conservation de ce comportement est l'apparition de groupes « super efficaces », dans lesquels plusieurs fourmis peuvent porter collectivement une charge ayant un poids total supérieur à la somme des poids que chaque individu pourrait porter individuellement (Franks, 1986; Moffet, 2010; Deneubourg et al., 1990). D'autres théories stipulent que le comportement de transport collectif pourrait rendre plus efficace la recherche de nourriture en fonction des conditions du milieu (Gordon, 2019). Le transport coopératif pourrait également contribuer à réduire la compétition interspécifique en permettant par exemple, à des petites espèces de fourmis de transporter des charges beaucoup plus volumineuses que celles qu'elles pourraient transporter individuellement (Cerdá et al., 1998; Deneubourg et al., 1990).

Plusieurs études sur le transport coopératif ont été réalisées chez des espèces avec un polymorphisme moins marqué, voire chez des espèces monomorphes, notamment sur les mécanismes d'optimisation du recrutement du nombre d'individus porteurs (Franks, 1986; Traniello, 1983; Traniello and Beshers, 1991; Detrain and Deneubourg, 1997; Robson and Traniello, 1998; Cerdá et al., 2009; McCreery et al., 2019), la composition des groupes et la division du travail à l'intérieur des groupes (Franks, 1986; Powell and Franks, 2005; Buffin and Pratt, 2016), les stratégies de navigation du groupe (Deneubourg et al., 1990; McCreery et al., 2016; Ron et al., 2018; Gelblum et al., 2020), et l'importance écologique de la récupération de proies par un groupe (Deneubourg et al., 1990; Yamamoto et al., 2009).

Au contraire, assez peu de travaux ont été consacrés au rôle et à la façon dont chaque individu se dispose autour de la charge lors d'un transport collectif (Sudd, 1964). Sudd (1964) a montré que les ouvrières de l'espèce *Formica lugubris* ne se positionnent pas au hasard autour d'une proie lorsqu'elles la transportent en petit groupe et qu'elles finissent en général par la tirer dans la même direction, bien que l'apparition de cette coordination puisse prendre jusqu'à 10 minutes pour une paire de fourmis. Des études très poussées sur le transport coopératif ont été réalisées chez les fourmis légionnaires qui sont des espèces essentiellement prédatrices qui présentent un fort polymorphisme de la caste ouvrière (Franks, 1986; Powell and Franks, 2005). Powell and Franks (2005) décrivent la formation de groupes coordonnés de fourmis légionnaires fonctionnant en tandem : la plus grosse des deux fourmis se place à l'avant et porte l'item sous son corps tandis que la deuxième fourmi du tandem, plus petite, se place à l'arrière et soulève l'arrière de l'item pour empêcher que celui-ci ne traîne sur le sol. Le fait que ce type de transport coopératif soit observé uniquement chez les fourmis légionnaires, suggère que chez ces fourmis l'émergence d'une caste de porteurs spécialisés pourrait être la conséquence directe du passage à la capture de grandes proies.

Enfin, les comportements de transport collectif ont été étudiés par le biais d'un très grand nombre de modèles ou d'algorithmes (Gordon, 2019; Gelblum et al., 2015; Feinerman et al., 2018).

La conclusion générale de tous ces travaux semble être que, à l'exception de quelques espèces, les fourmis qui transportent collectivement de grosses charges ont tendance à travailler davantage comme des fourrageuses solitaires, sans tenir compte des autres membres du groupe (Traniello, 1989; Czaczkes and Ratnieks, 2013). Il en résulte des actions non coordonnées, telles que tirer dans des directions opposées, jusqu'à ce que, par le seul fait du hasard, les fourmis tirent dans la même direction et que le transport puisse reprendre (Sudd, 1964).

Le chapitre qui suit présente une étude visant à identifier une espèce de fourmi de la Martinique réalisant du transport collectif de proies et pouvant être élevée et étudiée au laboratoire.

Le second chapitre présente quant à à lui un travail préliminaire sur la cinématique du transport collectif de charge chez les fourmis ayant pour but d'évaluer la contribution de chaque individu au cours de ce type de transport, en se basant sur le déplacement des repères anatomiques issus de la morphométrie.

## 2 Contexte

Cette partie se divise en deux axes :

Le premier axe visait à identifier une espèce de fourmis de la Martinique réalisant du transport collectif de proies et pouvant être élevée et étudiée au laboratoire.

Le second avait pour but d'évaluer la contribution de chaque individu au cours d'un transport collectif de charge chez *P.longicornis* en se basant sur le déplacement des repères anatomiques issus de la morphométrie. L'objet de cet axe visait à vérifier si la somme des forces extérieures calculées pour les fourmis sont en accord avec le second principe fondamental de la dynamique.



# Observations de transport collectif d'appâts en Martinique

Les expériences décrites dans ce chapitre ont été réalisées dans le but de mettre en évidence des comportements de transport collectif chez les fourmis et de sélectionner une espèce pouvant être étudiée au laboratoire. Les méthodes de recueil des données sont décrites en détail dans l'annexe 5.

## 3 Méthodes et résultats

Les expériences ont été réalisées sur le site expérimental BANABIO du CIRAD (Lamentin, Martinique) entre le 21 février et le 3 mars 2020 (saison sèche). Chaque expérience (Fig.49) consistait à déposer au centre d'un carreau en céramique (20x20cm) un appât carné (morceau de jambon de 3 tailles différentes : 1x1mm, 10x10mm, 15x15mm) mimant une proie potentielle. Nous relevions ensuite pendant une heure les occurrences de transport collectif se produisant dans un carré de 10x10cm centré sur l'appât. Au total 72 expériences ont été réalisées sur 24 appâts de chacune des 3 tailles indiquées plus haut. L'identification des espèces a été réalisée jusqu'au genre en utilisant les clefs données par Bolton (1994) puis jusqu'à l'espèce en utilisant les clefs trouvées sur internet [antweb](#), [antbase](#), [discoverlife](#), [antcat](#), et d'observations personnelles fournies par Dominique Carval (ayant travaillé sur les communautés animales en Martinique).

Au total 10 espèces ont été observées dans les expériences, la moitié de ces espèces étant considérées comme ayant un caractère invasif : *Camponotus sp*, *Cyphomyrmex sp*, *Nylanderia fulva* (invasive), *Odontomachus ruginodis*, *Oligomyrmex sp1*, *Paratrechina longicornis* (invasive), *Pheidole tristis*, *Plagiolepis alluaudi* (invasive), *Solenopsis geminata* (invasive), *Tapinoma melanocephalum* (invasive).

Un transport collectif de l'appât a été observé dans 10 des 72 expériences (14%). Dans 6 de ces expériences les transports étaient réalisés sur les appâts les plus petits (1x1 cm). L'espèce réalisant

le transport collectif a pu être identifiée dans 9 des 10 expériences. Les espèces ayant réalisées un transport collectif sont : *Oligomyrmex sp* (3 expériences), *Paratrechina longicornis* (3 expériences), *Pheidole tristis* (2 expériences), *Tapinoma melanocephalum* (1 expérience).

Le choix de l'espèce retenue pour les expériences de laboratoire sur la cinématique du transport collectif a été fait en fonction de l'équipement vidéo dont nous disposions et des conditions dans lesquelles les expériences étaient réalisées.

- *Oligomyrmex sp* a été écartée en raison de sa très petite taille qui aurait rendu impossible l'étude de la cinématique, notamment pour le mouvement des segments des pattes.
- *Pheidole tristis* a été écartée car cette espèce est dimorphique (morphe soldat et minor), ce qui aurait compliqué l'analyse cinématique.
- *Tapinoma melanocephalum* a été écartée car il s'agit d'une espèce nocturne qui fuit la lumière. Il aurait donc été impossible de la filmer dans des conditions optimales.
- *Paratrechina longicornis* a donc été retenue pour notre étude. Cette espèce de petite taille à caractère invasif, appelée aussi « fourmi folle », est bien connue pour réaliser du transport collectif pour des proies de taille et de masse conséquente par rapport à la taille des fourrageuses. Dans la littérature des relevés attestent que plusieurs dizaines d'ouvrières peuvent être impliquées simultanément dans le transport (Wetterer, 2018; Feinerman et al., 2018; Mccreery et al., 2016).

Les colonies de *P. longicornis* sur lesquelles nous avons travaillé au laboratoire ont été récoltées dans différentes localités en Martinique, à partir des témoignages reçus à l'issue d'une étude participative visant à recenser les localités où des comportements de transport collectif par des fourmis étaient observés sur l'île (Section 5).

## 4 Discussion

L'espèce *P. longicornis* qui a retenu notre intérêt est une espèce à caractère invasif, probablement originaire des régions tropicales du continent Africain, dont l'aire de distribution s'étend aujourd'hui à tous les continents. Elle est connue pour limiter la fuite des proies qu'elle a capturées en attaquant immédiatement les autres espèces de fourmis qui tenteraient de s'en emparer tout en recrutant d'autres fourrageuses à courte distance (Czaczkes and Ratnieks, 2013). Comme les fourmis tisserandes *Oecophylla*, les fourrageuses de *P. longicornis* attaquent leurs proies, apparemment sans utiliser de venin, et les récupèrent entières (même pour des blattes de 2.5 cm de long). Le comportement d'approvisionnement de *P. longicornis* peut être considéré comme une stratégie de récolte

de sources de nourriture en groupe très efficace. Les ouvrières détectent leurs proies par contact et utilisent un mode de recrutement local pour attirer sur les proies les ouvrières se trouvant à sa proximité immédiate (Czaczkes and Ratnieks, 2013), ce qui leur permet de mobiliser très rapidement un grand nombre d'ouvrières sur celle-ci. Elles dispersent ensuite les autres espèces en adoptant une démarche frénétique (d'où leur nom de « fourmi folle »), recrutent par piste chimique les ouvrières se trouvant à l'intérieur du nid, et utilisent le transport coopératif pour ramener les proies les plus volumineuses jusqu'à leur nid (Kenne et al., 2005; Czaczkes and Ratnieks, 2013; McCreery et al., 2019). En accord avec ces propos, sur les trois expériences où nous avons noté sa présence, *P. longicornis* est arrivée sur l'appât deux fois en première position et une fois en deuxième position puis elle a effectué très rapidement un transport collectif pour emporter l'appât (McCreery et al., 2019). Kenne et al. (2005) ont noté que dans les zones où elle a été introduite en Afrique, *P. longicornis* semble être une espèce qui a peu souvent le dessus lorsqu'il y a compétition par interférence avec les autres espèces de fourmis les plus abondantes, telles que *Pheidole megacephala*, *Camponotus spp.* ou les fourmis de feu. Leur avantage compétitif, et sans doute leur succès écologique en tant qu'espèce invasive, résiderait donc essentiellement dans leur stratégie collective de récolte de nourriture.

**A 2D kinetic approach of a collective load  
carrying in *Paratrechina longicornis* ants**

# 1 Informations complémentaires sur les méthodes utilisées

## 1.1 Acquisition des données cinématiques

Dans un premier temps, une vidéo de transport collectif de *Paratrechina longicornis* (Latreille, 1802) a été réalisée. Le dispositif expérimental initial a été réadapté de façon à utiliser la passerelle comme une jonction entre le nid et une zone de fourragement (Fig. 21). Pour ce faire, les pieds de la passerelle ont été placés dans des boîtes contenant de l'eau pour contenir le flux de fourmis. Deux ponts ont été rajoutés à chaque extrémité de la passerelle afin de la relier à la zone du nid et à la zone de fourragement. La température de la pièce expérimentale était identique à celle de la pièce d'élevage (26°C).

La colonie était affamée pendant 4 jours avant le début de l'expérience et les tests se sont déroulés pendant 3 jours. L'expérience débutait en disposant une lamelle en plastique de 0.5 x 0.5 cm enduite d'hémolymphe de vers de farine dans la zone de fourragement puis en libérant l'accès à la passerelle depuis le nid. Une fois la source de nourriture trouvée et le comportement de transport collectif de la lamelle initié, l'accès à la passerelle du côté nid était coupé afin d'isoler les fourmis impliquées dans le transport collectif des autres lors du passage devant les caméras. Les fourmis se trouvant déjà sur la passerelle étaient dirigées vers un contenant annexe. L'accès à la passerelle côté zone de fourragement était aussi coupé dès que les fourmis réalisant le transport collectif se trouvaient sur celle-ci. L'acquisition des vidéos par les 5 caméras placées autour de la passerelle a été réalisée à une fréquence de 300 Hz. Les 4 fourmis participant au transport collectif ont ensuite été capturées, isolées, pesées et conservées dans une solution d'éthanol à 99%.

## 1.2 Morphométrie

Nous avons scanné la totalité d'une ouvrière de *P. longicornis* selon la méthode développée en section 2. Puis, avec un seuillage, nous avons segmenté la totalité de l'une d'entre elle comme étant un unique objet. Nous avons ensuite dissocié chacun des segments d'intérêt de la fourmi (tête, thorax, pétiole, gastre, coxa, pattes) en soustrayant manuellement pour chaque segment dissocié l'ensemble des autres segments ne nous intéressant pas. Nous avons ensuite calculé la position du centre de masse de l'ensemble de ces segments ainsi que leur volume (Tab. 9). Nous avons redistribué le poids de la fourmi sur chacun des segments proportionnellement à leur volume respectif.

TABLE 9 – Volumes et poids des segments du corps d'une ouvrière de *P.longicornis* (arrondis à  $10^{-6}$ ). La somme des segments corporels est égale = 0.401337068 mg

Segment	Volume [mm <sup>3</sup> ]	Poids [mg]
Whole body	0.341420	0.400000
Front left leg coxa	0.008949	0.010484
Front left leg trochanter	0.000489	0.000573
Front left leg femur	0.008027	0.009404
Front left leg tibia	0.002484	0.002911
Front left leg metatarsus	0.000503	0.000589
Front left leg tarsus	0.000439	0.000515
Front right leg coxa	0.008866	0.010387
Front right leg trochanter	0.000568	0.000665
Front right leg femur	0.007962	0.009328
Front right leg tibia	0.002524	0.002957
Front right leg metatarsus	0.000512	0.000600
Front right leg tarsus	0.000411	0.000482
Middle right leg coxa	0.004643	0.005440
Middle right leg trochanter	0.000276	0.000324
Middle right leg femur	0.006116	0.007165
Middle right leg tibia	0.001909	0.002237
Middle right leg metatarsus	0.000491	0.000576
Middle right leg tarsus	0.000517	0.000606
Middle left leg coxa	0.004693	0.005498
Middle left leg trochanter	0.000318	0.000373
Middle left leg femur	0.006119	0.007169
Middle left leg tibia	0.001943	0.002276
Middle left leg metatarsus	0.000435	0.000509
Middle left leg tarsus	0.000523	0.000613
Hind right leg coxa	0.004966	0.005818
Hind right leg trochanter	0.000363	0.000425
Hind right leg femur	0.007731	0.009058
Hind right leg tibia	0.002290	0.002683
Hind right leg metatarsus	0.000602	0.000705
Hind right leg tarsus	0.000612	0.000718
Hind left leg coxa	0.004742	0.005556
Hind left leg trochanter	0.000384	0.000449
Hind left leg femur	0.007603	0.008907
Hind left leg tibia	0.002244	0.002629
Hind left leg metatarsus	0.000589	0.000690
Hind left leg tarsus	0.000646	0.000757
Head	0.092102	0.107905
Thorax	0.052656	0.061690
Petiole	0.002338	0.002740
Abdomen	0.092975	0.108928

## 1.3 Calcul des métriques

### 1.3.1 Traitement des données cinématiques brutes

Les données brutes de positions des différents points traqués ont été filtrées par un filtre passe-bas Butterworth aller-retour à 4 Hz (permettant d'avoir un traitement fidèle de la bande passante et sans altération du signal). Ce filtre a permis de lisser le bruit électrique et la variabilité de l'opérateur ou du suivi automatique à pointer le pattern de cuticule identifié sur la première image. Les données de pointage manquantes à cause de masquages ont été interpolées sur 5 images consécutives avec la méthode du Quintic Spline (QSP) qui ajuste les données brutes à des polynômes du 5e degré. Cette méthode calcule les valeurs à interpoler en minimisant la variance de l'erreur estimée entre le point à interpoler et des données brutes.

### 1.3.2 Calcul du centre de masse global

Comme mentionné en Section 5, le CoM est souvent utilisé pour l'étude du mouvement. Le calcul de cette métrique passe par le calcul de la position du centre de masse de chacun des segments de l'individu.

On appellera ( $Cg_i$ ), la position du centre de gravité du segment  $i$  de la fourmi. Le  $Cg_i$  de chacun des segments des fourmis participant au transport collectif sur la vidéo a été calculé à partir des données morphologiques obtenues après segmentation de l'ouvrière de *P.longicornis* que nous avons scannée (Fig.37A) et des données de l'étude cinématique. Pour cela, nous avons segmenté grossièrement la totalité de la fourmi en attribuant aux muscles et à la cuticule la même identité avec 3D slicer. Ensuite, nous avons dissocié manuellement chacun des 4 segments d'intérêt (tête, tronc, pétiote et gastre) des autres segments par suppression des jonctions entre ces segments. Puis, nous avons calculé la position de chaque  $Cg_i$  avec 3D slicer. Nous avons ensuite placé manuellement sur le scan les 5 points anatomiques qui nous ont permis de définir le modèle filaire de la cinématique permettant de représenter chaque segment corporel par une ligne droite (tête, thorax, pétiote, abdomen). Nous avons ensuite extrait les coordonnées des  $Cg_i$  et des points anatomiques à partir du scan. Enfin, nous avons effectué avec Géogébra une projection orthogonale des  $Cg_i$  sur le segment  $i$  associé (Fig.37B). La projection du  $Cg_i$  ( $Proj_i$ ) sur les vecteurs représentant chaque segment corporel permet de calculer un coefficient pour chaque segment. Ce coefficient a été défini comme le rapport de la distance entre le point projeté et le point distal du segment (sur un axe allant de la tête vers l'abdomen) sur la longueur du segment étudié :

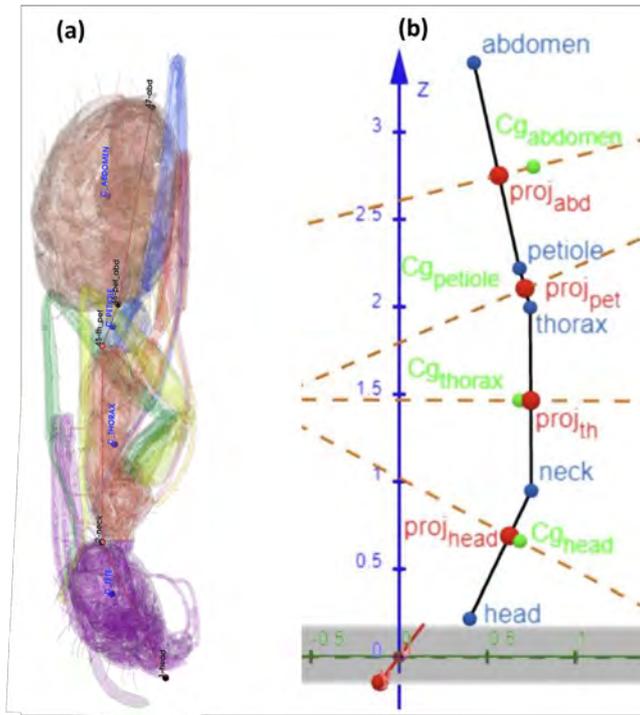


FIGURE 37 – **Positionnement et projection des centres de gravité des segments de la fourmi.** (A) Repères anatomiques utilisés pour le suivi vidéo (noir) et centres de gravités issus du scanner (bleu) . (B) Représentation des projections orthogonales avec Geogebra 3D. Repères anatomiques des vidéos (bleu), centre de gravité segmentaire (vert), projection des centres de gravité le long de l'axe de projection (rouge) sur les segments définissant le modèle filaire.

$$\text{Coef}_i = \frac{\|\text{Proj}_i - \text{point.dist}\|}{\|\text{point.dist} - \text{point.prox}\|} \quad (18)$$

Ces coefficients ont été utilisés pour recalculer la position des  $Cg_i$  sur chaque image des vidéos pour chacun des segments corporels de toutes les fourmis participant au transport collectif suivant l'équation :

$$Cg_i = \text{Point}_{prox} + \text{Coef}(\text{Point}_{dist} - \text{Point}_{prox}) \quad (19)$$

Pour compléter ces valeurs les masses segmentaires  $m_i$  ont été calculées en redistribuant la masse totale de la fourmi proportionnellement aux volumes des différents segments considérés.

Enfin le centre de gravité global de chaque fourmi a été calculé comme :

$$CoM_f = \left( \frac{\sum_i m_i Cg_i}{m_f} \right) \quad (20)$$

avec  $m_i$  la masse du segment  $i$  et  $Cg_i$  la position du centre de masse de chaque segment  $i$  de la fourmi  $f$  et  $m_f$  sa masse totale.

### 1.3.3 Calcul des vitesses et accélérations

A partir des  $CoM_f$  les vitesses et les accélérations de chaque fourmi sont calculés comme :

$$\vec{v}_f = \frac{dCoM_f}{dt}, \quad \vec{a}_f = \frac{d^2CoM_f}{dt^2} \quad (21)$$

où  $\vec{v}_f$  représente la vitesse du  $CoM_f$  de la fourmi f et  $\vec{a}_f$  son accélération avec :

$$\vec{a}_c = \frac{d^2CoM}{dt^2} \quad (22)$$

où  $\vec{a}_c$  représente l'accélération du CoM de la charge et  $m_c$  la masse de la charge (8.2 mg).

## 1.4 Principe fondamental de la dynamique

Nous avons appliqué le principe fondamental de la dynamique (PFD) à deux fins, i) d'abord pour estimer la force appliquée par la fourmi sur la charge à partir de l'accélération de ses masses segmentaires, puis ii) pour estimer l'accélération du CoM de l'objet transporté lorsqu'il était soumis aux forces appliquées par chaque fourmi.

Pour ce faire, nous avons considéré que l'accélération des segments de la fourmi signait sa force d'action sur l'objet selon le PFD.

$$\sum \vec{F}_{\text{ext}} = \sum_f m_i \vec{a}_{i=M.ag} \quad (23)$$

avec  $\vec{F}_{\text{ext}}$ , la somme des forces externes appliquées sur la fourmi,  $m_i$  la masse des segments de la fourmi, M la masse de la fourmi et  $\vec{a}_g$  l'accélération de son centre de masse.

Dans un second temps, le PFD peut être appliqué à l'objet transporté isolé lorsqu'il est soumis aux forces externes appliquées par les fourmis. On peut donc écrire :

$$\sum \vec{F}_{\text{ext}} = m_c \vec{a}_c \quad (24)$$

avec  $\vec{m}_c$  et  $\vec{a}_c$  la masse et l'accélération de l'objet, respectivement.

Le postulat que nous voulons vérifier peut donc être décrit par la relation :

$$\sum \vec{F}_{ext} = \sum_f m_i \vec{a}_i = m_c \vec{a}_c \quad (25)$$

On a considéré ici que les forces externes développées par les fourmis. Il s'agit des forces d'action de la fourmi sur l'environnement extérieur et donc de la somme des forces appliquées au sol et à la charge transportée. Le poids n'est pas pris en compte ici puisque seul le déplacement dans le plan horizontal a été étudié.

On peut donc approximer l'équation (25) comme :

$$\sum \vec{F}_{ext} = \vec{R}_{sol} + \vec{F}_c \quad (26)$$

En couplant les données cinématiques (accélérations) dans le plan horizontal et les données inertielles (masses segmentaires et positions des centres de masse), les forces d'action des fourmis sur la charge (en X, axe transverse du pont, et Y axe longitudinal) et leur moment résultant selon l'axe Z (perpendiculaire au plan X/Y) peuvent être calculés à chaque image prise sur la durée du transport .

#### 1.4.1 Moments de force

Les moments de force ( $M_F$ ) provoqués par chacune des fourmis participant au transport collectif ont été calculés individuellement par le produit vectoriel entre le vecteur force obtenu pour chaque fourmi (d'après eq.(23)) et le vecteur bras de levier ( $\vec{OA}$ ) qui correspond au segment reliant le  $C_g$  de la charge au point d'accroche de chaque fourmi.

$$M_F = \vec{F}_{ext} \wedge \vec{OA} \quad (27)$$

où O représente le  $C_g$  de la charge et A le point d'accroche des fourmis sur la charge.

Les coordonnées de positions de marqueurs (axe vertical : Z) n'ayant pas été définies, ces valeurs ont été mises à 0 par défaut. Les moments n'ont donc pu être calculés que comme résultant des actions dans le plan horizontal. Le moment de force globale appliqué à l'objet a ensuite été calculé en sommant les moments de force produit par chaque fourmi.



# A 2D kinetic approach of collective load carrying in *Paratrechina longicornis* ants

Jordan Drapin<sup>1\*</sup>, Pierre-Alexandre Grott<sup>1</sup>, Gerard Latil<sup>1</sup>, Vincent Fourcassié<sup>1</sup>, Pierre Moretto<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA) - Centre de Biologie Intégrative (CBI), Toulouse, France. \*Corresponding author. Email: jordan.drapin@live.fr

**Keywords:** Collective load transport; Ant's locomotion; Biomechanics; Kinetic.

## 1. Introduction

The performances of social insects are inspiring robotics because of their remarkable cooperation in collective tasks. Yet, the phenomenon of collective transport in ants is poorly understood, although it has been reported in at least 40 genera of Formicidae (Hölldobler 1990). Cooperative transport occurs when a group of individuals works together to move an otherwise unmanageable object.

The analysis of load motion from single-ant trajectory data, shows that, while the combined force of the group determines the speed of the load, it is individually informed ants that steer the direction of its movement (Gelblum et al. 2015). However, analysing an ant's locomotion is challenging because of the complexity of its body composed of a trunk composed of 6 segments and its 6 legs composed of six main segments. In fact, to study collective transport behaviour, previous works have been using one or few individual's trajectories or have considered mainly the joint locations of the three main segments of the body (Gelblum et al. 2015, Reinhardt et al. 2014).

To understand how an individual may influence the entire group, and to overcome this limitation, this study proposes to perform a 2D kinematic analysis of a collective transport in the long horn crazy ant *Paratrechina longicornis*. Our assumption is that the acceleration of the ant main segments ( $\vec{a}^{\tau}$ ) allows to calculate their action forces on the load according to the fundamental principle of physics (FPP,  $\Sigma \vec{F}^{\tau} = m \vec{a}^{\tau}_g$ ) and can explain the acceleration of the load center of mass ( $\vec{a}^g$ ). This study is a first attempt to verify the PFD assumption on the basis of the simplification of the forces to the accelerations measured through kinematics. To this aim, we reconstruct the displacement of the body segments of each ant during a collective load carrying task. We suggest that this method could be used to undertake quantitative analysis and predict new

qualitative features of the influences that occurs during a collective transport process.

## 2. Methods

### 2.1 Model and bait calibration

For the purposes of our experiments, we used wild colonies of *P. longicornis* (detention certificate n. R02-2021-09-08-00002) collected in Fort-de-France (Martinique, France). In natural environment the workers of this species can carry insects often much larger than their own size (2.5–3 mm) and much heavier than their own weight ( $0.5 \pm 0.1$  mg) by using impressive displays of cooperative transport (Wetterer et al. 2008). In the lab, to avoid the deformation of the load and mimic a large insect we used a plastic square (0.5 x 0.5 x 0.1 mm, 8.2 mg) smeared with meal worm haemolymph. The size of the load was chosen to initiate a spontaneous collective behaviour with the only limit of being able to see all ants in the camera field during the transport. For the experiment, workers from the entire colony were able to move freely from the nest to a foraging area through a walkway.

### 2.2 Setup

In order to obtain the kinematic of a group of ants carrying collectively a load, we filmed them from above while walking on the walkway (20 x 2 cm). Three infrared strobe spots, synchronised with a camera sampled at 300 Hz, were used to illuminate the walkway, allowing us to reveal the ants' joints. The X, Y axes corresponding respectively to the antero-posterior and medio-lateral directions of the walkway, were defined and calibrated by digitising the points of a control object (Lego® brick) of known dimensions.

### 2.3 Polyarticulated model tracking

Using Vicon Motus (v.10, R&D Vision) the corners of the carried object, as well as the location of 5 anatomic points (mandible extremities, neck, proximal and distal extremities of the petiole and abdomen) of each ant, were digitized and specified in an external 2D coordinate frame (fig.1a). This allows us to build a polyarticulated model composed of four segments (head, thorax, petiole, abdomen) for each of the four ants and the load they transport.

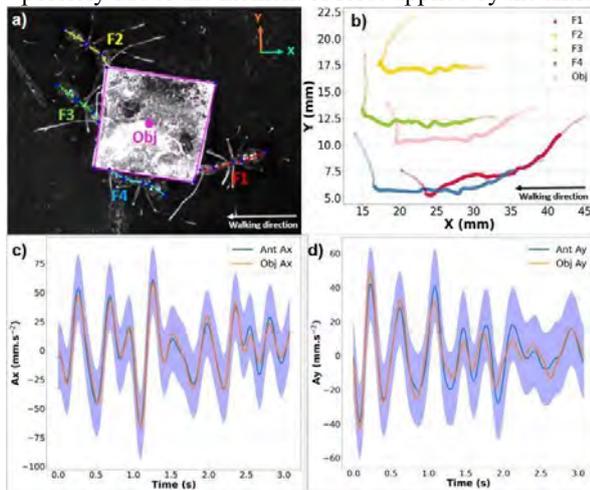
### 2.3 Setup and anatomic segment tracking

Using Python (v3.12.2) the X and Y acceleration of each ant's segments on the 925 frames of the video recording were calculated along with the position of their barycenter using the coordinates (X or Y) of the points tracked at the two segment extremities with a 4 Hz Butterworth filter

### 3. Results and discussion

In total 24 points were digitized including the ants' body segments and the 4 corners of the load carried (fig.1a). These points were then used to build a 2D stick model system. The trajectories of the center of each ant's body segments and that of the load in the XY reference frame was then reconstructed (fig.1b). The trajectory of the ants is straight during most of the record, they then turn clockwise during the last quarter of the record.

The acceleration of the load and of the ants (fig.1c, d) calculated from these points have similar shapes during the 2 first seconds of the transport (fig.1c, d). After this time, the shape of the curves varies, which can correspond to the time of the beginning of the rotation of the load that occurs at the end of the recording, possibly due to the moment of force applied by the ants.



**Figure 1.** (a) Locations of the anatomic points on the ant bodies (5 points) and on the load (4 points). The nest was on the left of the image. (b) Ant and load center trajectories. (c, d) Evolution of the mean of the acceleration of the ant's body (solid blue) and of the load carried (orange), respectively on the X and Y axis. Blue-shaded regions represent the standard deviation around the mean values.

Other methods have been used to characterize the displacements of individual ants, such as the evolution of the variation of the center of mass (Reinhardt et al 2014; Merienne et al. 2019; Drapin et al. 2021) using 3D kinematics (Merienne et al. 2021; Drapin et al. 2021; Arroyave-Tobon et al. 2022) and morphometry (Drapin et al. 2021; Aibekova et al. 2022). By combining the variation of the position of the center of mass with kinematics data regarding the precision of the morphometry, new perspectives are opened on the participation and influence of each individual during a load carrying task in term of forces and momentum.

### 4. Conclusions

The purpose of this study was to test a method to estimate the forces applied by four ants on a load they carry collectively. The results demonstrate the accuracy of the method to identify the translations of the object due to the forces of the ants. Further investigation will enable us to propose a method allowing to consider both 3D translations and rotations and, eventually, to calculate the forces and moment of forces applied by the ants. This will improve our understanding on the role and efficiency of each ant during a collective load transport task. Finally, this study could be useful in biological and ethological study in general but also helpful for biomimetic applications.

### Funding

This work has been supported by the CNRS AO MITI Biomim. JD work was supported by a scholarship from the Collectivité Territoriale de Martinique.

### Conflict of Interest Statement

The authors report no conflicts of interest in this work.

### References

- Aibekova L., Boudinot BE., Beutel RG.(2022). The skeletomuscular system of the mesosoma of *Formica rufa* workers (Hymenoptera:Formicidae). *Insect Syst. Div.*:6:2.
- Arroyave-Tobon S., Drapin J., Kaniewski A., Linares J-M., Moretto P. (2022). Kinematic Modeling at the Ant Scale: Propagation of Model Parameter Uncertainties. *Front. Bioeng. Biotechnol.* 10:767914.
- Drapin J., Arroyave-Tobon S., Linares J-M., Fourcassié V., Moretto P. (2021). 3D kinematic of the leg joints at the ant scale. *Comp Meth Biomech Biomed Eng.* 24: S61-S62.
- Hölldobler B.(1990). *The ants*. Springer-Verlag 72: 2.
- Merienne H., Latil G., Moretto P., Fourcassié V. (2019). Walking kinematics in the polymorphic seed harvester ant *Messor barbarus*: influence of body size and load carriage. *J Exp Biol.*
- Gelblum A., Pinkoviezky I., Fonio E., Ghosh A., Gov N., Feinerman O. (2015). Ant groups optimally amplify the effect of transiently informed individuals. *Nat. Com.* 6, 7729.
- Reinhardt L, Reinhard B. (2014). Level locomotion in wood ants: Evidence for grounded running. *J Exp Biol*
- Wetterer, J. K. (2008). Worldwide spread of the crazy ant. *Myrmecol. News* 137–149.

**Received date:** leave blank

**Accepted date:** leave blank

**Published date:** leave blank

**Volume:** leave blank

**Publication year:** leave blank

## 4 Discussion

L'étude présentée dans ce chapitre avait pour but d'évaluer la contribution cinétique de chaque individu au cours d'un transport collectif de charge chez la fourmi *P.longicornis*. En se basant sur les données de déplacements des repères anatomiques récoltées dans la partie III, cette étude cherche à savoir si la somme des forces extérieures (les forces appliquées par les fourmis) vérifie le second principe fondamental de la dynamique. Comme attendu, nous avons révélé la présence d'une coordination entre les fourmis et la charge lors du transport de cette dernière vers le nid (Fig. sec.4). Les résultats obtenus montrent également que les différents segments des fourmis permettent de rendre compte de la dynamique du transport collectif de la charge. Malgré la concordance entre les accélérations produites par les fourmis et l'accélération de la charge, il semblerait que les fourmis ne se déplacent pas exactement de façon synchrone, bien que les accélérations soient toujours en phase durant le déplacement (Fig.38A et B). Nous pouvons ainsi noter que les fourmis F1 et F4, qui font face à la direction du nid produisent des patterns d'accélérations et de force avec un ordre de grandeur plus proche que les fourmis F2 et F3 qui se déplacent dos au nid. Ces résultats suggèrent une modulation de l'accélération des fourmis en fonction de leur position par rapport au nid.

De plus, les vidéos montrent que la charge commence à tourner un peu avant  $t=3\text{sec}$ , signe d'un changement dans la dynamique du transport. De façon assez surprenante, les fourmis F2- F3- F4 produisent chacune des forces en X opposées à celle produite par la fourmi F1 alors que sur l'axe Y les forces produites par chacune des fourmi F1-F3-F4 sont similaires à celle produite par la fourmi F2 (Fig.38A et B).

Néanmoins, l'étude des moments de force réalisée (Fig.39) ne suggère pas qu'une des quatre fourmis ait un rôle particulier dans le transport. Les fourmis semblent fournir des efforts variables dans le temps pour tourner la charge dans le sens anti-horaire (valeurs négatives) ou dans le sens horaire (valeurs positives) dans l'axe antéro-postérieur ou médio-latéral. Leurs actions combinées sur la charge génèrent un moment de force fluctuant autour de zéro (mais non nul), responsable de la rotation de la charge observée pendant le transport collectif lorsque l'amplitude du moment de force global diminue.

Il est important de noter que nos expériences sont contraintes par la taille du champ de la caméra, la taille des fourmis, et le poids - donc la taille - de la charge permettant de favoriser les transports collectifs. En effet, la profondeur de champ des caméras et la taille des fourmis déterminent la taille de la charge et la largeur du pont qui peuvent être utilisées. Nous avons pu également

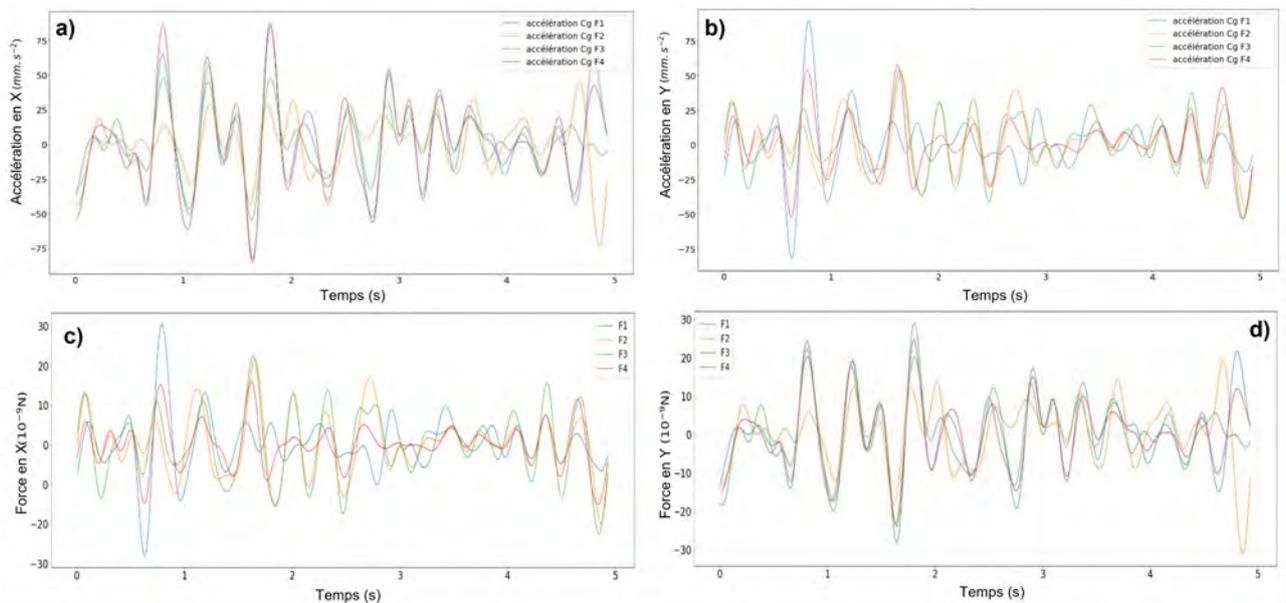


FIGURE 38 – Accélération des segments des fourmis (A et B) et forces produites (C et D) au cours du transport de charge selon l'axe antéro-postérieur et l'axe médio-latéral respectivement. Les accélérations ont été calculées à partir de la position des centres de gravité segmentaires de chacun des segments d'intérêt. Les forces ont été calculées en utilisant les masses des fourmis (F1=0.5 mg, F2=0.6mg, F3=0.6 mg, F4=0.4mg).

remarquer que l'extrapolation des données cinématiques pouvait être impactée par la précision de la fenêtre glissante utilisée pour le calcul. Or pour cette étude, la perte d'informations était bien trop conséquente pour analyser le transport collectif sans extrapolation. La meilleure solution pour réduire ce biais serait l'utilisation des autres caméras du dispositif, permettant le passage en 3D. Une méthodologie similaire à celle utilisée pour l'étude de la cinématique au niveau individuel serait envisageable pour l'étude du transport collectif, bien que très fastidieuse de par le nombre élevé de segments à traquer (34 segments pour chaque fourmi impliquée dans le transport collectif) (Beutel et al., 2014). Les segments proches du corps (i.e, coxa et trochanter) devraient dans notre cas être fusionnés mais cette approximation devrait être négligeable (Cavagna and Kaneko, 1977). On pourrait néanmoins avec cette méthode retrouver la position des points manquants sur l'image d'une caméra en utilisant les images des autres caméras et obtenir également des données sur l'axe Z, ce qui pourrait permettre de mettre mieux en évidence le rôle de certaines fourmis suggéré par cette étude (Czaczkes and Ratnieks, 2013).

Contrairement à nos attentes, l'égalité formulée par le PFD entre les forces appliquées par les fourmis sur la charge et le produit de la masse de la charge par son accélération n'a pas été retrouvé, que ce soit sur l'axe antéro-postérieur ou l'axe médio-latéral (Fig. sec.4). Il est probable que les forces considérées dans cette étude ne soient pas les seules à prendre en compte pour respecter le principe fondamental de la dynamique. L'efficacité du transport par des groupes de fourmis pourrait s'expliquer en partie par leur capacité à surmonter les forces de rotation. Les individus coopèreraient pour soutenir l'objet afin que les forces de rotation s'équilibrent, et donc s'annulent au cours du

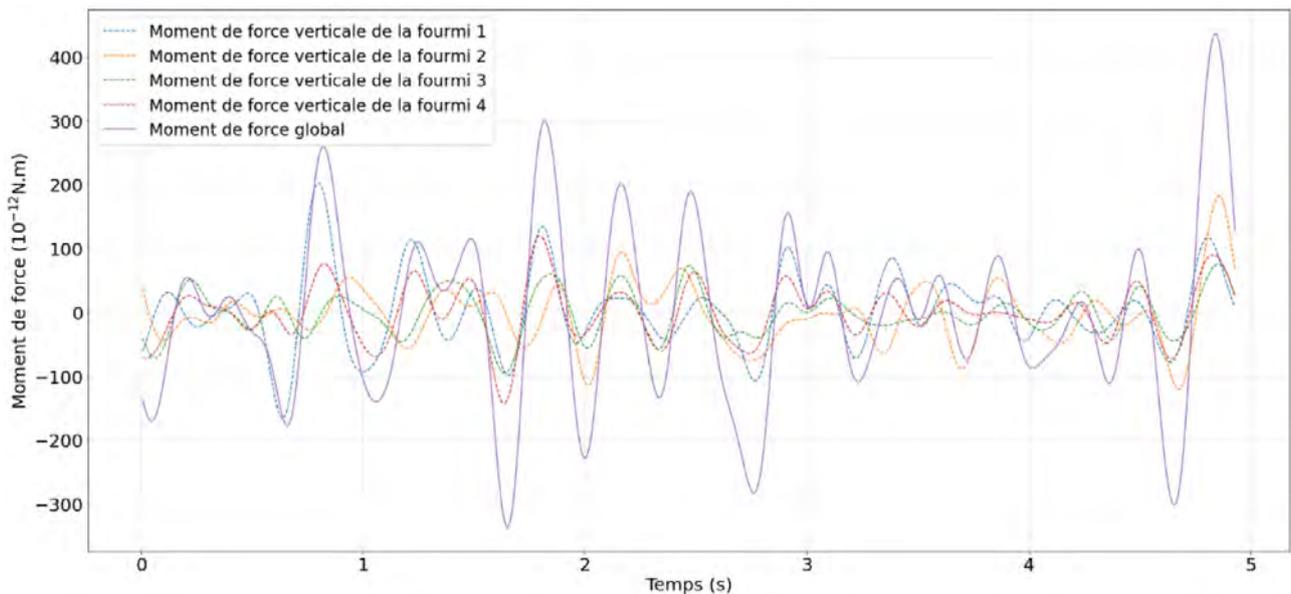


FIGURE 39 – Moments de force appliqués à la charge selon l'axe vertical Z au cours du temps. Le moment de force global (violet) représente la somme des moments de chaque fourmi

mouvement. On peut supposer que les fourmis optimisent à la fois le nombre d'individus à mobiliser autour de la charge mais aussi le placement des individus autour de cette dernière. On sait en effet que le placement des individus autour de la charge n'est pas aléatoire, les coins de l'objet étant favorisés comme point d'agrippement (Czaczkes et al., 2011). L'orientation de la charge peut être aussi modifiée par les fourmis afin de minimiser les frictions avec le sol (Czaczkes et al., 2011).

De plus, certaines fourmis ont tendance à abandonner le transport si elles ne sont pas utiles sur le plan mécanique (Franks, 1986). Ainsi, les règles modulant la présence des individus autour de la charge pourraient favoriser certaine disposition des individus autour de celle-ci et donc moduler son orientation à l'avantage des fourmis. L'ensemble de ces paramètres pourrait permettre par exemple de diminuer la force nécessaire pour maintenir l'objet dans une position optimale, permettant son transport. Pour vérifier cette hypothèse il serait intéressant de faire un suivi des positions occupées par les fourmis autour de l'objet, depuis sa découverte jusqu'à son transport, afin d'identifier les fourmis participant au transport et mettre en relation leur arrivée sur l'objet avec la position qu'elles occupent autour de celui-ci en fonction de celle occupée par les autres fourmis.

La position de chacune des fourmis autour de la charge pourrait donner des indices sur le rôle qu'elle joue dans le transport, par exemple l'action de supporter la charge qui est observée durant le transport de charge collectif chez les humains (Sghaier et al., 2020). La coopération entre fourmis pourrait aussi découler de la coordination du mouvement de leurs pattes, que nous n'avons pas prises en compte ici. Chaque fourmi pourrait augmenter le nombre de pattes en contact avec le sol par rapport à ce qui est possible lors d'un transport solitaire, et pourrait favoriser le maintien de la

démarche en tripode alterné (Zollikofer, 1994). Ainsi, lors du balancement d'une des pattes d'une fourmi, le poids soutenu pourrait être compensé par les autres fourmis ayant gardé leurs pattes en contact avec le sol (Franks, 1986), ce qui pourrait minimiser les efforts fournis par l'ensemble des fourmis tout en maintenant leur stabilité. Cependant, pour bénéficier de cet avantage et se déplacer à la même vitesse que les individus solitaires, le groupe devrait présenter une démarche plus rapide. Si ces hypothèses étaient valides pour expliquer l'efficacité des groupes, ces derniers devraient être composés d'un nombre d'individu optimal permettant de maximiser la vitesse du transport sans pour autant que ce nombre corresponde au nombre maximal de fourmis pouvant se positionner autour de l'objet. Ainsi, chez les fourmis légionnaires, 88% des transports collectifs sont réalisés par des dyades qui semblent constituer les groupes les plus efficaces pour transporter des grosses charges (Franks, 1986). L'étude de l'efficacité du transport collectif pourrait donc être complétée en regardant si les membres du groupe maximisent le nombre de pattes au sol à tout moment pour favoriser la stabilité du système. Bien qu'il ne soit pas possible à l'heure actuelle de faire la distinction entre ces explications et la façon dont les groupes peuvent transporter de très gros objets, il semble que la performance du groupe soit bien en lien avec la somme des performances individuelles de chacun de ses membres.

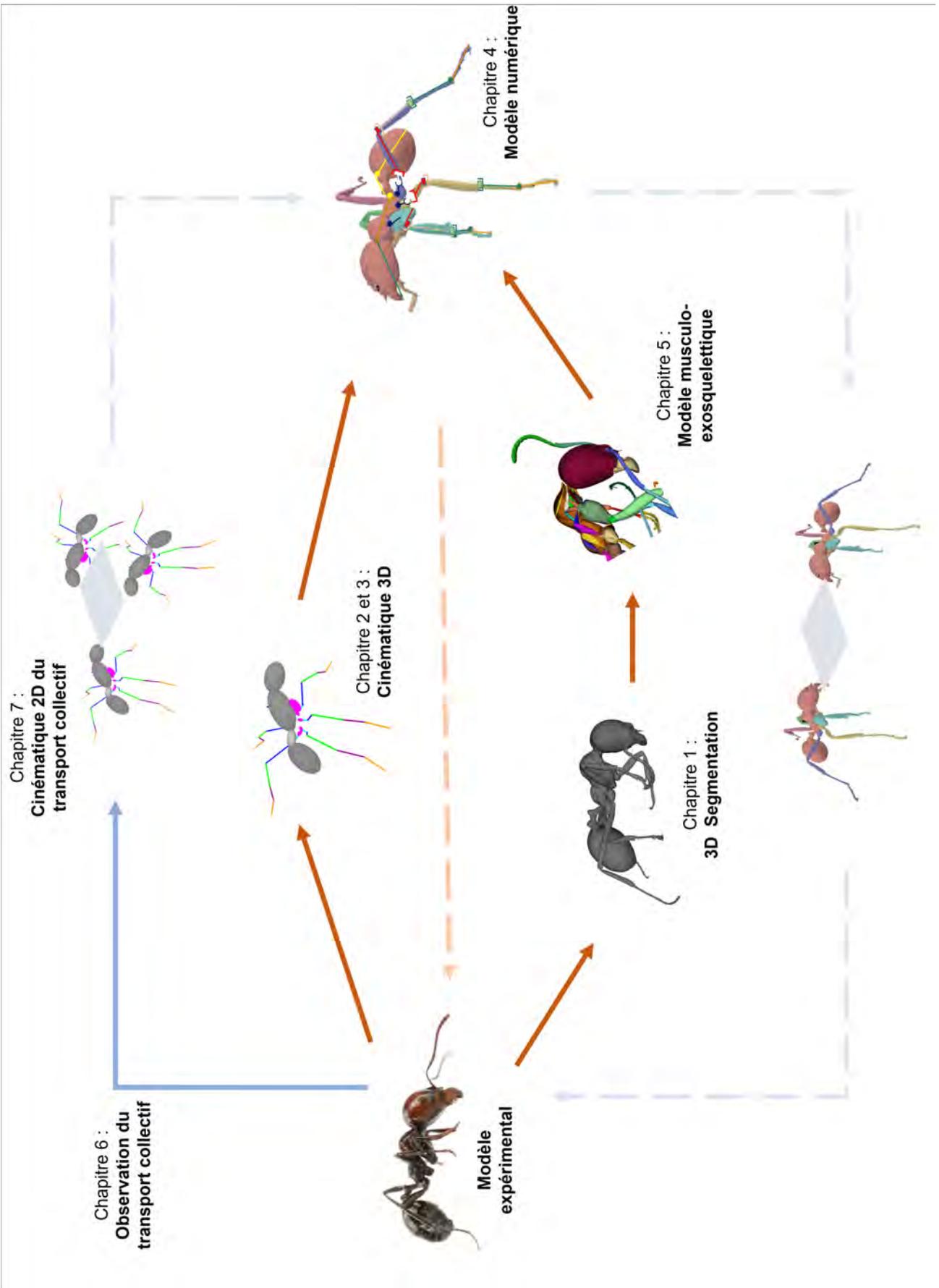
Les pattes n'ont pas été prises en compte dans le calcul des forces dans cette étude. Cependant, la plupart des travaux de la littérature montrent que la prise en compte des segments les plus gros (tête, thorax, abdomen), suffisent pour décrire l'évolution du CoM (Cavagna and Kaneko, 1977; Merienne et al., 2020; Anderson et al., 2020). Or, il a été suggéré dans l'étude précédente que le fait de ne pas considérer les pattes pouvait induire une erreur dans la détermination de la position globale du CoM. En ce sens, à l'échelle de la fourmi, la prise en compte des pattes, pondérées par leur masse respective, pourrait aider à compléter les hypothèses de la prise en compte des pattes pour le calcul du CoM, des vitesses et des accélérations. Pour augmenter la précision dans la détermination du CoM, il faudrait de plus calculer la position de centre de masse de chaque segment à partir de données morphologiques de chaque individu pour prendre en compte leurs caractéristiques propres. Enfin, il faudrait pouvoir dissocier tous les éléments composant chaque segment (cuticule, hémolymphe, muscle...) et connaître les valeurs de densité tissulaire spécifiques à la fourmi afin d'estimer la masse exacte de chaque segment.

La quantification des forces exercées par les pattes sur le substrat pourrait aussi être importante pour mieux comprendre le rôle exercé par chacune des fourmis lors d'un transport collectif. Cependant, les quelques résultats obtenus sur le sujet ne vont pas toujours dans le même sens. Les pattes avant semblent jouer un rôle prépondérant dans la décélération en début de phase d'appui d'un

tripode (Reinhardt et al., 2009 ; Reinhardt and Blickhan, 2014a ; Wohrl et al., 2017). Les pattes du milieu, ont-elles un rôle moins clair. Elles semblent contrebalancer les forces latérales des deux pattes opposées du tripode auquel elles appartiennent. Elles restent en appui plus longtemps et se coordonnent avec la patte avant, ce qui pourrait leur conférer dans certains cas, notamment lors des mouvements de rotation, un rôle de propulsion (Reinhardt and Blickhan, 2014a). Enfin, les pattes arrières produisent toujours une force importante permettant de propulser la fourmi vers l'avant (Reinhardt et al., 2009; Reinhardt and Blickhan, 2014; Wohrl et al., 2017). Elles peuvent accrocher le substrat en fin d'appui (Merienne, 2019) ou trainer sur celui-ci. La spécification du rôle des pattes et la quantification des gammes de valeurs de forces produites lors d'un transport de charge pourrait aider à mieux comprendre le rôle de chaque fourmi au cours d'un transport collectif. On pourrait aussi à plus long terme tenter d'étudier d'autres forces pouvant rentrer en jeu dans le transport collectif, telles que les forces de tension de surface liées aux propriétés physiques de l'arolium (Endlein and Federle, 2008; Billen et al., 2017) (structure d'adhésion se trouvant à l'extrémité du dernier tarse), les forces de Van der Waals permettant l'adhésion des structures au substrat (Autumn et al., 2002) ou bien les forces électrostatiques (Federle et al., 2001).

En conclusion, nous avons réussi dans cette partie, à mettre au point une méthode permettant l'estimation des forces biomécaniques à partir de données cinématiques et inertielles. Plus généralement, nous fournissons une trame à suivre pour l'analyse du déplacement du corps complet de la fourmi et des pistes pour l'étude de la biomécanique du transport collectif. En accord avec les attentes formées sur la base d'autres études d'arthropodes, la cinématique 3D des segments tend à reproduire les motifs du tripode alterné retrouvé en marche libre. Néanmoins, l'évolution du CoM, bien que les motifs initiaux restent identiques, tend à être minimisée dans les études où tous les segments ne seraient pas pris en compte.





## **Septième partie**

### **Discussion générale et conclusion**



# 1 Synthèse des résultats

Ce travail est basé sur l'idée que de subtiles différences dans le système musculo-exosquelettique et/ou les performances biomécaniques des individus pourraient expliquer la spécialisation comportementale de certaines ouvrières au sein des colonies de fourmis, et donc la division du travail observée dans ces colonies. Nous avons d'abord recherché si la variabilité des performances dans le transport de charge observée entre les individus d'une même colonie pouvait être liée à des différences dans leur morphologie externe ou interne. Nous avons ensuite étudié le comportement locomoteur des individus et nous avons cherché à savoir si l'efficacité d'un patron locomoteur du point de vue biomécanique pouvait être expliqué par la coordination entre les différents segments corporels d'un individu, ou de plusieurs dans le cas du transport collectif. Pour répondre à ces questions, nous avons développé un modèle numérique de fourmi qui a nécessité d'une part des données structurelles, issues de reconstructions de scans, et d'autre part des données cinématiques, issues de reconstructions 3D de vidéos de déplacements de fourmis.

Dans un premier temps, nous avons identifié et quantifié l'ensemble des structures liées au transport de charge ou à la locomotion chez la fourmi (partie III). A l'aide de scanners permettant une reconstruction 3D de la partie externe et interne du corps des individus, nous avons comparé les trois morphes de la caste ouvrière de *Messor barbarus* sur la base du volume occupé par les différentes structures d'intérêt dans leur thorax. Nous avons ensuite caractérisé la locomotion individuelle lors d'un déplacement libre (partie IV). Pour cela nous avons quantifié la précision requise pour reproduire le déplacement d'une fourmi et nous avons décrit ce déplacement à partir des variations dans la position du CoM de la fourmi et en décomposant la cinématique articulaire de ses segments corporels. Puis nous avons tenté de reproduire les mouvements de la fourmi en créant un modèle numérique issu d'un modèle cinématique (partie V) qui englobe également les données morphométriques. Nous avons pu évaluer les facteurs d'incertitude du modèle et proposer une simulation de la locomotion en accord avec les structures externes et les mouvements des fourmis. Nous avons également estimé un ensemble de paramètres permettant de caractériser les muscles de la fourmi dans ce modèle et calculé l'activation des muscles associée au mouvement. Enfin, nous avons proposé une approche pour caractériser la locomotion des fourrageuses de *Paratrechina longicornis* lors d'un déplacement collectif (partie VI).

Ce travail a permis de mieux comprendre l'organisation et la mécanique du système musculo-exosquelettique d'un hexapode, la fourmi. Il propose également une méthode d'optimisation des paramètres permettant la modélisation de sa locomotion. Cette recherche pourrait aussi contribuer

à améliorer les performances de certains robots, en mettant notamment en lumière les domaines à prioriser pour le développement de robots hexapodes. La capacité des fourmis à transporter une charge serait déterminée par un ensemble de facteurs internes et externes permettant de résoudre de façon optimale les contraintes articulaires afin d'optimiser l'efficacité du transport de charge, et donc maximiser la *fitness* de la colonie.

## 2 Morphométrie

Les investigations anatomiques que nous avons menées dans cette étude montrent qu'il existe des différences dans le volume relatif des muscles responsables de la locomotion ou de la stabilisation de la tête entre les différents morphes d'ouvrières dans les colonies de *M. barbarus*. Les résultats présentés ici ont été obtenus à partir de données recueillies sur seulement neuf spécimens. Ils n'offrent donc que des tendances qui restent à confirmer ou infirmer. Les différentes techniques auxquelles nous avons fait appel ont toutefois permis de documenter de façon très détaillée les différentes structures anatomiques impliquées dans la locomotion et le transport de charge chez la fourmi.

La caractérisation de ces structures aurait pu être complétée par l'utilisation d'une combinaison de méthodes traditionnelles et modernes, ce qui nous aurait permis d'augmenter la taille de notre échantillon et donc d'étayer nos résultats sur le plan statistique. Les méthodes traditionnelles d'étude anatomique de l'insecte, basées sur des coupes histologiques, permettent d'obtenir des descriptions très précises et détaillées des structures anatomiques (Saini et al., 1982; Mikó et al., 2007). Cependant, les protocoles de coloration histologique peuvent varier d'une étude à l'autre et, surtout, les informations tridimensionnelles sont généralement peu ou pas accessibles à partir des coupes histologiques (Wipfler et al., 2019). Les coupes histologiques peuvent toutefois être très utiles pour l'identification de petites structures qu'il serait sans doute impossible de distinguer sur les scans obtenus par microtomographie. Dans le cas du thorax des *Messor*, cela pourrait concerner les minuscules muscles respiratoires, qui sont généralement difficile, voire impossible, à observer sur les scans.

Une autre méthode utilisée pour l'étude des structures anatomiques de l'insecte est la microscopie électronique à balayage (MEB). Cette méthode fournit des informations sur les structures de surface (Friedrich and Beutel, 2008; Wipfler et al., 2019) qui peuvent avoir un intérêt dans un contexte fonctionnel et taxonomique. Les images obtenues par MEB permettent de distinguer les détails de structures comme les griffes, les poils ou les écailles, en utilisant un effet stéréo, un fort grossissement et une résolution élevée. Couplé à la microphotographie, qui enregistre d'autres types d'informations comme la coloration, indicateur de la densité des structures (Wipfler et al., 2019), le MEB permet

d'étudier les changements progressifs de densité et d'obtenir par exemple des informations sur la densité de la cuticule. Cette méthode nous aurait permis de caractériser la cuticule et les muscles des fourmis en estimant leur densité et cette information aurait pu être intégrée ensuite dans nos simulations. Cette information aurait pu être obtenue en segmentant la cuticule sur les scans du microtomographe, mais avec un degré de précision qui serait toutefois dépendant de la résolution du scanner utilisé. Ainsi, on aurait pu mieux comprendre comment ce paramètre affecte la locomotion ou la mobilité du thorax.

Enfin, la microtomodensitométrie ( $\mu$ CT) nous a permis d'accélérer l'acquisition de données anatomiques malgré le temps de traitement assez long des scans qui reste cependant plus court que le temps nécessaire pour l'analyse de coupes histologiques (Wipfler et al., 2019). Cette technique semble idéale pour la reconstruction 3D des structures externes et internes telles que les sclérites, les muscles, les nerfs et les glandes (Wipfler et al., 2019; Aibekova et al., 2022; Katzke et al., 2022; Richter, 2022; Khalife et al., 2022). Cependant, le frein à l'utilisation de la  $\mu$ CT reste tout de même le coût de l'appareil et le degré d'incertitude de chaque scan (résolution insuffisante sur un corps complet, incertitudes lors de la phase de teinte musculaire, de rendu des scans, de placement de l'individu). Concernant l'analyse des scans, bien que la plupart des logiciels que nous avons utilisés pour les rendus soient assez coûteux (Amira, VGStudio), de nombreux logiciels alternatifs équivalents sont maintenant disponibles en *open access* (3D slicer, Biomedisa). Il faut aussi veiller à bien préserver les échantillons quand leur disponibilité est faible. Par exemple une fourmi dont on a étudié la cinématique et que l'on veut scanner ensuite doit être préservée dans son intégralité et ne doit absolument subir aucun dommage. Un petit nombre d'échantillons restreint aussi naturellement le nombre de scans qui peuvent être réalisés. Lors de l'utilisation du microtomographe, des précautions doivent être prises lors de la mise en place des fourmis dans les micropipettes car une mauvaise manipulation peut entraîner des pertes de segments ou endommager la cuticule, favorisant ainsi l'apparition d'artéfacts sur les scans. Enfin, la position initiale de la fourmi dans le cône de micropipette (tête relevée ou abaissée) doit aussi être prise en compte dans les études morphométriques et biomécaniques, ce qui restreint les conclusions à ce sujet.

Notre étude constitue une première contribution à la constitution d'une base de données sur la morphologie externe et interne des ouvrières de *M. barbarus*, même si des détails tels que les insertions musculaires ou la chaîne nerveuse doivent encore être renseignés. Notre travail devrait permettre d'alimenter des bases de données morphologiques assez générales utilisées pour la systématique comme celle qui existe déjà : Hymenoptera Anatomy Ontology pour les hyménoptères (Wipfler et al., 2019). Ces bases pourraient dans le futur se restreindre à des taxons plus spécifiques :

papillons, araignées et, pourquoi pas, les fourmis. Les méthodes et techniques utilisées dans cette étude, ainsi que les protocoles suivis, pourraient aussi servir de base au développement de travaux en morphologie comparée. Enfin, des sites Internet tels que [antweb.org](http://antweb.org) fournissent de nombreuses images de haute qualité de Formicidae avec une terminologie standardisée, ce qui permettrait de compléter nos données avec des aspects de morphométrie fonctionnelle en comparant les Messor avec d'autres espèces récoltant des graines. L'énorme potentiel de ces collections de données anatomiques, facilement accessibles pour les chercheurs s'intéressant à la taxonomie et la phylogénie des insectes, a été souligné par Wipfler et al. (2019), et ceci apparaît clairement dans les travaux des systématiciens qui s'intéressent aux fourmis (par exemple le laboratoire Arilab).

## **3 Etude du mouvement**

### **3.1 Cinématique de la locomotion chez la fourmi**

La cinématique du corps et des pattes et la décomposition de la cinématique articulaire de fourmis en déplacement libre a pu être étudiée en exploitant une vidéo de fourmi non chargée. Nous avons montré que la locomotion des fourmis non chargées était proche du pattern de tripode alternée décrit chez de nombreux autres insectes (Delcomyn, 1998; Merienne et al., 2021; Haustein et al., 2024).

On retrouve en effet une synchronisation dans le mouvement des trois pattes de chaque tripode et une désynchronisation dans les mouvements des pattes des deux tripodes complémentaires (annexe 1a). De plus, malgré une grande variabilité, conformément à ce qui est rapporté dans la littérature (Merienne et al., 2020), les pattes d'un tripode semblent se balancer dans l'ordre suivant : patte du milieu, patte avant, puis patte arrière (annexe 1b et c). Pour affiner notre compréhension de la locomotion non chargée, on pourrait calculer quelques métriques supplémentaires, telle que la marge de stabilité statique, qui donne des informations sur l'état d'équilibre dans lequel se trouve l'insecte à un instant donné (Merienne et al., 2020). Nos résultats pourraient non seulement avoir des implications pour le développement de techniques de modélisation cinématique, mais pourraient surtout fournir des informations permettant de mieux comprendre les mécanismes de la marche chez les fourmis. Des applications en robotique devraient aussi être possibles pour le développement de robots hexapodes, en particulier pour l'optimisation de l'architecture et du mouvement de leurs pattes (Brodoline et al., 2022).

## 3.2 Dispositif expérimental de suivi et améliorations suggérées

Le système de capture de mouvement utilisé tout au long de ce projet a permis la reconstruction 3D de la position des pattes des fourmis lors de la locomotion. Le système fonctionne de manière stable avec cinq caméras synchronisées enregistrant à une fréquence de 300 Hz pour une ROI de 2048 x 417 pixels. Ce système reste cohérent avec les autres dispositifs de suivi de mouvement 3D travaillant à des fréquences de 100 Hz (Günel et al., 2019), 250 Hz (Merienne et al., 2020), 300 Hz (Karashchuk et al., 2021) ou jusqu'à 400Hz (Haustein et al., 2024) avec des ROIS variables. Une résolution temporelle plus élevée serait cependant nécessaire pour capturer de façon adéquate le comportement de certaines fourmis qui peuvent avoir un déplacement très rapide, ainsi que pour étudier dans le détail les phases de balancement et de propulsion de leurs pattes.

Le positionnement adéquat des 5 caméras utilisées a permis le suivi simultané de 47 points clés situés au niveau des articulations des fourmis et se présentant sous différents angles. La mise en place de rotules sur les caméras a permis de les surélever et d'accéder à la position des coxas et des trochanters qui étaient difficilement visibles initialement. Le suivi semi-automatique, rendu possible par l'utilisation du logiciel Vicon, a aussi permis de réduire le temps de prétraitement des données. Néanmoins, le suivi des marqueurs proche du tronc (thorax, trochanter) a dû être réalisé manuellement, réduisant ainsi la quantité de données accessibles pour répondre à des questions biologiques.

De nombreux facteurs peuvent influencer sur la qualité des captures vidéo utilisées pour l'étude de la cinématique. Premièrement, la taille de la fourmi échantillonnée et les focales des objectifs ont une incidence sur les rendus vidéos. En effet, plus l'individu à traiter est petit, plus la zone que l'on doit filmer pour pouvoir suivre les points clés situés au niveau des articulations de la fourmi doit être grande, et donc plus la caméra doit être proche de celle-ci. Or, la zone de netteté du champ de chaque caméra, ou profondeur de champ, dépend de la position de la caméra par rapport au sujet et des réglages manuels de la caméra. Plus le sujet est proche, plus la zone de netteté autour du sujet est réduite, et donc moins le détail des pattes est accessible. Ainsi, la qualité de l'image sur les vidéos réalisées réside en un compromis entre positionnement et réglage des caméras qui sont eux-mêmes fonction de la taille de l'échantillon mesuré. Il est apparu au cours des expériences que les pattes avant nécessitaient une profondeur de champ plus importante pour permettre l'acquisition de l'ensemble de la fourmi dans le cas de l'étude du déplacement individuel, ou de l'ensemble du groupe, dans le cas du transport collectif.

Enfin, il est possible que le matériau (Feuille de Métal Velvet Adhésive) utilisé pour revêtir la

passerelle (qui permettait de contraster les articulations avec l'arrière-plan) puisse réfléchir l'énergie produite par les spots infra-rouges et la renvoyer sur les fourmis durant les acquisitions. Ceci pourrait influencer sur la démarche des individus. bien que toutes les précautions pour éviter un échauffement de la passerelle aient été prises. Des précautions ont toutefois été prises pour éviter un échauffement de la passerelle. En effet, tant que la fourmi se déplaçait sur la passerelle et qu'aucune acquisition n'était réalisée, les spots IR étaient programmés pour envoyer un seul flash de lumière par seconde afin d'éclairer la passerelle ; la fréquence des flashes passait ensuite à 300Hz au moment de l'acquisition des séquences vidéo.

Outre les facteurs liés au matériel et à l'équipement vidéo, l'effet expérimentateur peut également jouer un rôle dans la précision des résultats obtenus. Le processus de calibration, qui permet d'établir la relation entre les distances en pixels sur les images et les distances métriques, et donc de calculer une matrice de calibration, est par exemple une étape déterminante qui doit être conduite avec beaucoup de soins. Le réglage des caméras et le processus de calibration forment un système fermé qui devient obsolète une fois qu'un de ces facteurs varie. L'effet expérimentateur peut aussi se manifester au moment de la réalisation des expériences, notamment lors de la manipulation des fourmis et de la sélection des séquences vidéo, et au moment de la collecte des données, lors du pointage des articulations sur les vidéos.

### **3.3 Intelligence artificielle au service de de la cinématique**

En tentant d'utiliser le suivi automatisé par DeepLabCut (DLC), notre objectif était d'augmenter la quantité et la précision des données traitées et de réduire la charge de travail liée à l'acquisition des données. Pour obtenir des données de haute qualité pouvant être utilisées pour la modélisation cinématique, les points clés suivis sur le corps des fourmis ont été validés manuellement afin d'optimiser les performances des réseaux de neurones ResNet-50 (annexe 4) que nous avons utilisés.

Les réseaux que nous avons entraînés ont atteint une précision qui est certes encourageante pour certaines de nos cinq caméras, mais qui reste discutable pour d'autres caméras. La position de 25% des points suivis automatiquement par DeepLabCut sur nos vidéos était erronée et devait être corrigée manuellement. A titre de comparaison, ce chiffre est de seulement 6% dans les travaux réalisés par Haustein et al. (2024) sur la drosophile, ce qui est, à notre connaissance, la valeur la plus basse obtenue chez les insectes pour un suivi automatique sans marqueurs physiques (Mathis et al., 2018; Günel et al., 2019; Karashchuk et al., 2021; Haustein et al., 2024). Les réseaux ResNet-50 que nous avons entraînés ont souvent associé les points clés détectés au bon segment de patte mais pas à la bonne patte, sans doute du fait des croisements entre pattes intervenant pendant

le déplacement. Par exemple, un point censé se trouver sur le tibia de la patte médiane pouvait se retrouver sur le tibia de la patte avant ou arrière. Ce type d'erreur est également rapportée par Günel et al. (2019) et Hausteine et al. (2024) dans leurs travaux sur la drosophile, bien que dans leur cas comme le nôtre chaque réseau ait été entraîné à détecter les points clés à partir d'images du côté gauche et droit du corps de l'animal. Ceci implique que les réseaux n'ont pas réussi à apprendre correctement la relation spatiale entre les points clés et l'orientation générale du corps. L'approche la plus simple pour améliorer la robustesse des algorithmes de suivi de point-clés basés sur l'apprentissage profond consisterait à réentraîner les réseaux avec des images vidéo qui ont nécessité des corrections manuelles, autrement dit à utiliser une méthode d'apprentissage actif des réseaux (Mathis et al., 2018).

Pour améliorer la robustesse de la méthode de suivi automatique 3D, les réseaux de neurones par convolution (CNN) que nous avons utilisés pourraient reconstruire les positions 3D des point-clés par triangulation, à partir des positions 2D obtenues sur plusieurs vues utilisées pour l'apprentissage. Une alternative serait aussi d'utiliser une caméra 3D afin d'obtenir automatiquement les positions 3D de point-clés sur le corps de l'animal. Cependant, cette méthode resterait tributaire d'algorithmes issues de données d'apprentissage. Une approche plus récente et très prometteuse pour l'estimation des positions 3D de points clés sur les animaux consiste à entraîner les CNN à prédire directement les emplacements 3D des points clés, sans avoir à faire le détour de la détection préalable des positions 2D. Par exemple, le logiciel DANNCE utilise des projections pour construire un espace de caractéristiques 3D qui permet l'entraînement d'un CNN avec des caractéristiques partagées sur des vues de plusieurs caméras. Il se traduit par une efficacité de la reconstruction des positions 3D des points clés 30 fois plus grande par rapport aux approches de triangulation standard actuelles (Dunn et al., 2021).

Il est encore difficile de savoir à l'heure actuelle si les algorithmes de suivi automatisés atteindront un jour une fiabilité de 100%. Quoi qu'il en soit, un des premiers défis de l'approche prometteuse de l'utilisation des CNN en cinématique reste toutefois la quantification des erreurs et le côté « *user friendly* » des interfaces utilisateur, encore très discutables avec les logiciels actuels.

### **3.4 Cinématique inverse**

La modélisation cinématique des membres articulés a été introduite à l'origine par des ingénieurs pour faciliter le contrôle des bras robotiques (Craig et al., 2005; Spong et al., 2006). Elle a été adoptée ensuite par les biomécaniciens en raison de l'intérêt commun de l'éthologie et de la robotique pour la compréhension du mouvement des membres. En définissant un membre comme un

ensemble de segments rigides inter-connectés par des articulations, une formalisation mathématique, appelée chaîne cinématique, peut être construite. Les mouvements associés aux segments autour des articulations sont ensuite introduits en modifiant les degrés de liberté articulaires associés dans la chaîne cinématique. Cependant, deux autres problèmes mathématiques doivent être résolus au préalable : la cinématique directe et inverse.

La cinématique directe traite du calcul de la position et de l'orientation de la chaîne cinématique pour un ensemble donné d'angles articulaires entre les segments. La cinématique inverse, quant à elle, tente de résoudre le problème des incohérences de configuration d'angles articulaires pour aboutir à une position et une orientation appropriée de la chaîne cinématique (Craig et al., 2005; Spong et al., 2006; Singh et al., 2021). Contrairement au calcul de la cinématique directe, qui est bien définie par une solution unique, les solutions conduisant à une même position avec la cinématique inverse peuvent-être multiples, voire infinies (Aristidou et al., 2018).

Pour pallier ce problème lors de l'étude cinématique des membres d'un sujet, le suivi de la position des segments par le biais du suivi de la position des articulations peut être considéré comme une contrainte supplémentaire au calcul des angles articulaires. Chez l'homme par exemple, les artefacts liés à la présence de tissus mous entre les marqueurs (placés sur la peau) et les os peuvent être minimisés en appliquant un algorithme d'optimisation globale. Cet algorithme minimise la distance entre les marqueurs réellement suivis et la position des marqueurs dérivés d'un modèle cinématique de l'os (Begon et al., 2006). Chez les fourmis, l'exosquelette et les furcas sont les seules structures rigides, ce qui, permet son applicabilité. Couplé à la microtomographie, la méthode d'optimisation globale a été appliquée dans le cas de notre modèle numérique et semble satisfaisante pour recalculer les erreurs liées à la cinématique. En réalité, plusieurs modèles cinématiques de pattes ont déjà été proposés au cours des dernières décennies pour étudier la locomotion des hexapodes (phasme : Dallmann et al. (2016); Theunissen and Dürer (2013), mante religieuse : Szczecinski et al. (2015), blatte : Szczecinski et al. (2015), grillon : Petrou and Webb (2012), drosophile : Hausteine et al. (2024)) et on peut considérer qu'ils constituent une base de travail commune pour les insectes.

## **4 Modèle numérique : paramètres et incertitudes**

Bien que les insectes partagent le même plan d'organisation de leur appareil locomoteur (Snodgrass, 1956), celui-ci varie beaucoup entre espèces, non seulement sur le plan morphologique mais aussi dans le nombre de degrés de liberté (DOF) fonctionnels de chaque articulation (Hausteine et al., 2024). Cela souligne non seulement l'importance de la prise en compte des axes anatomiques pour la modélisation cinématique, mais démontre également que les axes articulaires inclinés, qui

se rencontrent souvent chez les insectes, peuvent apporter des avantages évolutifs et fonctionnels, tels que la minimisation du nombre de DOF requis pour l'exécution de mouvements spécifiques. Ceci est corroboré par la découverte chez le phasme que l'orientation des axes inclinés, et donc non orthogonaux, entre les deux articulations pivot des antennes permettent des mouvements de celles-ci qui améliore l'efficacité de la détection tactile (Krause and Dürr, 2004).

## 5 Transport de charge et écologie

Bien qu'il ne soit pas possible à l'heure actuelle de faire la distinction entre le rôle de chaque individu et la façon dont les groupes peuvent transporter de très gros objets, beaucoup d'expériences suggèrent que la performance du groupe est supérieure à la somme des performances des membres qui le compose. Cela expliquerait pourquoi dans nos observations sur le transport collectif réalisées sur le terrain, les items alimentaires sont généralement transportés en entier plutôt que fragmentés.

Nos résultats montrent qu'il est possible de retracer l'évolution du CoM de chaque fourmi de fourmis au cours d'un transport de charge collectif. En accord avec la littérature (Merienne et al., 2021) il semblerait que les fourmis chargées aient une locomotion assez instable et qu'elles maintiennent leur équilibre en s'accrochant au sol. Des tendances sur le rôle de chacune de chacune des fourmis dans la rotation de l'objet semblent se dessiner au niveau des moments de forces, mais d'autres travaux seraient nécessaires pour les confirmer et déterminer la contribution de chacune des fourmis à la stabilité et à la propulsion de la charge

Dans notre étude sur la cinématique du transport collectif, seul le déplacement de l'objet à proprement parlé a été étudié. Il pourrait être intéressant cependant d'adapter notre dispositif en rajoutant une autre caméra pour filmer l'objet, afin de capturer avec un grand angle les détails de la mise en œuvre du transport (découverte de l'objet, recrutement, organisation des fourmis autour de l'objet) et, à plus petite échelle, les prises mandibulaires de chacune des fourmis. Ces données permettraient d'identifier les individus qui initient le transport de charge et leur position par rapport au nid.

Pour aller plus loin avec les données de transport de charge au niveau collectif présentées dans ce manuscrit, on pourrait aussi vérifier le principe fondamental de la dynamique en utilisant non pas des données en 2D comme nous l'avons fait, mais des données en 3D. Ceci nous permettrait aussi de quantifier le temps de contact des pattes avec le sol et la longueur des foulées, ainsi que de calculer l'angulation de la tête par rapport au corps (Merienne et al., 2020). On pourrait également étudier comment le patron locomoteur est altéré par la charge en quantifiant le degré de synchronisation

entre les trois pattes de chaque tripode et la façon dont les fourmis positionnent leurs pattes par rapport à leur corps (*footfall pattern*) au cours de la locomotion. En effet, il a été montré chez *Cataglyphis fortis* par (Zollikofer, 1994) et chez *Messor barbarus* par Merienne et al. (2020) que les fourmis portant une charge rapprochaient leurs pattes avant de l'axe longitudinal de leur corps et éloignaient les autres paires de pattes de ce dernier. On pourrait supposer que la position des pattes pourrait faire fluctuer l'effet de levier lié au poids de la charge transportée et faire varier les performances du groupe.

La prise en compte des causes et des mécanismes du mouvement est essentielle pour appréhender les enjeux écologiques liés à la conservation des espèces. Les déplacements des animaux nous permettent de faire le lien entre les habitats, reliant les ressources, les gènes et les interactions entre des emplacements autrement distincts (Jeltsch et al., 2013). L'étude des déplacements est aussi une composante fondamentale de la dynamique des populations (Hanski and Thomas, 1994), ce qui explique aussi pourquoi les déplacements animaux sont pris en compte dans les plans de conservation (Franks, 1986). Enfin, les déplacements déterminent les voies évolutives et façonnent les processus écologiques, y compris les réponses aux changements anthropiques (Nathan et al., 2022). On comprend alors que même si l'être vivant est distinct de son environnement, il lui est en même temps complètement relié.

## 6 Conclusions générales

L'objectif initial de cette thèse était d'utiliser différents outils et méthodes pour comparer les caractéristiques morphologiques et les performances biomécaniques des trois morphes d'ouvrières présentes dans les colonies de *M. barbarus* afin de comprendre si ces caractéristiques et performances pouvaient jouer un rôle dans la division du travail observée entre morphes au sein des colonies de cette espèce. Nous avons malheureusement manqué de temps pour aller jusqu'au bout de ce projet ambitieux et nous ne disposons à la fin de cette thèse que d'un jeu de données très réduit qui indique juste quelques tendances.

La biomécanique du transport de charge individuel, chez l'homme comme chez l'animal, a été jusqu'à présent étudié principalement au travers des modifications cinématiques et cinétiques du tronc des individus (Cavagna and Kaneko, 1977; Merienne et al., 2020). Dans notre travail, nous avons voulu aller plus loin et prendre en compte aussi le mouvement des différents segments des membres locomoteurs afin de pouvoir étudier leur contribution respective dans la biomécanique de la locomotion.

Dans le cas du transport collectif de charge, les recherches futures pourraient s'intéresser dans un premier temps à l'impact du transport de charge sur la cinématique et la cinétique du mouvement de chaque individu composant le groupe de fourmis. Il serait intéressant également d'étudier l'activité musculaire des membres et la façon dont cette activité est modifiée lorsque le poids de la charge augmente. On pourrait aussi se focaliser sur les synergies inter-individus (Fumery et al., 2021), afin de mieux comprendre le rôle joué par chaque porteur, mais aussi de valider les paramètres biomécaniques implémentés dans notre modèle au cours notre travail de recherche. L'utilisation de nos outils de modélisation biomécanique ou musculo-squelettique permettrait notamment d'estimer indirectement la force exercée sur les articulations et les muscles à partir de la mesure du mouvement par des méthodes de dynamique inverse.

Ces outils ont permis une première estimation des activations au niveau des muscles profonds de la fourmi, sans marqueurs réfléchissants portés sur le corps. L'utilisation de ces outils reste complexe et se limite pour le moment à des études de cas spécifique. Le temps d'acquisition de chacune des données d'entrée est très important (plusieurs heures de calcul ou de traitement de données pour une seule fourmi) et reste très sensible au bruit dans la mesure des données. Les résultats sont difficilement interprétables, directement en termes d'efficacité, sans se placer au préalable dans des conditions standardisées. Notre évaluation se limite pour le moment à l'explication d'un cas de figure d'un comportement donné. Néanmoins, chacune des étapes de la création du modèle, la morphométrie d'abord et la cinématique ensuite, permettent de comprendre le fonctionnement des organismes étudiés à d'autres échelles. L'objectif des futures recherches serait de comparer l'apport des approches cinématiques, morphométriques et de simulation afin d'évaluer la contribution de chacune à la locomotion et au transport de charge.

Pour conclure, ce travail propose une trame à suivre pour le développement d'outils biomécaniques qui pourraient permettre une meilleure compréhension de la division du travail chez les fourmis.

# Bibliographie

- Abdel-Aziz Y., I. and Karara, H. M. (2015). Direct linear transformation from comparator coordinates into object space coordinates in close-range photogrammetry. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 81(2) :103–107.
- Acosta, F. J., Lopez, F., and Serrano, J. (1995). Dispersed versus central-place foraging : intra- and intercolonial competition in the strategy of trunk trail arrangement of a harvester ant. *the american naturalist*, 145(3) :389–411.
- Adlung, K. G. (1966). A Critical Evaluation of the European Research on Use of Red Wood Ants (*Formica rufa* Group) for the Protection of Forests against Harmful Insects. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 57(1-4) :167–189.
- Ahmed, A. A. M., Salama, E. H. A., Shehata, H. A. H., and Noreldin, A. K. A. (2023). The role of Ischemia modified albumin in detecting diabetic nephropathy. *SVU-International Journal of Medical Sciences*, 6(1) :359–367.
- Aibekova, L., Boudinot, B. E., Beutel, R. G., Richter, A., Keller, R. A., Hita-Garcia, F., and Economo, E. P. (2022). The skeletomuscular system of the mesosoma of *formica rufa* workers (hymenoptera : Formicidae). *Insect Systematics and Diversity*, 6.
- Aibekova, L., Keller, R. A., Katzke, J., Allman, D. M., Hita-Garcia, F., Labonte, D., Narendra, A., and Economo, E. P. (2023). Parallel And Divergent Morphological Adaptations Underlying The Evolution of Jumping Ability in Ants. *Integrative Organismal Biology*, 5(1).
- Alexander, R. M. (1989). Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiological Reviews*, 69(4) :1199–1227.
- Alexander, R. M. N. (2005). Models and the scaling of energy costs for locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 208(9) :1645–1652.
- Alexander, R. M. N. and Jayes, A. S. (1978). Vertical movements in walking and running. *Journal of Zoology*, 185(1) :27–40.
- Anderson, P. S., Rivera, M. D., and Suarez, A. V. (2020). “Simple” biomechanical model for ants reveals how correlated evolution among body segments minimizes variation in center of mass as heads get larger. *Integrative and Comparative Biology*, 60(5) :1193–1207.
- Aristidou, A., Lasenby, J., Chrysanthou, Y., and Shamir, A. (2018). Inverse Kinematics Techniques in Computer Graphics : A Survey. *Computer Graphics Forum*, 37(6) :35–58.
- Arnan, X., Gaucherel, C., and Andersen, A. N. (2011). Dominance and species co-occurrence in highly diverse ant communities : A test of the interstitial hypothesis and discovery of a three-tiered competition cascade. *Oecologia*, 166(3) :783–794.
- Arroyave-Tobon, S., Drapin, J., Kaniewski, A., Linares, J. M., and Moretto, P. (2022). Kinematic modeling at the ant scale : Propagation of model parameter uncertainties. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 10.

- Autumn, K., Sitti, M., Liang, Y. A., Peattie, A. M., Hansen, W. R., Sponberg, S., Kenny, T. W., Fearing, R., Israelachvili, J. N., and Full, R. J. (2002). Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(19) :12252–12256.
- Azcárate, F. M., Arqueros, L., Sánchez, A. M., and Peco, B. (2005). Seed and fruit selection by harvester ants, *messor barbarus*, in mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology*, 19 :273–283.
- Azevedo, A. W., Dickinson, E. S., Gurung, P., Venkatasubramanian, L., Mann, R. S., and Tuthill, J. C. (2020). A size principle for recruitment of drosophila leg motor neurons. *eLife*, 9 :1–36.
- Bass, M. and Cherrett, J. M. (1996). Leaf-Cutting Ants ( Formicidae , Attini ) Prune Their Fungus to Increase and Direct Its Productivity Author ( s ) : M . Bass and J . M . Cherrett Published by : British Ecological Society Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2390262> Accessed : 13-04-20. *Functional Ecology*, 10(1) :55–61.
- Batra, S. W. (1966). Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera : Halictidae). *The Indian Journal of Entomology*, (28) :375.
- Beaugendre, M. (2005). Rapport d'information déposé en application de l'Article 145 du Règlement par la Commission des Affaires Economiques, de l'Environnement et du Territoire sur l'utilisation du chlordécone et des autres pesticides dans l'agriculture martiniquaise et guadelo. Technical report.
- Begon, M., Townsend, C. R., and Harper, J. L. (2006). *Ecology from individuals to ecosystems*.
- Bender, J. A., Simpson, E. M., and Ritzmann, R. E. (2010). Computer-assisted 3D kinematic analysis of all leg joints in walking insects. *PLoS ONE*, 5(10) :1–15.
- Bernadou, A., Espadaler, X., Dos-Reis, V., and Fourcassié, V. (2011). Effect of substrate roughness on load selection in the seed-harvester ant *Messor barbarus* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(9) :1763–1771.
- Bernadou, A., Felden, A., Moreau, M., Moretto, P., and Fourcassie, V. (2016). Ergonomics of load transport in the seed harvesting ant *messor barbarus* : Morphology influences transportation method and efficiency. *Journal of Experimental Biology*, 219 :2920–2927.
- Bernard, F. (1968). *Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen, Les Fourmis*, volume III.
- Berry, R. P. and Ibbotson, M. R. (2010). A three-dimensional atlas of the Honeybee Neck. *PLoS ONE*, 5(5) :1–14.
- Beshers, S. N. and Fewell, J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual review of entomology*, 46 :413–440.
- Beutel, R. G., Friedrich, F., Si-qin, G., and Xing-ke, Y. (2014). *Insect morphology and phylogeny*, volume 01.
- Bhatkar, A. and Whitcomb, W. H. (1970). Artificial Diet for Rearing Various Species of Ants. *The Florida Entomologist society*, 53(4) :229–232.
- Bheemreddy, A., Friederich, A., Lombardo, L., Triolo, R. J., and Audu, M. L. (2020). Estimating total maximum isometric force output of trunk and hip muscles after spinal cord injury. *Medical and Biological Engineering and Computing*, 58 :739–751.
- Bidaye, S. S., Bockemühl, T., and Büschges, A. (2018). Six-legged walking in insects : How CPGs, peripheral feedback, and descending signals generate coordinated and adaptive motor rhythms. *Journal of Neurophysiology*, 119(2) :459–475.
- Billen, J. (2009). Occurrence and structural organization of the exocrine glands in the legs of ants. *Arthropod Structure and Development*, 38(1) :2–15.

- Billen, J., Al-Khalifa, M. S., and Silva, R. R. (2017). Pretarsus structure in relation to climbing ability in the ants *Brachyponera sennaarensis* and *Daceton armigerum*. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 24(4) :830–836.
- Blanco-Moreno, J. M., Westerman, P. R., Atanackovic, V., and Torra, J. (2014). The spatial distribution of nests of the harvester ant *Messor barbarus* in dryland cereals. *Insectes Sociaux*, 61(2) :145–152.
- Blanke, A., Watson, P. J., Holbrey, R., and Fagan, M. J. (2017). Computational biomechanics changes our view on insect head evolution. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 284(1848) :1–9.
- Blickhan, R. and Full, R. J. (1987). Mechanics of the centre of mass during walking and running. *J. exp. Biol.*, 174(130) :155–174.
- Bläsing, B. (2006). Crossing large gaps : A simulation study of stick insect behavior. *Adaptive Behavior*, 14 :265–286.
- Bolton, B. (1994). *Identification guide to the ant genera of the world.*, volume 1. Harvard University press.
- Bouchebti, S., Travaglini, R. V., Forti, L. C., and Fourcassié, V. (2019). Dynamics of physical trail construction and of trail usage in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Ethology Ecology and Evolution*, 31(2) :105–120.
- Boudinot, B. E., Sumnicht, T. P., and Adams, R. M. (2013). *Central American ants of the genus Megalomyrmex Forel (Hymenoptera : Formicidae) : Six new species and keys to workers and males*, volume 3732.
- Bourke, A. F. G. and Franks, N. R. (1995). *Social Evolution in ants*, volume 01. Princeton, New Jersey, princeton edition.
- Brodoline, I., Moretto, P., Viollet, S., Fourcassie, V., and Serres, J. R. (2022). Test Benches for Comparing the Performance of an Ant's Leg with a Hexapod Robot's Leg. *IEEE Instrumentation and Measurement Magazine*, 25(9) :36–41.
- Buffin, A., Denis, D., Van Simaey, G., Goldman, S., and Deneubourg, J. L. (2009). Feeding and stocking up : Radio-labelled food reveals exchange patterns in ants. *PLoS ONE*, 4(6) :e5919.
- Buffin, A. and Pratt, S. C. (2016). Cooperative transport by the ant *Novomessor cockerelli*. *Insectes Sociaux*, 63(3) :429–438.
- Buschinger, A., Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., and Espadaler, X. (2003). On the geographic distribution of queen polymorphism in *Myrmecina graminicola* (Hymenoptera : Formicidae). *Myrmecol. Nachr.*, 5 :37–41.
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., and Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443(7114) :989–992.
- Carval, D., Cotté, V., Resmond, R., Perrin, . B., and Tixier, P. (2016). Dominance in a ground-dwelling ant community of banana agroecosystem. *Ecology and Evolution*, 6 :8617–8631.
- Carval, D., Cotte, V., Resmond, R., Perrin, B., and Tixier, P. (2012). Don't trust your friends! ant social network in banana agrosystems.
- Casadei-Ferreira, A., Fischer, G., and Economo, E. P. (2020). Evidence for a thoracic crop in the workers of some Neotropical *Pheidole* species (Formicidae : Myrmicinae). *Arthropod Structure and Development*, 59 :100977.
- Cavagna, G. and Kaneko, M. (1977). Mechanical work and efficiency in level walking and running. *Journal of Comparative Physiology A*, 268 :467–481.

- Cavagna, G. A., Thys, H., and Zamboni, A. (1976). The sources of external work in level walking and running. *The Journal of Physiology*, 262(3) :639–657.
- Cerdá, X., Angulo, E., Boulay, R., and Lenoir, A. (2009). Individual and collective foraging decisions : A field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(4) :551–562.
- Cerdá, X., Retana, J., and Manzaneda, A. (1998). The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, 117(3) :404–412.
- Cerdan, P. (1989). *Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre Messor (Hymenoptera, Formicidae) en Crau*. PhD thesis, Marseille.
- Ceseracciu, E., Sawacha, Z., and Cobelli, C. (2014). Comparison of markerless and marker-based motion capture technologies through simultaneous data collection during gait : Proof of concept. *PLoS ONE*, 9(3) :1–7.
- Chabrier, C., Mauléon, H., Bertrand, P., and Lassoudière, André Quénéhervé, P. (2005). Banane antillaise, les systèmes de culture évoluent en Martinique , méthodes alternatives pour réduire l ' utilisation des nématicides et insecticides en bananeraies. Technical Report 1.
- Chapman, A. D. (2009). Numbers of living species in australia and the world, 2nd edn.
- Chèze, L. (2014). *Kinematic Analysis of Human Movement*. Great Britain, iste edition.
- Chow, G. C. and Lin, A.-I. (1971). Best Linear Unbiased Interpolation , Distribution , and Extrapolation of Time Series by Related Series. *The Review of Economics and Statistics*, 53(4) :372–375.
- Chretien, L. (1996). *Organisation spatiale du materiel provenant de l'excavation du nid chez Messor barbarus et des cadavres d'ouvrieres chez Lasius niger (Hymenoptera :Formicidae)*. PhD thesis, Université Libre de Bruxelles.
- Cole, D. A. and Turner, J. E. (1993). Models of Cognitive Mediation and Moderation in Child Depression. *Journal of Abnormal Psychology*, 102(2) :271–281.
- Colyer, S. L., Nagahara, R., and Salo, A. I. (2018). Kinetic demands of sprinting shift across the acceleration phase : Novel analysis of entire force waveforms. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 28(7) :1784–1792.
- Cornelius, M. L., Kenneth, G., and Julian R, Y. (1997). Toxicity of Monoterpenoids and other natural products to the formosan subterranean termite (isoptera : rhinotermitidae). *Ecotoxicology*, 9(2) :320–325.
- Coulis, M. and Joly, F. X. (2017). Contribution à la connaissance de la biodiversité des invertébrés du sol dans trois ZNIEFF de Martinique. Technical Report Rapport de l'Institut Caribéen pour la Nature et la Culture (ICNC), 'Institut Caribéen pour la Nature et la Culture (ICNC), Martinique.
- Craig, O. E., Chapman, J., Heron, C., Willis, L. H., Bartosiewicz, L., Taylor, G., Whittle, A., and Collins, M. (2005). Did the first farmers of central and eastern Europe produce dairy foods? *Antiquity*, 79(306) :882–894.
- Crawford, N. R., Yamaguchi, G. T., and Dickman, C. A. (1996). Methods for determining spinal flexion/extension, lateral bending, and axial rotation from marker coordinate data : Analysis and refinement. *Human Movement Science*, 15(1) :55–78.
- Crawford, N. R., Yamaguchi, G. T., and Dickman, C. A. (1999). A new technique for determining 3-D joint angles : The tilt/twist method. *Clinical Biomechanics*, 14(3) :153–165.
- Crespi, B. J. and Yanega, D. (1995). The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, 6(1) :109–115.

- Cruse, H., Kindermann, T., Schumm, M., Dean, J., and Schmitz, J. (1998). Walknet - a biologically inspired network to control six-legged walking. *Neural Networks*, 11 :1435–1447.
- Czaczkes, T. J. (2012). Organisation of foraging in ants. (September).
- Czaczkes, T. J., Nouvellet, P., and Ratnieks, F. L. (2011). Cooperative food transport in the Neotropical ant, *Pheidole oxyops*. *Insectes Sociaux*, 58(2) :153–161.
- Czaczkes, T. J. and Ratnieks, F. L. (2013). Cooperative transport in ants (Hymenoptera : Formicidae) and elsewhere. *Myrmecological News*, 18 :1–11.
- Dallmann, C. J., Dürr, V., and Schmitz, J. (2016). Joint torques in a freely walking insect reveal distinct functions of leg joints in propulsion and posture control. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 283(1823) :1–9.
- Damsgaard, M., Rasmussen, J., Christensen, S. T., Surma, E., and de Zee, M. (2006). Analysis of musculoskeletal systems in the AnyBody Modeling System. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 14(8) :1100–1111.
- David, S., Funken, J., Potthast, W., and Blanke, A. (2016). Musculoskeletal modelling of the dragonfly mandible system as an aid to understanding the role of single muscles in an evolutionary context. *Journal of Experimental Biology*, 219 :1041–1049.
- Davidson, D. W. (1977). Species Diversity and Community Organization in Desert Seed-Eating Ants. *Ecology*, 58(4) :711–724.
- Davidson, D. W. (1979). Size Variability in the Worker Caste of a Social Insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a Function of the Competitive Environment. *The American Naturalist*, 134(1) :1–19.
- De Leva, P. (1996). A method for the visual analysis of early-stage Parkinson's disease based on virtual MRI-derived SPECT images. *International Journal of Imaging Systems and Technology*, 29(9) :1223–1230.
- Delabie, J. H. C., Agosti, D., and Nascimento, I. (2000). *Sampling ground-dwelling ants : case study from the world's rain forest*. school of edition.
- Delage, B. (1968). *Recherches sur les fourmis moissonneuses du bassin aquitain : écologie et biologie*. Paris, masson edition.
- Delcomyn, F. (1998). *The Neurobiology of an Insect Brain*. Malcolm Burrows .
- Delp, S. L., Anderson, F. C., Arnold, A. S., Loan, P., Habib, A., John, C. T., Guendelman, E., and Thelen, D. G. (2007). OpenSim : Open-Source Software to Create and Analyze Dynamic Simulations of Movement. *IEE Transactions on biomedical engineering*, 54(11) :1940–1950.
- Deneubourg, J. L., Aron, S., Goss, S., and Pasteels, J. M. (1990). The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant. *Journal of Insect Behavior*, 3(2) :159–168.
- Detrain, C. and Deneubourg, J. L. (1997). Scavenging by *Pheidole pallidula* : a key for understanding decision-making systems in ants. *animal behaviour*, 53 :537–547.
- Detrain, C. and Deneubourg, J. L. (2008). *Collective Decision-Making and Foraging Patterns in Ants and Honeybees*, volume 35. Elsevier.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A., Kram, R., and Lehman, S. (2000). How animals move : An integrative view. *Science*, 288(5463) :100–106.
- Dietz, T., Ostrom, E., and Stern, P. C. (2003). The struggle to govern the commons. *International Environmental Governance*, 302(December) :53–58.
- Diez, L., Deneubourg, J. L., and Detrain, C. (2012). Social prophylaxis through distant corpse removal in ants. *Naturwissenschaften*, 99(10) :833–842.

- Dunn, T., Marshall, J., Severson, K., Aldarondo, D., Hildebrand, D., Chettih, S.N. and Wang, W. G. A., Carlson, D., and Aronov, D. (2021). Geometric deep learning enables 3D kinematic profiling across species and environments. *Nature Methods*, 7(18) :564–573.
- Dupeyroux, J., Serres, J. R., and Viollet, S. (2019). AntBot : A six-legged walking robot able to home like desert ants in outdoor environments. *Science Robotics*, 4(27).
- Dussutour, A. and Simpson, S. J. (2009). Communal Nutrition in Ants. *Current Biology*, 19(9) :740–744.
- Duyck, P. F., Dortel, E., Vinatier, F., Gaujoux, E., Carval, D., and Tixier, P. (2012). Effect of environment and fallow period on *Cosmopolites sordidus* population dynamics at the landscape scale. *Bulletin of Entomological Research*, 102(5) :583–588.
- Endlein, T. and Federle, W. (2008). Walking on smooth or rough ground : Passive control of pretarsal attachment in ants. *Journal of Comparative Physiology A : Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 194(1) :49–60.
- Federle, W., Brainerd, E. L., McMahon, T. A., and Hölldobler, B. (2001). Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(11) :6215–6220.
- Feinerman, O., Pinkoviezky, I., Gelblum, A., Fonio, E., and Gov, N. S. (2018). The physics of cooperative transport in groups of ants. *Nature Physics*, 14(7) :683–693.
- Feuerbacher, E., Fewell, J. H., Roberts, S. P., Smith, E. F., and Harrison, J. F. (2003). Effects of load type (pollen or nectar) and load mass on hovering metabolic rate and mechanical power output in the honey bee *apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology*, 206 :1855–1865.
- Fittkau, E. J. and Klinge, H. (1973). On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest. *Biotropica*, 5(1) :2–14.
- Fleischmann, P. N., Christian, M., Müller, V. L., Rössler, W., and Wehner, R. (2016). Ontogeny of learning walks and the acquisition of landmark information in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Experimental Biology*, 219(19) :3137–3145.
- Fourcassié, V., Dussutour, A., and Deneubourg, J. L. (2010). Ant traffic rules. *Journal of Experimental Biology*, 213(14) :2357–2363.
- Frankel, R. and Lee, C. M. (1998). Accounting valuation, market expectation, and cross-sectional stock returns. *Journal of Accounting and Economics*, 25(3) :283–319.
- Franks, N. R. (1986). Teams in social insects : group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera : Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(6) :425–429.
- Franks, N. R., Mallon, E. B., Bray, H. E., Hamilton, M. J., and Mischler, T. C. (2003). Strategies for choosing between alternatives with different attributes : Exemplified by house-hunting ants. *Animal Behaviour*, 65(1) :215–223.
- Freitag, A., Dorn, K., and Cherix, D. (2000). First occurrence of the crazy ant *Paratrechina longicornis* (Latreille) (Hym. Formicidae : Formicinae) in Switzerland. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 73(January 2000) :301–303.
- Friedrich, F. and Beutel, R. G. (2008). Micro-computer tomography and a renaissance of insect morphology. *Proceedings of SPIE - The International Society for Optical Engineering*.
- Full, R. J. and Ahn, A. N. (1995). Static forces and moments generated in the insect leg : Comparison of a three-dimensional musculo-skeletal computer model with experimental measurements. *Journal of Experimental Biology*, 198 :1285–1298.
- Full, R. J. and Tu, M. S. (1991). Mechanics of a rapid running insect : two-, four- and six-legged locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 156 :215–231.

- Fumery, G., Turpin, N. A., Claverie, L., Fourcassié, V., and Moretto, P. (2021). A biomechanical study of load carriage by two paired subjects in response to increased load mass. *Scientific Reports*, 11(1) :1–13.
- Gans, C. and Bock, W. (1965). The functional significance of muscle architecture—a theoretical analysis. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, pages 115–142.
- Gelblum, A., Fonio, E., Rodeh, Y., Korman, A., and Feinerman, O. (2020). Ant collective cognition allows for efficient navigation through disordered environments. *eLife*, 9 :1–47.
- Gelblum, A., Pinkoviezky, I., Fonio, E., Ghosh, A., Gov, N., and Feinerman, O. (2015). Ant groups optimally amplify the effect of transiently informed individuals. *Nature Communications*, 6(1) :1–9.
- Geyer, H., Seyfarth, A., and Blickhan, R. (2006). Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273(1603) :2861–2867.
- Gippet, J. M. and Bertelsmeier, C. (2021). Invasiveness is linked to greater commercial success in the global pet trade. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(14).
- Gorb, S. N. (2004). The jumping mechanism of cicada *cercopis vulnerata* (auchenorrhyncha, cercopidae) : skeleton–muscle organisation, frictional surfaces, and inverse-kinematic model of leg movements. *Arthropod Structure Development*, 33(3) :201–220. *Arthropod Locomotion Systems : from Biological Materials and Systems to Robotics*.
- Gordon, D. M. (2019). The ecology of collective behavior in ants. *Annual Review of Entomology*, 13 :1–16.
- Gordon, D. M., Dektar, K. N., and Pinter-Wollman, N. (2013). Harvester Ant Colony Variation in Foraging Activity and Response to Humidity. *PLoS ONE*, 8(5) :1–6.
- Gotwald, W. H. (1995). *Army Ants : the biology of a social predation*. Utica College of Syracuse University Comstock, cornell un edition.
- Grabowska, M., Godlewska, E., Schmidt, J., and Daun-Gruhn, S. (2012). Quadrupedal gaits in hexapod animals – inter-leg coordination in free-walking adult stick insects. *Journal of Experimental Biology*, 215(24) :4255–4266.
- Graham, D. (1972). A behavioural analysis of the temporal organisation of walking movements in the 1st instar and adult stick insect (*Carausius morosus*). *Journal of Comparative Physiology*, 81(1) :23–52.
- Grasse, P.-P. (1952). *Traite de zoologie : anatomie, systematique, biologie : generalites, flagelles*, volume 1.
- Greenwald, A. G., Banaji, M. R., and Nosek, B. A. (2015). Statistically small effects of the Implicit Association Test can have societally large effects. *Journal of Personality and Social Psychology*, 108(4) :553–561.
- Greenwald, D. L. (2018). The Mortgage Credit Channel of Macroeconomic Transmission. *SSRN Electronic Journal*.
- Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Walker, A. E., Hasan, F., Evans, T. A., Eggleton, P., and Parr, C. L. (2017). Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. *Journal of Animal Ecology*, 87(1) :293–300.
- Gronenberg, W., Paul, J., Just, S., and Hölldobler, B. (1997). Mandible muscle fibers in ants : fast or powerful? *Cell and Tissue Research*, 289 :347–361.
- Grood, E. S. and Suntay, W. J. (1983). A joint coordinate system for the clinical description of three-dimensional motions : Application to the knee. *Journal of Biomechanical Engineering*, 105(2) :136–144.

- Gruhn, M., Zehl, L., and Büschges, A. (2009). Straight walking and turning on a slippery surface. *Journal of Experimental Biology*, 212(2) :194–209.
- Guertin, P. A. (2009). The mammalian central pattern generator for locomotion. *Brain Research Reviews*, 62(1) :45–56.
- Günel, S., Rhodin, H., Morales, D., Campagnolo, J., Ramdya, P., and Fua, P. (2019). Deepfly3D, a deep learning-based approach for 3D limb and appendage tracking in tethered, adult *Drosophila*. *eLife*, 8 :23.
- Guo, P. and Ritzmann, R. E. (2013). Neural activity in the central complex of the cockroach brain is linked to turning behaviors. *Journal of Experimental Biology*, 216(6) :992–1002.
- Hanski, I. and Thomas, C. D. (1994). Metapopulation dynamics and conservation : A spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation*, 68(2) :167–180.
- Hartley, T., Trinkler, I., and Burgess, N. (2004). Geometric determinants of human spatial memory. *Cognition*, 94(1) :39–75.
- Haustein, M. (2023). *Decomposition of 3D joint kinematics of walking in Drosophila melanogaster*. PhD thesis.
- Haustein, M., Blanke, A., Bockemühl, T., and Büschges, A. (2024). A leg model based on anatomical landmarks to study 3D joint kinematics of walking in *Drosophila melanogaster* 2. *bioRxiv*, pages 1–44.
- Heather, C. and Benjamin, B. (2023). *Ants , a visual guide*, volume 01.
- Heers, A. M., Rankin, J. W., and Hutchinson, J. R. (2018). Building a bird : Musculoskeletal modeling and simulation of wing-assisted incline running during avian ontogeny. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 6(OCT) :1–25.
- Heredia, A. and Detrain, C. (2000). Worker size polymorphism and ethological role of sting associated glands in the harvester ant *messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 47 :383–389.
- Heredia, A. and Detrain, C. (2005). Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *messor barbarus*. *Behavioural Processes*, 70 :289–300.
- Herrel, A., Meyers, J. J., Timmermans, J.-p., and Nishikawa, K. C. (2002). Supercontracting muscle : producing tension over extreme muscle length. *The Journal of Experimental Biology*, 1(205) :2167–2173.
- Hill, R. (1938). The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B - Biological Sciences*, 126(843) :136–195.
- Hita-Garcia, F., Fischer, G., Liu, C., Audisio, T. L., Alpert, G. D., Fisher, B. L., and Economo, E. P. (2017). *X-Ray microtomography for ant taxonomy : An exploration and case study with two new Terataner (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) species from Madagascar*, volume 12.
- Hita-Garcia, F., Lieberman, Z., Audisio, T. L., Liu, C., and Economo, E. P. (2019). Revision of the Highly Specialized Ant Genus *Discothyrea* (Hymenoptera : Formicidae) in the Afrotropics with X-Ray Microtomography and 3D Cybertaxonomy. *Insect Systematics and Diversity*, 3(6).
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (1990). *The Ants*, volume 72.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (1994). *Journey to the ants : a story of scientific exploration*, volume 42.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (2009). *The super organism : the beauty, elegance and strangeness of insect societies*, volume 1. Belgium.
- Holmes, P., Full, R. J., Koditschek, D., and Guckenheimer, J. (2006). The dynamics of legged locomotion : Models, analyses, and challenges. *SIAM Review*, 48(2) :207–304.

- Holstein, H. and Li, B. (2020). Low Density Feature Point Matching for Articulated Pose Identification. *BMVC*, pages 66.1–66.10.
- Holway, D. A., Lach, L., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D., and Case, T. J. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(January) :181–233.
- Holzbour, K. R., Murray, W. M., and Delp, S. L. (2005). A model of the upper extremity for simulating musculoskeletal surgery and analyzing neuromuscular control. *Annals of Biomedical Engineering*, 33(6) :829–840.
- Howard, J. J. (2001). Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta columbica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(5) :348–356.
- Hubbell, S. P., Johnson, L. K., Stanislav, E., Wilson, B., and Fowler, H. (1980). Foraging by Bucket-Brigade in Leaf-Cutter Ants. *Biotropica*, 12(3) :210.
- Hughes, G. (1952). The Co-Ordination of Insect Movements : I The Walking Movements of Insects. *Journal of Experimental Biology*, 29(2) :267–285.
- Huxley, A. F. (1957). Muscle structure and theories of contraction. *Progress in biophysics and biophysical chemistry*, 7 :255–318.
- Ijspeert, A. J. (2008). Central pattern generators for locomotion control in animals and robots : A review. *Neural Networks*, 21(4) :642–653.
- Infantolino, B. W., Ellis, M. J., and Challis, J. H. (2010). Individual sarcomere lengths in whole muscle fibers and optimal fiber length computation. *Anatomical Record*, 293 :1913–1919.
- Jain, S., Till, B., Suprasanna, P., and Roux, N. (2011). Mutations and Cultivar Development of Banana. *Banana Breeding : Progress and Challenges*, pages 203–217.
- Jayatilaka, P., Murray, T., Narendra, A., and Zeil, J. (2018). The choreography of learning walks in the Australian jack jumper ant *Myrmecia croslandi*. *Journal of Experimental Biology*, 221(20).
- Jeanne, R. L. (1986). The evolution of the organization of work in social insects. *Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology*, 2(20) :119–133.
- Jeanson, R., Dussutour, A., and Fourcassié, V. (2012). Key factors for the emergence of collective decision in invertebrates. *Frontiers in Neuroscience*, 6(AUG) :1–15.
- Jeck, T. and Cruse, H. (2007). Walking in *Aretaon asperimus*. *Journal of Insect Physiology*, 53(7) :724–733.
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schröder, B., Buchmann, C. M., Mueller, T., Blaum, N., Zurell, D., Böhning-Gaese, K., Wiegand, T., Eccard, J. A., Hofer, H., Reeg, J., Eggers, U., and Bauer, S. (2013). Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology*, 1(1) :1–13.
- Jiménez Bascones, J. L., Graña, M., and Lopez-Guede, J. M. (2019). Robust labeling of human motion markers in the presence of occlusions. *Neurocomputing*, 353 :96–105.
- Joly, F. X., Coq, S., Coulis, M., David, J. F., Hättenschwiler, S., Mueller, C. W., Prater, I., and Subke, J. A. (2020). Detritivore conversion of litter into faeces accelerates organic matter turnover. *Communications Biology*, 3(1) :1–9.
- Josephson, R. (2009). *Muscle System*. Academic Press, second edition edition.
- Kain, J., Stokes, C., Gaudry, Q., Song, X., Foley, J., Wilson, R., and De Bivort, B. (2013). Leg-tracking and automated behavioural classification in *Drosophila*. *Nature Communications*, 4(May) :1910–1918.

- Karashchuk, P., Rupp, K. L., Dickinson, E. S., Walling-Bell, S., Sanders, E., Azim, E., Brunton, B. W., and Tuthill, J. C. (2021). Anipose : A toolkit for robust markerless 3D pose estimation. *Cell Reports*, 36(13) :109730.
- Katzke, J., Puchenkov, P., Stark, H., and Economo, E. P. (2022). A roadmap to reconstructing muscle architecture from ct data. *Integrative Organismal Biology*, 4 :1–16.
- Keller, R. A., Peeters, C., and Beldade, P. (2014). Evolution of thorax architecture in ant castes highlights trade-off between flight and ground behaviors. *eLife*, 2014(3) :1–19.
- Kenne, M., Mony, R., Tindo, M., Kamaha Njaleu, L. C., Orivel, J., and Dejean, A. (2005). The predatory behaviour of a tramp ant species in its native range. *Comptes Rendus - Biologies*, 328(10-11) :1025–1030.
- Kenny, M. C., Giarra, M. N., Granata, E., and Socha, J. J. (2018). How temperature influences the viscosity of hornworm hemolymph. *Journal of Experimental Biology*, 221.
- Khalife, A. (2020). *Miniaturisation in ants : from skeletomuscular adaptations for ground behaviours to evolutionary success*. PhD thesis, Sorbonne.
- Khalife, A., Peeters, C., and Economo, E. P. (2022). Minute workers and large soldiers in the subterranean ant *Carebara perpusilla* : Musculoskeletal consequences of Haller's rule in the thorax. *Arthropod Structure and Development*, 69.
- Khuong, A., Gautrais, J., Perna, A., Sbaï, C., Combe, M., Kuntz, P., Jost, C., and Theraulaz, G. (2016). Stigmergic construction and topochemical information shape ant nest architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(5) :1303–1308.
- Kleineidam, C. J., Heeb, E. L., and Neupert, S. (2017). Social interactions promote adaptive resource defense in ants. *PLoS ONE*, 12(9) :1–16.
- Krause, A. F. and Dürr, V. (2004). Tactile efficiency of insect antennae with two hinge joints. *Biological Cybernetics*, 91(3) :168–181.
- Kube, C. R. and Bonabeau, E. (1998). Cooperative transport by ants and robots. *Robotics and Autonomous Systems*, 30(1) :85–101.
- Kuo, F. E. (2001). Impacts of Environment and. *Environment*, 33(1) :5–34.
- Lacombrade, M., Doblas-Bajo, M., Rocher, N., Tourrain, Z., Navarro, E., Lubat, C., Vogelweith, F., Thiery, D., and Lihoreau, M. (2023). Flexible visual learning in nectar-foraging hornets. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 77 :76.
- Lafleur, B., Bradley, R. L., and Francoeur, A. (2022). Soil modifications created by ants along a post-fire chronosequence in lichen-spruce woodland. *Écoscience*, 9(1) :63–73.
- Lamas, M., Mouzo, F., Michaud, F., Lugris, U., and Cuadrado, J. (2022). Comparison of several muscle modeling alternatives for computationally intensive algorithms in human motion dynamics. *Multibody System Dynamics*, 54 :415–442.
- Lasmar, C. J., Queiroz, A. C., Rabello, A. M., Feitosa, R. M., Canedo-Júnior, E. O., Schmidt, F. A., Cuissi, R. G., and Ribas, C. R. (2017). Testing the effect of pitfall-trap installation on ant sampling. *Insectes Sociaux*, 64(3) :445–451.
- Le Moël, F. and Wystrach, A. (2020). Towards a multi-level understanding in insect navigation. *Current Opinion in Insect Science*, 42 :110–117.
- LeBoeuf, A. C., Waridel, P., Brent, C. S., Gonçalves, A. N., Menin, L., Ortiz, D., Riba-Grognuz, O., Koto, A., Soares, Z. G., Privman, E., Miska, E. A., Benton, R., and Keller, L. (2019). Oral transfer of chemical cues, growth proteins and hormones in social insects. *eLife*, 8 :1–28.

- Lieberman, Z. E., Billen, J., van de Kamp, T., and Boudinot, B. E. (2022). The ant abdomen : The skeletomuscular and soft tissue anatomy of *Amblyopone australis* workers (Hymenoptera : Formicidae). *Journal of Morphology*, 283(6) :693–770.
- Liu, M., Li, L., Zheng, S. J., Zhao, J., Ungvari, G. S., Hall, B. J., Duan, Z. P., and Xiang, Y. T. (2017). Prevalence of Major Depression and Its Associations With Demographic and Clinical Characteristics and Quality of Life in Chinese Patients With HBV-related Liver Diseases. *Archives of Psychiatric Nursing*, 31(3) :287–290.
- Liu, S.-P., Richter, A., Stoessel, A., and Beutel, R. G. (2019). The mesosomal anatomy of *Myrmecia nigrocincta* workers and evolutionary transformations in Formicidae (Hymenoptera). *arthropod systematics phylogeny*, 77(1) :1–19.
- Lobato Ríos, V., Gizem, P., Tata Ramalingasetty, S., Arreguit, J., Jan Ijspeert, A., and Ramdya, P. (2022). NeuroMechFly, a neuromechanical model of adult *Drosophila melanogaster*. *Nature*.
- Lobato-Rios, V., Ramalingasetty, S. T., Özdil, P. G., Arreguit, J., Ijspeert, A. J., and Ramdya, P. (2022). Neuromechfly, a neuromechanical model of adult *drosophila melanogaster*. *Nature Methods*, 19 :620–627.
- Lopez, F., Acosta, F., and Serrano, J. (1994). Guerilla vs. Phalanx Strategies of Resource Capture : Growth and Structural Plasticity in the Trunk Trail System of the Harvester Ant *Messor barbarus*. *The Journal of Animal Ecology*, 63(1) :127.
- López, F., Agbogba, C., and Ndiaye, I. (2000). Prey chain transfer behaviour in the African stink ant, *Pachycondyla tarsata* Fabr. *Insectes Sociaux*, 47(4) :337–342.
- Lu, H., Zhang, M., Yang, Y., Huang, Q., Fukuda, T., Wang, Z., and Shen, Y. (2018). A bioinspired multilegged soft millirobot that functions in both dry and wet conditions. *Nature Communications*, 9.
- Lösel, P. D., van de Kamp, T., Jayme, A., Ershov, A., Faragó, T., Pichler, O., Jerome, N. T., Aadepe, N., Bremer, S., Chilingaryan, S. A., Heethoff, M., Kopmann, A., Odar, J., Schmelzle, S., Zuber, M., Wittbrodt, J., Baumbach, T., and Heuveline, V. (2020). Introducing biomedisa as an open-source online platform for biomedical image segmentation. *Nature Communications*, 11.
- Maganaris, C. N. and Paul, J. P. (2002). Tensile properties of the in vivo human gastrocnemius tendon.
- Marchetta, E., Rastelli, F., Chiavaroli, S., and Tresoldi, D. (2012). Image-based measurement of muscle parameters for the assessment of specific tension in elbow flexors.
- Martin, M. L., Travouillon, K. J., Fleming, P. A., and Warburton, N. M. (2020). Review of the methods used for calculating physiological cross-sectional area (pcca) for ecological questions.
- Mathis, A., Mamidanna, P., Cury, K. M., Abe, T., Murthy, V. N., Mathis, M. W., and Bethge, M. (2018). DeepLabCut : markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning. *Nature Neuroscience*, 21(9) :1281–1289.
- Matte, A., Billen, J., Shit, P., Heinze, J., and Bernadou, A. (2024). Delayed maturation of the exoskeleton and muscle fibres in the ant *Platythyrea punctata* . *Biological Journal of the Linnean Society*, (March).
- McCreery, H. F., Bilek, J., Nagpal, R., and Breed, M. D. (2019). Effects of load mass and size on cooperative transport in ants over multiple transport challenges. *Journal of Experimental Biology*, 222(17).
- Mccreery, H. F., Dix, Z. A., Breed, M. D., and Nagpal, R. (2016). Collective strategy for obstacle navigation during cooperative transport by ants. pages 3366–3375.
- McGeer, T. (1990). Passive dynamic walking. *The International Journal of Robotics Research*, 9(2) :62–82.

- Mendes, C. S., Bartos, I., Akay, T., Márka, S., and Mann, R. S. (2013). Quantification of gait parameters in freely walking wild type and sensory deprived *Drosophila melanogaster*. *eLife*, 1(2) :1–24.
- Merienne, H. (2019). *Biomécanique et énergétique de la locomotion et du transport de charge chez la fourmi*. PhD thesis.
- Merienne, H., Latil, G., Moretto, P., and Fourcassié, V. (2020). Walking kinematics in the polymorphic seed harvester ant *Messor barbarus* : Influence of body size and load carriage. *Journal of Experimental Biology*, 223(3).
- Merienne, H., Latil, G., Moretto, P., and Fourcassié, V. (2021). Dynamics of locomotion in the seed harvesting ant *Messor barbarus* : effect of individual body mass and transported load mass. *PeerJ*, 9 :20.
- Middleton, E. J., Garnier, S., Latty, T., and Reid, C. R. (2019). Temporal and spatial pattern of trail clearing in the Australian meat ant, *Iridomyrmex purpureus*. *Animal Behaviour*, 150 :97–111.
- Mikó, I., Vilhelmsen, L., Johnson, N. F., Masner, L., and Péntzes, Z. (2007). *Skeletomusculature of Scelionidae (Hymenoptera : Platygastridae) : Head and mesosoma*. Number 1571.
- Mochon, S. and McMahon, T. A. (1980). Ballistic Walking. *J. Biomechanics*, 13 :49–57.
- Modenese, L., Montefiori, E., Wang, A., Wesarg, S., Viceconti, M., and Mazzà, C. (2018). Investigation of the dependence of joint contact forces on musculotendon parameters using a codified workflow for image-based modelling. *Journal of Biomechanics*, 73 :108–118.
- Moffet, M. W. (2010). *adventures among ants : a global safaru with a cast of trillions*. London, England, university edition.
- Moffett, M. W., Garnier, S., Eisenhardt, K. M., Furr, N. R., Warglien, M., Sartoris, C., Ocasio, W., Knudsen, T., Bach, L. A., and Offenberg, J. (2021). Ant colonies : building complex organizations with minuscule brains and no leaders. *Journal of Organization Design*, 10(1) :55–74.
- Möglich, M. and Hölldobler, B. (1974). Social Carrying Behavior and Division of Labor During Nest Moving in Ants. *Psyche (New York)*, 81(2) :219–236.
- Moll, K., Roces, F., and Federle, W. (2013). How Load-Carrying Ants Avoid Falling Over : Mechanical Stability during Foraging in *Atta vollenweideri* Grass-Cutting Ants. *PLoS ONE*, 8(1) :1–9.
- Moretto, P., Villegier, D., Costes, A., and Watier, B. (2016). Elastic energy in locomotion : Spring-mass vs. poly-articulated models. *Gait and Posture*, 48 :183–188.
- Muller, A., Pontonnier, C., Puchaud, P., and Dumont, G. (2019). CusToM : a Matlab toolbox for musculoskeletal simulation. *Journal of Open Source Software*, 4(33) :927.
- Nathan, R. (2008). An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49) :19050–19051.
- Nathan, R., Monk, C. T., Arlinghaus, R., Adam, T., Alós, J., Assaf, M., Baktoft, H., Beardsworth, C. E., Bertram, M. G., Bijleveld, A. I., Brodin, T., Brooks, J. L., Campos-Candela, A., Cooke, S. J., Gjelland, K., Gupte, P. R., Harel, R., Hellström, G., Jeltsch, F., Killen, S. S., Klefoth, T., Langrock, R., Lennox, R. J., Lourie, E., Madden, J. R., Orchan, Y., Pauwels, I. S., Říha, M., Roелеke, M., Schlägel, U. E., Shohami, D., Signer, J., Toledo, S., Vilck, O., Westrelin, S., Whiteside, M. A., and Jarić, I. (2022). Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science*, 375(6582).
- Nguyen, V., Lilly, B., and Castro, C. (2014). The exoskeletal structure and tensile loading behavior of an ant neck joint. *Journal of Biomechanics*, 47 :497–504.
- O’Neill, M. C., Umberger, B. R., Holowka, N. B., Larson, S. G., Reiser, P. J., and Slade, J. M. (2017). Chimpanzee super strength and human skeletal muscle evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(28) :7343–7348.

- Passera, L. (1994). *Exotic ants : biology, impact, and control of introduced species*. San Francisco, westview p edition.
- Payne, R. C., Crompton, R. H., Isler, K., Savage, R., Vereecke, E. E., Günther, M. M., Thorpe, S. K. S., and D'Avôut, K. (2006). Morphological analysis of the hindlimb in apes and humans. i. muscle architecture. *Journal of Anatomy*, 208 :709–724.
- Peeters, C., Keller, R. A., Khalife, A., Fischer, G., Katzke, J., Blanke, A., and Economo, E. P. (2020). The loss of flight in ant workers enabled an evolutionary redesign of the thorax for ground labour. *Frontiers in Zoology*, 17.
- Peeters, C., Molet, M., Lin, C. C., and Billen, J. (2017). Evolution of cheaper workers in ants : A comparative study of exoskeleton thickness. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(3) :556–563.
- Peng, X. B., Berseth, G., and Van De Panne, M. (2016). Terrain-adaptive locomotion skills using deep reinforcement learning. *ACM Transactions on Graphics*, 35(4) :1–12.
- Penick, C. A., Savage, A. M., and Dunn, R. R. (2015). Stable isotopes reveal links between human food inputs and urban ant diets. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 282(1806).
- Penn, M. (2012). Inventaire des Arthropodes prédateurs à la surface du sol en vergers d'agrumes et en bananeraies à la Martinique. Technical report.
- Pereira, H., Jossart, M., and Detrain, C. (2020). Waste management by ants : the enhancing role of larvae. *Animal Behaviour*, 168 :187–198.
- Perfecto, I. and Snelling, R. (1995). Biodiversity and the Transformation of a Tropical Agroecosystem : Ants in Coffee Plantations. *America*, 5(4) :1084–1097.
- Perry, R. P., Stupnisky, R. H., Hall, N. C., Chipperfield, J. G., and Weiner, B. (2010). Bad starts and better finishes : Attributional retraining and initial performance in competitive achievement settings. *Journal of Social and Clinical Psychology*, 29(6) :668–700.
- Petrou, G. and Webb, B. (2012). Detailed tracking of body and leg movements of a freely walking female cricket during phonotaxis. *Journal of Neuroscience Methods*, 203(1) :56–68.
- Pfeffer, S. E. (2016). *Forward and background walking : Locomotion and navigation in Cataglyphis fortis*. PhD thesis.
- Pfeffer, S. E., Wahl, V. L., Wittlinger, M., and Wolf, H. (2019). High-speed locomotion in the Saharan silver ant, *Cataglyphis bombycina*. *Journal of Experimental Biology*, 222(20) :1–12.
- Pfeifer, R., Lungarella, M., and Iida, F. (2007). Self-organization, embodiment, and biologically inspired robotics. *Science*, 318 :1088–1093.
- Pizzolato, C., Reggiani, M., Modenese, L., and Lloyd, D. G. (2017). Real-time inverse kinematics and inverse dynamics for lower limb applications using opensim. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 20 :436–445.
- Plowes, N. J., Johnson, R. A., and Hölldobler, B. (2013). Foraging behavior in the ant genus *Messor* (Hymenoptera : Formicidae : Myrmicinae). *Myrmecological News*, 18(March) :33–49.
- Polidori, C., Crottini, A., Della Venezia, L., Selfa, J., Saino, N., and Rubolini, D. (2013). Food load manipulation ability shapes flight morphology in females of central-place foraging Hymenoptera. *Frontiers in Zoology*, 10(1) :1–11.
- Powell, S. and Franks, N. R. (2005). Caste evolution and ecology : A special worker for novel prey. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1577) :2173–2180.
- Pringle, J. (1972). *Arthropod Muscle*, pages 491–541. Elsevier.

- Procaccia, C. (2023). L'impact de l'utilisation de la chlordecone aux antilles françaises. Technical report.
- Püffel, F., Meyer, L., Imirzian, N., Roces, F., Johnston, R., and Labonte, D. (2023). Developmental biomechanics and age polyethism in leaf-cutter ants. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 290(2000) :4–5.
- Püffel, F., Pouget, A., Liu, X., Zuber, M., Kamp, T. V. D., Roces, F., and Labonte, D. (2021). Morphological determinants of bite force capacity in insects : A biomechanical analysis of polymorphic leaf-cutter ants. *Journal of the Royal Society Interface*, 18.
- Quinquenel, S. and Ryckewaert, P. (2014). Inventaire de la myrmécofaune dans les vergers d'agrumes en Martinique et relation avec les homoptères ravageurs. Technical report, faculté des sciences exactes et naturelles, Martinique.
- Ramdyia, P., Thandiackal, R., Cherney, R., Asselborn, T., Benton, R., Ijspeert, A. J., and Floreano, D. (2017). Climbing favours the tripod gait over alternative faster insect gaits. *Nature Communications*, 8 :1–11.
- Ratnieks, F. L. and Anderson, C. (1999). Task partitioning in insect societies. *Insectes Sociaux*, 46(2) :95–108.
- Reinhardt, L. and Blickhan, R. (2014). Ultra-miniature force plate for measuring triaxial forces in the micronewton range. *Journal of Experimental Biology*, 217(5) :704–710.
- Reinhardt, L., Weihmann, T., and Blickhan, R. (2009). Dynamics and kinematics of ant locomotion : Do wood ants climb on level surfaces? *Journal of Experimental Biology*, 212(15) :2426–2435.
- Resh, V. H. and Carde, R. T. (2009). *Encyclopedia of Insects, Second Edition*. 2nd edition.
- Reyes, J. L. (1986). Adaptability of foraging trails in *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 33(3) :249–257.
- Reyes, J. L. and Fernández Haeger, J. (1999). Sequential co-operative load transport in the seed-harvesting ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 46(2) :119–125.
- Reyes-López, J. L. and Fernández-Haeger, J. (2002). Composition-dependent density-dependent seed removal rates in the harvester ant *Messor barbarus*. *Sociobiology*, 39(3) :475–484.
- Rhino, B., Dorel, M., Tixier, P., and Risède, J. M. (2010). Effect of fallows on population dynamics of *Cosmopolites sordidus* : Toward integrated management of banana fields with pheromone mass trapping. *Agricultural and Forest Entomology*, 12(2) :195–202.
- Richter, A. and Economo, E. P. (2023). The feeding apparatus of ants : An overview of structure and function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 378(1891).
- Richter, F. (2022). The evolution of ant (hymenoptera : Formicidae) head morphology in salzkotten.
- Rissing, S. W. and Polloek, G. B. (1984). Worker size variability and foraging efficiency in *Veromessor pergandei* (Hymenoptera : Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15(2) :121–126.
- Robertson, D. G. E., Caldwell, G. E., Hamill, J., Kamen, G., and Whittlesey, S. N. (2014). *Research Methods in Biomechanics*.
- Robson, S. K. and Traniello, J. F. (1998). Resource assessment, recruitment behavior, and organization of cooperative prey retrieval in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera : Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 11(1) :1–22.
- Roff, D. A. . (2012). The Evolution of Flightlessness in Insects. *Ecological Society of America*, 60(4) :389–421.

- Ron, J. E., Pinkoviezky, I., Fonio, E., Feinerman, O., and Gov, N. S. (2018). Bi-stability in cooperative transport by ants in the presence of obstacles. *PLoS Computational Biology*, 14(5) :1–21.
- Room, P. M. (1971). The Relative Distributions of Ant Species in Ghana's Cocoa Farms. *The Journal of Animal Ecology*, 40(3) :735.
- Röschard, J. and Roces, F. (2003). Cutters, carriers and transport chains : Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 50(3) :237–244.
- Rössler, W. (2019). A cross-species test of the function of cuticular traits in ants. *Myrmecological News*, 31 :31–46.
- Rühr, P. T., Edel, C., Frenzel, M., and Blanke, A. (2024). A bite force database of 654 insect species. *Scientific Data*, 11(1) :1–7.
- Ryder, C., Byrd, M., and Wozniak, D. J. (2007). Role of polysaccharides in *Pseudomonas aeruginosa* biofilm development. *Current Opinion in Microbiology*, 10(6) :644–648.
- Rühr, P. T., Edel, C., Frenzel, M., and Blanke, A. (2024). A bite force database of 654 insect species. *Scientific Data*, 11.
- Saini, M., Dhillon, S. S., and Aggarwal, R. (1982). Skeletomuscular differences in the thorax of winged and non-winged forms of *Camponotus camelinus* (Smith) (Hym., Formicidae). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, 29(4-5) :447–458.
- Sarnat, E. M., Fischer, G., and Economo, E. P. (2016). Inordinate Spinescence : Taxonomic Revision and Microtomography of the *Pheidole cervicornis* Species Group (Hymenoptera, Formicidae). *PLoS one*, 11(7) :e0156709.
- Scherba, G. (1959). Moisture Regulation in Mound Nests of the Ant, *Formica ulkei* Emery. *The American Midland Naturalist*, 61(2) :499–508.
- Scheys, L., Desloovere, K., Suetens, P., and Jonkers, I. (2011). Level of subject-specific detail in musculoskeletal models affects hip moment arm length calculation during gait in pediatric subjects with increased femoral anteversion. *Journal of Biomechanics*, 44(7) :1346–1353.
- Schmid-Hempel, P. (1984). Individually different foraging methods in the desert ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14(4) :263–271.
- Schmid-Hempel, R. and Schmid-Hempel, P. (1998). Colony performance and immunocompetence of a social insect, *Bombus terrestris*, in poor and variable environments. *Functional Ecology*, 12(1) :22–30.
- Schultheiss, P., Nooten, S. S., Wang, R., Wong, M. K., Brassard, F., and Guénard, B. (2022). The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(40) :1–9.
- Segre, P. S. and Taylor, E. D. (2019). Large ants do not carry their fair share : Maximal load-carrying performance of leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Journal of Experimental Biology*, 222.
- Sellers, W. I., Pond, S. B., Brassey, C. A., Manning, P. L., and Bates, K. T. (2017). Investigating the running abilities of *Tyrannosaurus rex* using stress-constrained multibody dynamic analysis. *PeerJ*, 2017(7) :1–19.
- Seth, A., Hicks, J. L., Uchida, T. K., Habib, A., Dembia, C. L., Dunne, J. J., Ong, C. F., DeMers, M. S., Rajagopal, A., Millard, M., Hamner, S. R., Arnold, E. M., Yong, J. R., Lakshminanth, S. K., Sherman, M. A., Ku, J. P., and Delp, S. L. (2018). Opensim : Simulating musculoskeletal dynamics and neuromuscular control to study human and animal movement. *PLoS Computational Biology*, 14.

- Sghaier, N., Fumery, G., Fourcassie, V., and Moretto, P. (2020). 3D distribution of the forces applied on a load transported by a dyad. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 23(sup1) :S282–S284.
- Shepherd, J. D. (1982). Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11(2) :77–84.
- Shippen, J. and May, B. (2016). BoB – Biomechanics in MATLAB. In *11th international conference biomdlore 2016*, pages 21–23.
- Singh, D. G., Kim, N. H., Kim, H. S., and Wang, L. (2021). 3D craniofacial and upper airway changes after biomimetic oral appliance therapy in Korean adults. *Otorhinolaryngology-Head and Neck Surgery*, 6(2) :1–7.
- Smith, M. (1965). *House-Infesting Ants of the Eastern US*.
- Snodgrass, R. E. (1956). *Anatomy of the Honey Bee*.
- Spong, M. W., Hutchinson, S., and Vidyasagar, M. (2006). Robot Modeling and Control. *Industrial Robot : An International Journal*, 33(5) :1–250.
- Sudd, J. (1964). *The transport of prey by ants*.
- Szczecinski, N. S., Martin, J. P., Bertsch, D. J., Ritzmann, R. E., and Quinn, R. D. (2015). Neuro-mechanical model of praying mantis explores the role of descending commands in pre-strike pivots. *Bioinspiration and Biomimetics*, 10.
- Taylor, G. M. (2000). Maximum force production : Why are crabs so strong? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 267 :1475–1480.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E., and Deneubourg, J. L. (1998). Response threshold reinforcement and division of labour in insect societies. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 265(1393) :327–332.
- Theunissen, L. M. and Dürr, V. (2013). Insects Use Two Distinct Classes of Steps during Unrestrained Locomotion. *PLOS ONE*, 8(12) :1–18.
- Thompson, C. R. (2019). Ants that have pest status in the United States. *Applied myrmecology : a world perspective*, (Creighton 1950) :51–67.
- Thouroult, J. and Poirier, E. (2012). Inventaire entomologique des ZNIEFF de la Martinique campagne de terrain 2011. Technical Report March, Société entomologique Antilles-Guyane, Martinique.
- Tixier, P., Malezieux, E., and Dorel, M. (2004). SIMBA-POP : A cohort population model for long-term simulation of banana crop harvest. *Ecological Modelling*, 180(2-3) :407–417.
- Touroult, J. and Eddy, P. (2012). Inventaire entomologique de ZNIEFF de Martinique. Technical report.
- Touroult, J., Poirier, E., Deknuydt, F., and Romé, D. (2013). Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique campagne de terrain 2012. Technical Report September, Société entomologique Antilles-Guyane, Martinique.
- Touroult, J., Poirier, E., Deknuydt, F., Romé, D., Ravat, P., and Lucas, P.-D. (2014). Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique campagne de terrain 2013. Technical Report April, Société entomologique Antilles-Guyane, Martinique.
- Touroult, J., Poirier, E., Moulin, N., Coulis, M., Deknuydt, F., Dumbardon-Martial, E., Lupoli, R., Ramage, T., and Romé, D. (2020). Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique campagne 2019. Technical report, Société entomologique Antilles-Guyane, Martinique.

- Touroult, J., Poirier, E., Moulin, N., Deknuydt, F., Dumbardon-Martial, E., Ramage, T., and Romé, D. (2016). Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique campagne de terrain 2015. Technical Report October, Société entomologique Antilles-Guyane, Martinique.
- Trager, J. C. (1984). A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera : Formicidae) of the continental United States. *Sociobiology*, 9(January 1984) :49–162.
- Traniello, J. F. (1989). Foraging strategies of ants. *Annual review of entomology*. Vol. 34, pages 191–210.
- Traniello, J. F. and Beshers, S. N. (1991). Maximization of foraging efficiency and resource defense by group retrieval in the ant *Formica schaufussi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(4) :283–289.
- Traniello, J. F. A. (1983). Social organization and foraging success in *Lasius neoniger* (Hymenoptera : Formicidae) : behavioral and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia*, 59 :94–100.
- Tross, J., Wolf, H., and Pfeffer, S. E. (2021). Allometry in desert ant locomotion ( *cataglyphis albicans* and *cataglyphis bicolor* ) - Does body size matter? *Journal of Experimental Biology*, 224(18).
- Viel, E. (2000). *La marche humaine, la course et le saut : biomecanique, explorations, normes et dysfonctionnements*. Le point en reeducation et en aps edition.
- Vincent, J. F. and Wegst, U. G. (2004). Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure and Development*, 33 :187–199.
- Vo-Doan, T. T. and Straw, A. D. (2020). Millisecond insect tracking system. *Arxiv*, (i).
- Wahl, V., Pfeffer, S. E., and Wittlinger, M. (2015). Walking and running in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A : Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 201(6) :645–656.
- Walker, S. M., Schwyn, D. A., Mokso, R., Wicklein, M., Müller, T., Doube, M., Stampanoni, M., Krapp, H. G., and Taylor, G. K. (2014). In Vivo Time-Resolved Microtomography Reveals the Mechanics of the Blowfly Flight Motor. *PLoS Biology*, 12(3).
- Ward, S. R. and Lieber, R. L. (2005). Density and hydration of fresh and fixed human skeletal muscle. *Journal of Biomechanics*, 38 :2317–2320.
- Waterhouse, D. F. and Norris, K. R. (1987). Biological Control-Pacific Prospects.
- Watson, D., Suls, J., and Haig, J. (2002). Global self-esteem in relation to structural models of personality and affectivity. *Journal of Personality and Social Psychology*, 83(1) :185–197.
- Wehner, R., Meier, C., and Zollikofer, C. (2004). The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecological Entomology*, 29(2) :240–250.
- Wetterer, J. K. (2018). Worldwide spread of the longhorn crazy ant, *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera : Formicidae) Ant stuff View project Systematics and Evolution of the *Tapinoma* ants (Formicidae : Dolichoderinae) from the Neotropical region View project. *Myrmecological News*, 11 :137–149.
- Wetterer, J. K., Miller, S. E., Wheeler, D. E., Olson, C. A., Polhemus, D. A., Pitts, M., Ashton, I. W., Himler, A. G., Yospin, M. M., Helms, K. R., Harken, E. L., Gallaher, J., Dunning, C. E., Nelson, M., Litsinger, J., Southern, A., and Burgess, T. L. (1999). Ecological dominance by *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera : Formicidae), an invasive tramp ant, in biosphere 2. *Florida Entomologist*, 82(3) :381–388.

- Wetterer, J. K. and Rica, C. (1995). International Association for Ecology Forager Size and Ecology of *Acromyrmex coronatus* and Other Leaf-Cutting Ants in Costa Published by : Springer in cooperation with International Association for Ecology Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/4221127>. *Oecologia*, 104(104) :409–415.
- Wheeler, W. M. (1911). The ant-colony as an organism. *Journal of morphology*, 22(2) :307–325.
- Wills, B. D. and Landis, D. A. (2018). The role of ants in north temperate grasslands : a review. *Oecologia*, 186(2) :323–338.
- Wilson, D. M. (1966). Insect walking. *Annual Review of Entomology*, (1) :103–122.
- Wilson, E. O. (1971). Sociality at the Pinnacle. *The insect societies*, 19(1) :548.
- Wilson, E. O. (1976). Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1(2) :141–154.
- Wilson, E. O. (1980). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera : Formicidae : Atta). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7(2) :143–156.
- Wilson, E. O. (2000). *Ants, Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Wipfler, B., Letsch, H., Frandsen, P. B., Kapli, P., Mayer, C., Bartel, D., Buckley, T. R., Donath, A., Edgerly-Rooks, J. S., Fujita, M., Liu, S., Machida, R., Mashimo, Y., Misof, B., Niehuis, O., Peters, R. S., Petersen, M., Podsiadlowski, L., Schütte, K., Shimizu, S., Uchifune, T., Wilbrandt, J., Yan, E., Zhou, X., and Simon, S. (2019). Evolutionary history of Polyneoptera and its implications for our understanding of early winged insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(8) :3024–3029.
- Woltring, H. J. (1991). Representation and calculation of 3-D joint movement. *Human Movement Science*, 10(5) :603–616.
- Woods, W. A., Fusillo, S. J., and Trimmer, B. A. (2008). Dynamic properties of a locomotory muscle of the tobacco hornworm *Manduca sexta* during strain cycling and simulated natural crawling. *Journal of Experimental Biology*, 211(6) :873–882.
- Wosnitza, A., Bockemühl, T., Dübbert, M., Scholz, H., and Büschges, A. (2013). Inter-leg coordination in the control of walking speed in *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology*, 216(3) :480–491.
- Wohrl, T., Reinhardt, L., and Blickhan, R. (2017). Propulsion in hexapod locomotion : how do desert ants traverse slopes? *Journal of Experimental Biology*, 220 :1618–1625.
- Yamamoto, A., Ishihara, S., and Ito, F. (2009). Fragmentation or transportation : Mode of large-prey retrieval in arboreal and ground nesting ants. *Journal of Insect Behavior*, 22(1) :1–11.
- Yanoviak, S. P. and Frederick, D. N. (2014). Water surface locomotion in tropical canopy ants. *Journal of Experimental Biology*, 217(12) :2163–2170.
- Yek, S. H. and Mueller, U. G. (2011). The metapleural gland of ants. *Biological Reviews*, 86(4) :774–791.
- Zajac, F. E. (1989). Muscle and tendon : properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control. *Critical reviews in biomedical engineering*, 17 :359–411.
- Zeil, J. and Fleischmann, P. N. (2021). A cross-species test of the function of cuticular traits in ants. *Myrmecological News*, 31 :31–46.
- Zill, S. N., Dallmann, C. J., Büschges, A., Chaudhry, S., and Schmitz, J. (2018). Force dynamics and synergist muscle activation in stick insects : the effects of using joint torques as mechanical stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 120 :1807–1823.
- Zollikofer, C. P. E. (1994). Stepping patterns in ants. I. Influence of speed and curvature. *Journal of Experimental Biology*, 192 :95–106.

# 1 Annexe 1 : Cinématique

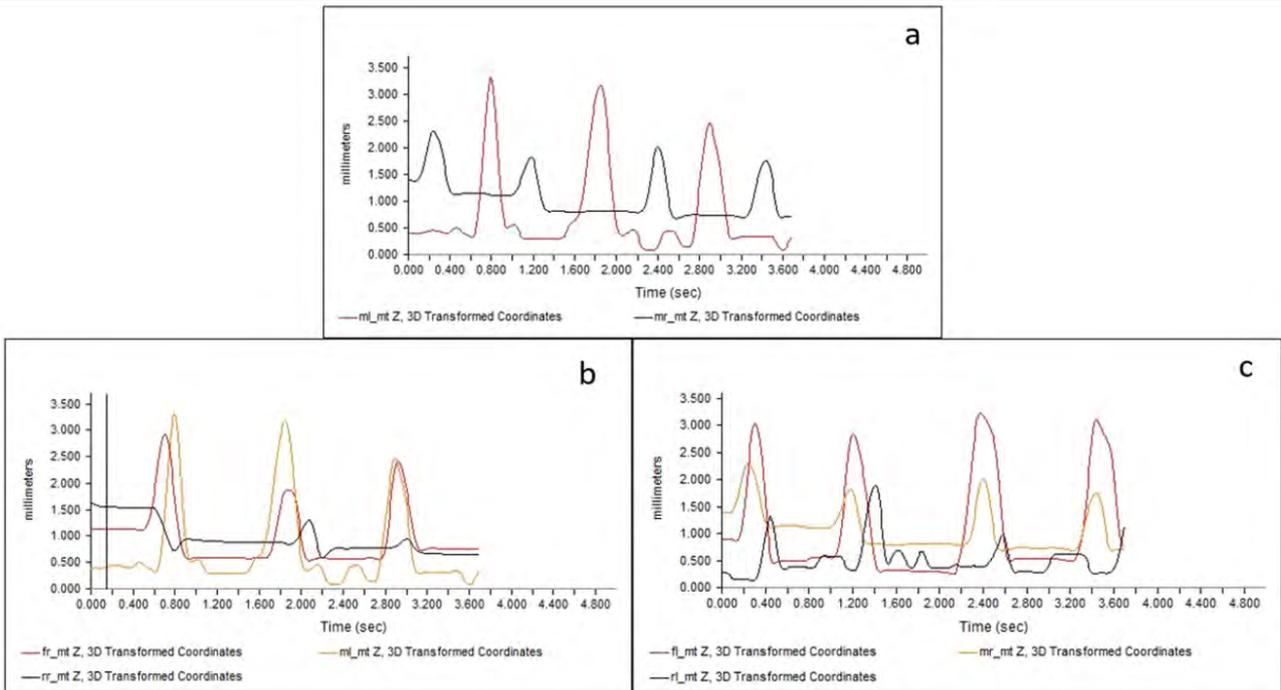


FIGURE 40 – Evolution de la position des métatarses médian (a), du tripode gauche (b) ou du tripode droit (c) au cours du temps selon l'axe Z. fr : avant droit, fl : avant gauche, mr : milieu droit, ml : milieu gauche, rr : arrière droit, rl : arrière gauche, mt : métatarse. On peut observer que lorsque le tarse milieu droit est en balancement le tarse milieu gauche est en propulsion et inversement. On peut aussi observer que les trois pattes d'un tripode (b et c) son en phase de balancement simultanées avec un léger décalage et de façon opposé avec l'autre tripode.

## 2 Annexe 2 : Modèle musculaire

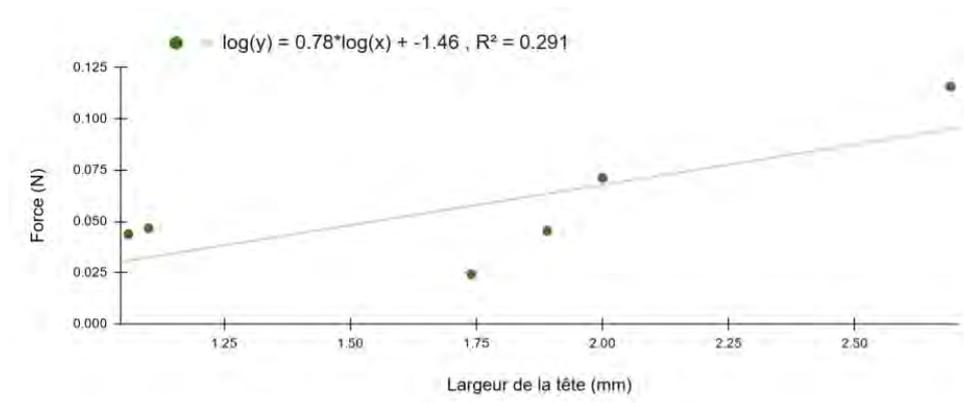


FIGURE 41 – **Estimation de la force mandibulaire.** La force a été estimée à partir de mesure de morsures et de longueurs de têtes de Rühr et al. (2024).  $N = 6$ ,  $R^2 = 0.291$

### 3 Annexe 3 Deeplabcut, un logiciel d'apprentissage machine pour le suivi de points

Nous avons utilisé le logiciel Deeplabcut (DLC) développé à l'EPFL (v.2.2.1) reposant sur la bibliothèque Tensorflow, permettant le suivi automatique d'un seul animal (Mathis et al., 2018). La méthode utilisée repose sur l'entraînement de réseaux de neurones profonds devant permettre de s'affranchir des étapes de suivi semi-automatique. Initialement, la méthode de suivi a été validée quantitativement pour le point de vue d'une caméra (moins de 2 points faux sur 31 par image inédite, erreur médiane sur la position inférieure à 4 pixels) sur un jeu de données d'environ 90 images. Puis, nous avons étendu l'analyse à l'utilisation de données provenant de cinq points de vue différents et à un suivi d'un nombre plus important de points d'intérêt sur l'animal. Le jeu complet de données comprend 325 films de résolution maximale de 2000 pixels x 418 pixels et de durées variables pour un total de 33,6 Go.

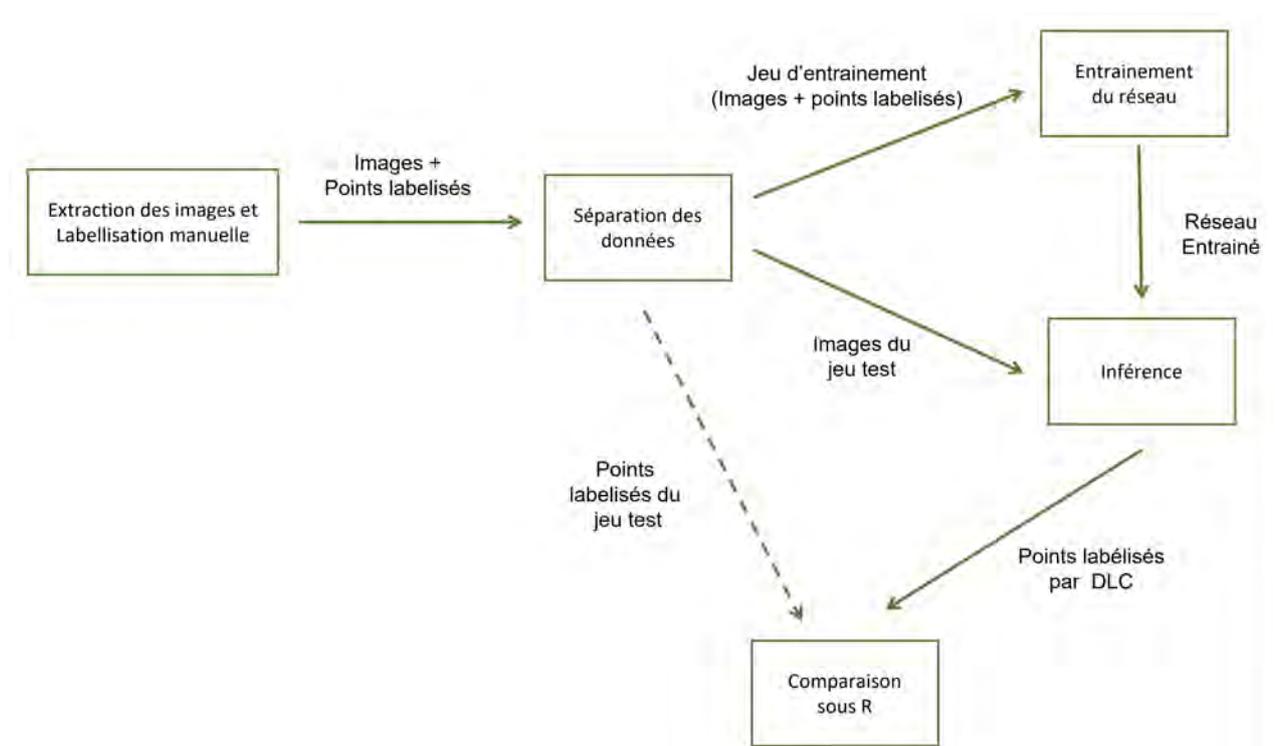


FIGURE 42 – Procédure de création d'entraînement du réseau de neurone.

#### Méthode d'entraînement et labellisation des données

L'entraînement utilisé est typique des méthodes d'apprentissage machine et commence par la répartition des données en deux groupes (jeux d'apprentissage et jeu test) avant la labellisation manuelle des images du jeu d'apprentissage. Les images du jeu d'apprentissage passent ensuite par un réseau itératif pré-entraîné (ResNet-50) jusqu'à convergence des résultats sur le jeu test.

Enfin, une phase d'inférence sur le jeu de données test est faite pour vérifier la concordance avec des données non entraînées (Fig.42). L'évaluation quantitative des résultats est effectuée sous R. Chaque entraînement du réseau de neurone est effectué sur Olympe (supercalculateur partagé par la région Occitanie) et nécessite environ 30h (GPU) équivalentes à 1000h normalisées (CPU). L'optimisation des paramètres a été faite pour minimiser une fonction composée de deux objectifs : classifier et détecter la présence des segments de la fourmi suivis d'une part et positionner correctement des points d'autre part.

Les passages à labelliser ont été choisis pour équilibrer le jeu de données en termes de taille de fourmi (major, media, minor) et direction du mouvement (fourmi arrivant par la droite ou la gauche de l'image). Sur cinq à dix images de chaque vidéo, 59 points caractéristiques de l'animal ont été manuellement labellisés (Fig. 43). Lors d'une première session de labellisation, 105 images ont été labellisées (Tab. 10). Au terme de la deuxième session, un total de 230 images (incluant celles de la première session) a été labellisé. Une troisième session de labellisation a permis de monter ce nombre à 300 images.

Par image, environ 60% des 59 points d'intérêt sont présents. Les points les plus proches du thorax (ie. coxa, trochanter) sont très peu visibles sur la vue plongeante (caméra 1) et les points de la fourmi du côté opposé à la caméra le sont aussi (Fig.43). En prenant en compte les contraintes de la reconstruction 3D future et en supposant que nous pourrions identifier les erreurs de la labellisation automatique, nous visons un taux de détection correcte supérieur à 90%, soit un taux d'erreur inférieur à 10%. Les critères retenus pour cette évaluation sont particulièrement optimistes mais permettent d'avoir un objectif minimal de performance à atteindre.

TABLE 10 – Description du jeu de données labellisées

Nombre total de ...	Session 1	Session 2	Session 3	heightPassages
4	7	7		
Vidéos	21	36		36
Images	105	230		300
Points	3351	7692		10 033

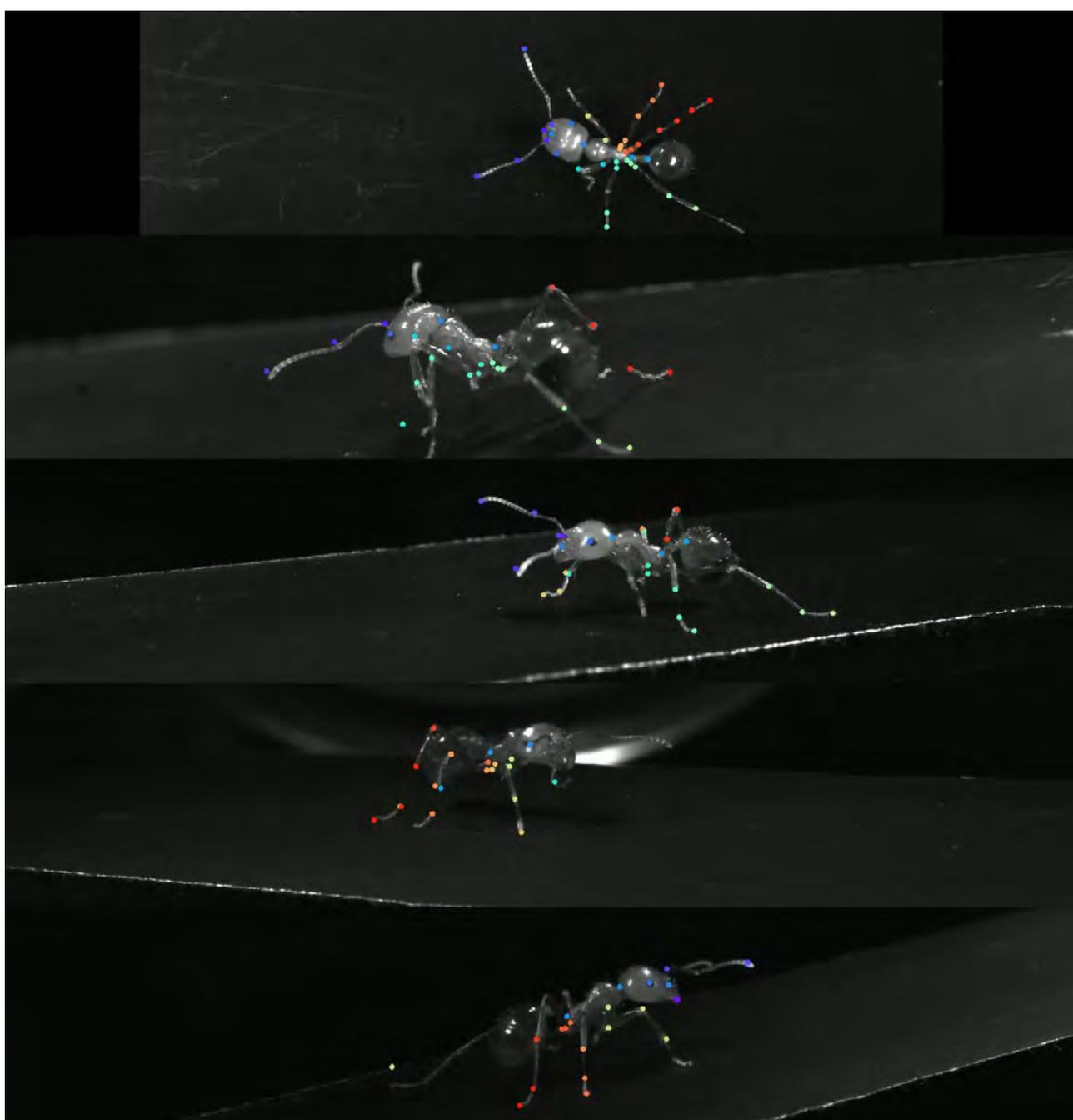


FIGURE 43 – Positionnement des parties de corps suivies par 5 caméras simultanément. Résultat préliminaire obtenu avec deeplabcut sur une vidéo du jeu de donnée d'entraînement. Les points d'intérêt que l'algorithme croit avoir correctement détecté (forte valeur de « likelihood ») sont représentés en couleur.

## Évaluation du modèle par validation croisée

Sur un enregistrement dont cinq images font partie du jeu de données d'entraînement, DLC parvient à suivre correctement les différentes parties de l'animal (Fig.43). Néanmoins, la labellisation manuelle reste longue et fastidieuse : 10 à 15 minutes par image. Nous cherchons à atteindre la généralisation du modèle afin de traiter des vidéos inédites, c'est à dire les données du jeu test n'ayant pas été utilisées pour l'entraînement.

Afin d'évaluer la capacité de généralisation des modèles obtenus, une méthode de validation croisée a été appliquée. En pratique, les images relatives à un passage constituent le jeu test, le reste est le jeu d'entraînement et de test. Le reste du flux de travaux est inchangé. Ce processus est répété pour chacun des passages constituant le jeu de données. Cela revient à entraîner quatre modèles différents - avec les mêmes hyperparamètres mais avec des données d'entraînement différentes - sur les données de la première session de labellisation et sept différents sur les données obtenues suite aux deux sessions. Pour chaque image inférée, DLC fournit la position et une likelihood (ou vraisemblance) de chacun des 59 points d'intérêt. La valeur de la vraisemblance permet de discriminer entre les points d'intérêt visibles (forte vraisemblance) et ceux absents de l'image (faible vraisemblance)

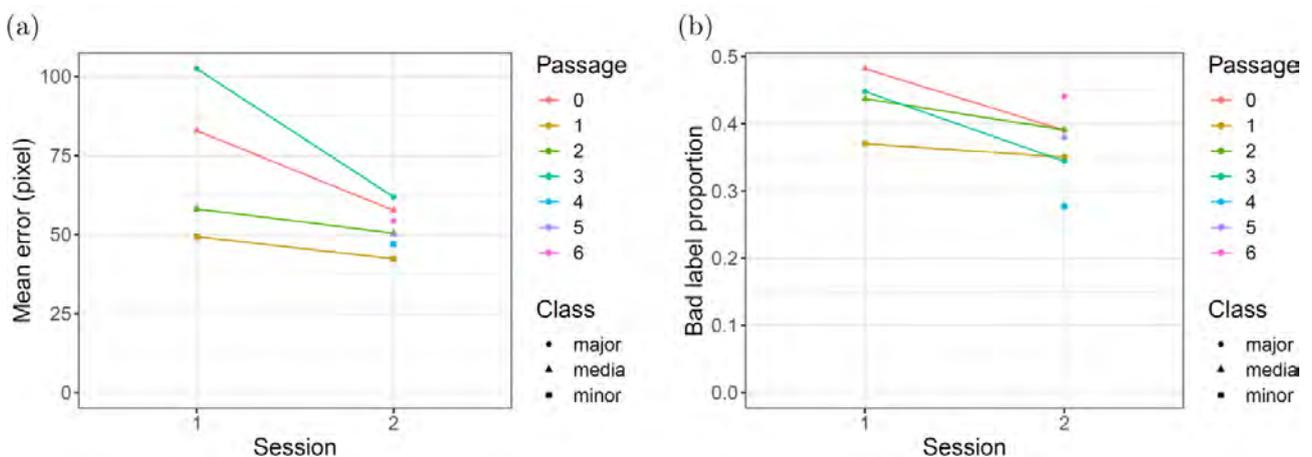


FIGURE 44 – Évolution de l'erreur avec la taille du jeu de données d'entraînement selon deux métriques : la distance moyenne entre les labels manuels et automatiques (a) et la proportion de mauvaises labellisations (b)

La figure 44a présente la distance moyenne entre les points labellisés manuellement et le suivi automatique. L'erreur diminue lorsque la taille du jeu d'entraînement augmente et les erreurs de distances sont corrélées à la taille de la fourmi. Cependant, cette métrique néglige les erreurs de « confusions », c'est à dire quand une partie de corps absente de l'image est détectée par le suivi. Afin d'éviter ces biais, une nouvelle métrique est définie par la proportion de labellisations correctes (likelihood). Cette métrique possède deux paramètres libres à déterminer, un seuil de distance  $d$  et un seuil  $p$  pour la likelihood. Le seuil de distance  $d$  est choisi à la largeur maximale d'un fémur

(fourmi major proche de la caméra), soit 10 pixels. Le seuil  $p$  pour la « likelihood » est fixé pour chaque enregistrement afin de maximiser la proportion de labels « corrects ».

Un label automatique d'un point est donc dit « correct » dans 2 cas distincts :

- Si le label manuel est absent dans l'image alors la « likelihood » (variable de sortie de l'algorithme) du suivi est  $< p$ .
- Si le label manuel est présent, alors la « likelihood » du suivi est  $> p$  et la distance entre les 2 points est  $< d$ .

La figure 44b présente les proportions moyennes de labellisations incorrectes en fonction de la taille du jeu de données. Bien que cette erreur diminue en augmentant le nombre de données, elle est beaucoup trop importante pour avoir des résultats utilisables par la suite. On peut noter que cette nouvelle métrique évolue comme l'erreur de distance mais ne présente pas de biais lié à la classe de la fourmi étudiée.

## Détermination des hyperparamètres

Les résultats présentés jusqu'ici ont été obtenus avec les valeurs par défaut des différents paramètres. Dans la suite, nous essayons d'améliorer les résultats par le choix de meilleures valeurs pour les hyperparamètres du modèle. Les hyperparamètres sont la façon dont on veut décrire les données (nombre de couche du réseau, nombre de variables, etc.).

Le modèle d'apprentissage proposé par DLC comprend de très nombreux hyperparamètres (50 dans les deux fichiers de configuration, d'autres accessibles via l'API fournie), que ce soit pour le type de réseau neuronal, l'augmentation automatique des données ou bien l'optimisation du réseau. Une exploration systématique de l'espace des hyperparamètres n'a pas été tentée pour des raisons de temps de calcul exagérés. Une revue bibliographique des cas d'utilisation du logiciel et des paramètres retenus par les différents auteurs a été effectuée. À titre exploratoire, une vingtaine de phase d'apprentissage pour un jeu de donnée d'entraînement et de test avec différentes valeurs des hyperparamètres semblant les plus pertinents ont été effectuées. Très souvent, varier les valeurs des paramètres testés n'a eu qu'un effet marginal sur la qualité des résultats. Nous avons retenu trois paramètres principaux qui ont permis d'améliorer la précision des résultats. Dans l'ordre du flux de travail, ce sont :

- « 3-networks » intervient à l'étape de création des jeux d'entraînement et de test. Il consiste à définir trois modèles en séparant les vues des différentes caméras en fonction de leur

position dans l'espace (caméra 1 ; caméra 2 et caméra 4 ; caméra 3 et caméra 5). Chacun des trois modèles est entraîné séparément. Nous avons codé ce nouvel hyperparamètre en utilisant l'API fournie par DLC.

- « fliplr » est une méthode supplémentaire d'augmentation automatique du jeu de données et consiste à dupliquer en miroir horizontalement les images et à modifier les labels des parties de l'animal correspondant à sa symétrie latérale. Cette méthode est disponible depuis la version v2.2.2 du logiciel sorti en septembre 2022.
- « adam » correspond à la méthode de descente de gradient de la phase d'entraînement du réseau. Par défaut, deeplabcut utilise « sgd ».

Combiner le solveur « adam » avec « fliplr » ou « 3-networks » permet de réduire l'erreur de 30% à 50% suivant la métrique retenue (Fig. 45 a et b). Par contre, combiner les trois méthodes détériore les résultats. L'effet des valeurs d'hyperparamètres sur les données issues des différentes caméras est difficilement interprétable. La méthode « 3-networks » compliquant le flux des taches sans apporter d'avantage significatif, nous retenons les valeurs d'hyperparamètres correspondant à « fliplr+adam ».

L'ensemble de valeurs non standards retenues sont reportées sur le tableau 11. Pour information, on peut noter que trop augmenter l'angle maximal de rotation « rotatio » des images lors de l'augmentation automatique des données d'entraînement empêche la convergence de l'algorithme de descente de gradient. De plus, une taille de « batch » (nombre d'images servant simultanément à l'entraînement) de 4 permet de diminuer d'environ 20% le temps de calcul de l'entraînement sans effet sur la qualité des résultats. Une valeur supérieure sature la mémoire du GPU utilisé.

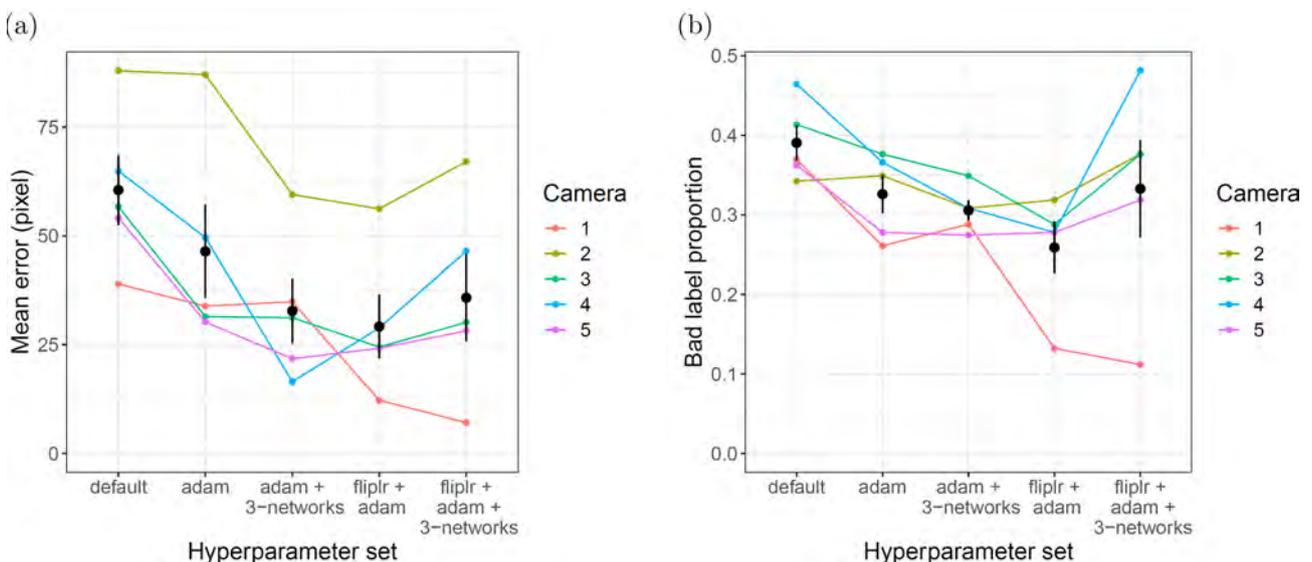


FIGURE 45 – Effet des hyperparamètres sur la qualité du suivi selon deux métriques : la distance moyenne entre les labels manuels et automatiques (a) et la proportion de mauvaises labellisations (b). Les moyennes et leurs erreurs standards sont représentées en noir.

TABLE 11 – Valeurs des hyperparamètres retenues pour la suite

Nom du paramètre	Valeurs par défaut	Valeurs retenues
fliplr	False	True
rotatio	25	60
optimizer	sgd	adam
batch-size	1	4
multi-sep	Default	[1e-4.7500], [5*1e-5.1200],[1e-5.1000]

La performance du suivi des parties du corps de la fourmi en fonction des différentes caméras a été évaluée (Fig.46). Avec le modèle optimisé, environ 30% sont mal détectés. Toutefois, on peut noter une grande variation des performances en fonction des points suivis et des positions des caméras. Ainsi la caméra 1, placée au-dessus de l'animal, détecte la position des points caractéristiques du corps avec 3% d'erreur seulement. Lors du passage étudié de l'animal, les caméras 2 et 3 sont situées à la droite de l'animal vu de face alors que les caméras 4 et 5 sont à sa gauche. La détection des points situés du même côté que la caméra présente environ 20% d'erreur.

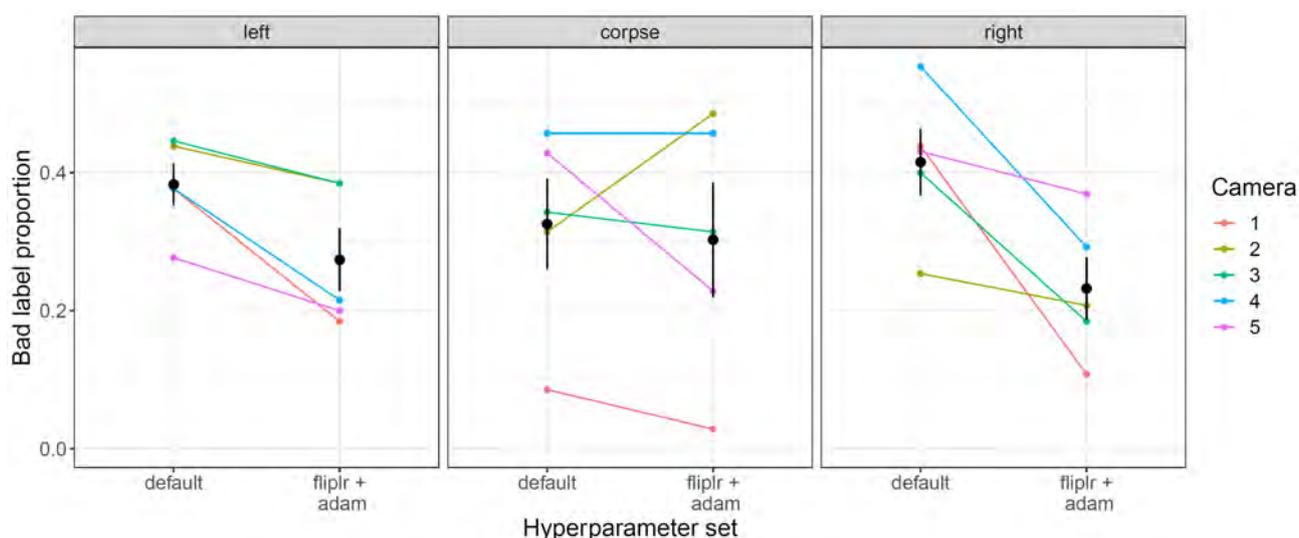


FIGURE 46 – Proportion de points mal labellisés avec les valeurs par défaut ou bien « optimisées » des hyperparamètres du modèle pour les différentes parties du corps de l'animal vues par les 5 caméras de l'expérience. « Left », respectivement « right », correspond aux pattes, yeux, antennes et mandibules gauches (resp. droites) de l'animal. « corpse » désigne les autres parties de l'animal. Les moyennes et leurs erreurs standards sont représentées en noir.

Un flux de travaux selon une méthode de validation croisée a été mis en place avec les langages python et R. Une nouvelle métrique de quantification des résultats a été définie. De meilleures valeurs pour les hyperparamètres ont été trouvées.

Le suivi des membres de la fourmi par DLC est, malheureusement actuellement, trop mauvais (25% d'erreurs pour une valeur cible de 10%) pour envisager de reconstituer automatiquement en trois dimensions la cinématique de l'animal. Comparativement à l'étude préliminaire réalisée avec

succès sur une seule caméra, notre jeu de donnée labellisé est, relativement au nombre de caméras, plus petit. Nous espérons pouvoir obtenir des résultats satisfaisants en augmentant le nombre de données manuellement labellisées. La version suivante de DLC (v2.3), propose une interface modernisée pour la labellisation manuelle. Malheureusement, en 2023, cette interface présentait encore trop de "bugs" qui nous ont fait perdre à plusieurs reprises le produit d'un laborieux travail de labellisation d'images supplémentaires.

## 4 Annexe 4 : Etude participative

Une étude participative à été réalisée dans le but d'obtenir des coordonnées géographiques à la Martinique de comportements de transport collectif par des fourmis. Un ensemble de 25 vidéos ont été recueillies permettant d'identifier 8 sites.



**Un étudiant Martiniquais à besoin de VOUS !!**

**Enquête de science participative**

TRANSPORT DE CHARGE COLLECTIF DES FOURMIS MARTINQUAISES

**Participez en 4 étapes :**

- 1. Observez un transport collectif**  
Avec 2 fourmis , 3, 4 ou plus
- 2. Filmez les !! Elles adorent ça**  
Avec une vue du dessus et avec une échelle à côté (pièce, règle ou tout autre objet standard)  
Faire une photo nette de ces fourmis vues de profil
- 3. Renseignez nous votre position GPS**  
Ouvrir l'application "Maps" de votre téléphone  
Faire un appui long sur votre position.  
Recopiez-la !!!
- 4. Envoyez nous vos meilleures vidéos**

Facebook : fourmis martinique  
instagram : fourmis.martinique  
Email: fourmis.martinique@gmail.com

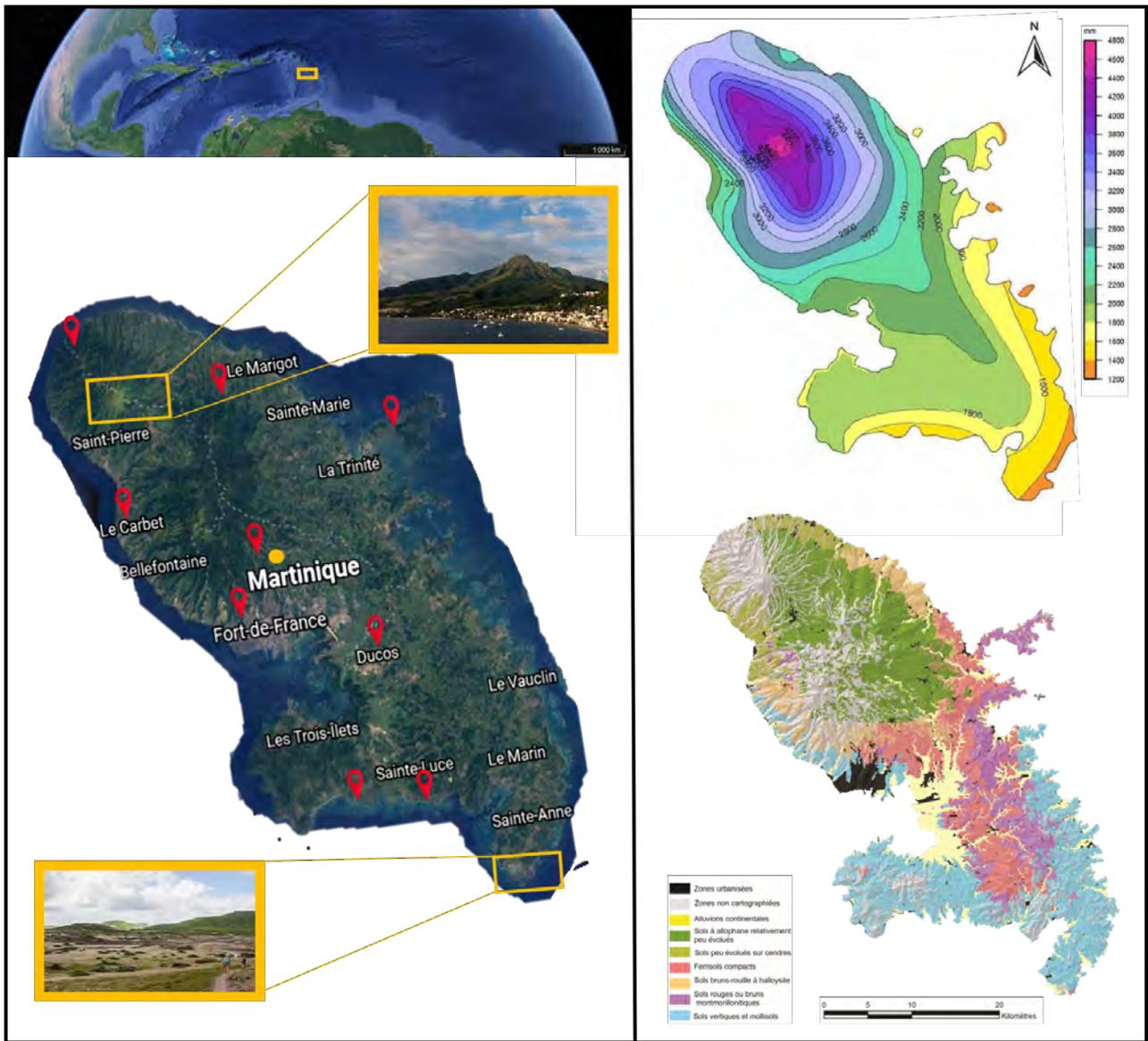


FIGURE 47 – Carte de la martinique. Localisation de la martinique, des points recensés avec l'étude participative (rouge) et localisation de Banabio (orange) , carte des précipitations et pédologique de la Martinique (issus d'études du CIRAD).

## 5 Annexe 5 : Etude des communautés de fourmis en bananeraie bio et conventionnelle en Martinique

Dans le chapitre VI de cette thèse nous présentons un travail sur la cinématique du transport collectif de proies chez les fourmis. Pour pouvoir réaliser ce travail nous recherchions spécifiquement une espèce de fourmi monomorphe, pas trop petite pour pouvoir la filmer avec notre équipement photographique mais pas trop grosse non plus pour que le groupe de fourmis transporteuses rentrent dans le champ de la caméra, et facile à récolter et à élever. Peu d'espèces de fourmis présentes sur le territoire métropolitain répondaient à ces critères. En milieu tropical en revanche, le comportement de transport collectif de proies a été décrit chez de nombreuses espèces. C'est pourquoi nous avons saisi l'opportunité d'un voyage en Martinique pour trouver une espèce répondant à nos critères. Nous avons pour cela mené un travail préliminaire d'échantillonnage de la myrmécofaune dans des bananeraies à l'aide de pièges et en recueillant les fourmis arrivant sur des appâts carnés déposés sur le sol. Les résultats de ce travail sont présentés dans cette annexe. Nous avons également profité de l'utilisation d'appâts pour réaliser des observations nous permettant d'identifier les espèces de fourmis pratiquant le transport collectif et pouvant être utilisées dans nos expériences. Ces observations sont décrites dans le chapitre 2.

### Introduction

La Martinique est une île française, de 1 128  $km^2$  située dans l'arc des Petites Antilles (Fig. 47). Le relief de l'île est accidenté et généralement séparée en deux zones distinctes : une zone tropicale humide ( $ppm > 4000mm/an$ ) au nord d'un axe Fort-de-France/Robert et, d'autre part, une zone située au sud de cet axe, moins accidentée et plus sèche ( $ppm < 2000mm/an$ ) (Fig. 47).

L'agriculture martiniquaise repose encore aujourd'hui principalement sur la production sucrière et bananière dont la valeur agricole créée représente 21.5% (Agreste 2008). La production bananière représentait en 2010 la production agricole la plus importante de l'île, avec 6396 hectares de surface agricole utile (Jain et al., 2011). Les bananeraies ont une production de biomasse quasi continue, constituée de régimes qui sont exportés, mais également de résidus de bananiers formés par les feuilles et les pseudotroncs coupés et laissés sur place. Cependant, pour des raisons sanitaires (cercosporiose, nématodes et charançons), les bananiers sont soumis à un renouvellement des plants tous les 6 à 8 ans.

Depuis plusieurs années, la production bananière traverse une situation difficile, du fait des

exigences de qualité de production élevées pour l'export des fruits et d'un marché international ultra compétitif et de problèmes sanitaires importants (Procaccia, 2023). La chlordécone, utilisé entre 1972 et 1993 contre un ravageur, le charançon du bananier, *Cosmopolites sordidus* (Beaugendre, 2005), a contaminé de façon importante et durable de par sa rémanence les milieux aquatiques et leur faune, les sols, le cheptel, et les denrées alimentaires (fruits et légumes) (Procaccia, 2023).

Dans ce contexte, des systèmes de culture et de protection innovants tels que la culture de vitro-plants indemnes de maladie (Chabrier et al., 2005), de pièges à phéromones (Rhino et al., 2010), mais également des techniques de diversification des cultures sont mis en place pour la préservation des cultures. Pour le moment, l'implantation de couverts végétaux permanents dans les bananeraies est mobilisée à des fins de contrôle des plantes adventices, mais pas encore pour le contrôle biologique par conservation, bien qu'un certain nombre d'études s'y soit intéressés (Tixier et al., 2004; Duyck et al., 2012; Carval et al., 2016; Joly et al., 2020). Une des autres possibilités à explorer pour compléter une conduite raisonnée et durable est la compréhension des processus écologiques de régulation des bioagresseurs. Néanmoins, les travaux recensant la biodiversité de la Martinique (Thouroult and Poirier, 2012; Touroult et al., 2013, 2014, 2016; Touroult and Eddy, 2012; Coulis and Joly, 2017) et l'étude des interactions entre niveaux trophiques (Carval et al., 2012, 2016), tant en milieu naturel que dans les systèmes anthropisés, sont encore très peu nombreux. En ce qui concerne la culture de la banane, une meilleure connaissance des différentes espèces constituant les réseaux trophiques, en particulier les prédateurs généralistes, pourraient pourtant jouer un rôle important dans le développement de nouvelles méthodes de contrôle des ravageurs (Cardinale et al., 2006). On sait déjà par exemple que l'augmentation de la biodiversité des fourmis dans les agroécosystèmes conduit généralement à un certain niveau de régulation naturelle des bioagresseurs (Carval et al., 2012, 2016). On dispose à l'heure actuelle de peu de données sur la présence des fourmis prédatrices se déplaçant à la surface du sol en Martinique (Penn, 2012; Quinquenel and Ryckewaert, 2014; Carval et al., 2016). Aucune espèce de fourmis n'avait été décrite lors de l'inventaire de Thouroult and Poirier (2012), alors qu'en 2020, 53 espèces ont été décrites (Carval et al., 2016; Touroult et al., 2020).

Dans le travail présenté ici nous avons échantillonné la myrmécofaune en bananeraie à l'aide de pièges effleurant à la surface du sol et comparé la composition de la myrmécofaune entre des parcelles en culture biologique intensive et des parcelles en culture conventionnelle, donc traitées. On s'attendait à trouver une diversité spécifique moindre dans les parcelles en culture conventionnelle comparé aux parcelles en culture biologique intensive.

# Matériel et Méthodes

## Site expérimental

Le site expérimental BANABIO situé à Saint Joseph, dans le centre de la Martinique, s'étend sur 0,7 ha et fait partie du domaine expérimental du CIRAD de Rivière Lézarde. Il correspond à l'ancienne collection d'ananas du CIRAD qui y a été implantée durant plus de 20 ans avant d'être progressivement déplacée en 2018. Ce site se compose de 3 systèmes de culture répartis de façon aléatoire à raison de 3 parcelles pour chaque système : un système de référence de culture conventionnelle (CO), un système dit Bio-intensif (BI) et un système dit Bio-diversifié (BD) (Fig.48). Pour des raisons de temps, seul les systèmes conventionnels et bio-intensifs ont été échantillonnés dans cette étude. Les plants de bananier sont plantés dans les parcelles selon un schéma précis : 4 grands rangs espacés de 3,80m composés chacun de deux petits rangs espacés de 1,95m les uns des autres (Fig.48). Des panneaux anti-dérives (traits jaunes pointillés) ont été installés entre les parcelles afin de limiter le risque de dérive des traitements fongicides des parcelles conventionnelles vers les parcelles de culture bio-intensive.

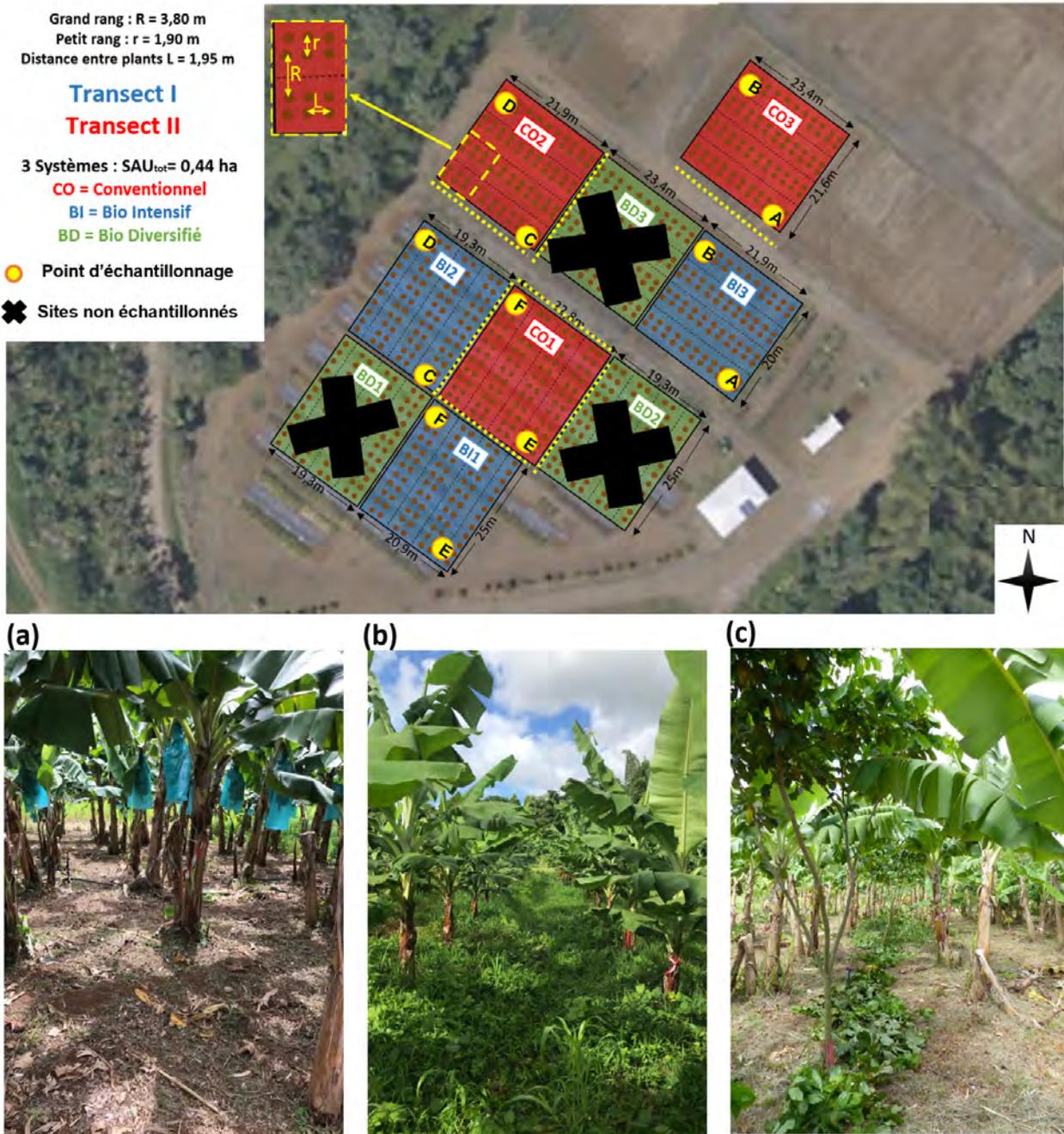


FIGURE 48 – Site expérimental Banabio. Le site se compose de neuf parcelles, 3 parcelles de culture conventionnelle (CO) avec des intrants (a), 3 parcelles de culture Bio-intensive (BI) sans intrants (b) et trois parcelles Bio-diversifié (BD) avec différents types de culture (c). Pour cette étude seule les parcelles CO et BI ont été étudiées. La figure a été réadaptée du site de Banabio.

## Protocole d'échantillonnage

### Choix des points d'échantillonnage

Six points d'échantillonnage ont été choisis sur chacun des deux systèmes d'exploitation (CO et BI), 2 par parcelle. Au sein de la parcelle, un point d'échantillonnage a été positionné à une distance de 5,95 m d'un des angles de la parcelle, à l'intérieur de celle-ci (Fig.49), et l'autre point a été placé de la même façon à proximité de l'angle opposé.

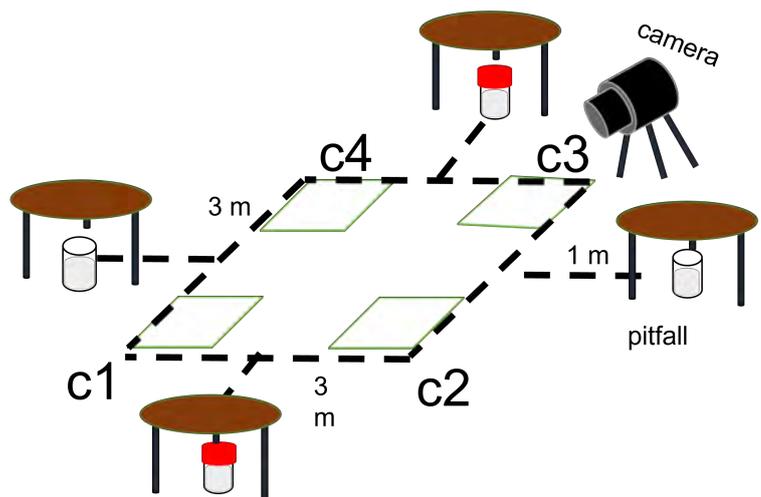
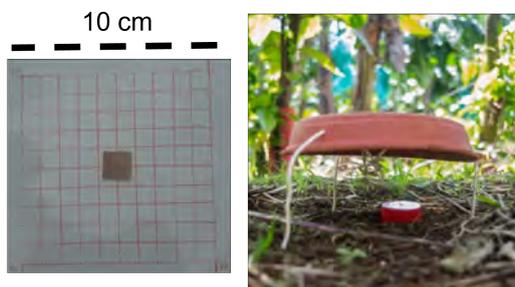
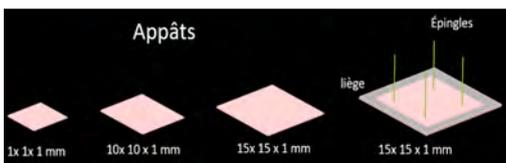


FIGURE 49 – Dispositif expérimental utilisé sur un point d'échantillonnage. Il est formé d'un carré de 3m de côté avec 4 carreaux de céramiques (C1, C2, C3, C4) disposés aux angles sur lesquels était placé un appât (morceau de jambon de taille variable). Les pot-pièges, protégés des intempéries par un chapeau (voir photo), sont placés à 1 mètre de chaque côté du carré (flèches sur la photo principale). La photo principale montre une expérience dans une parcelle de culture biodiversifiée.

## Echantillonnage par appât

Le dispositif expérimental est formé par un carré de 3x3m sur lequel on a disposé 4 carreaux de céramique (C1, C2, C3, C4 de 20x20cm), un dans chaque angle (Fig. 49). Sur chaque carreau est dessiné un carré de 10 x 10cm divisé en petits carreaux de 1x1cm définissant une zone focale dans laquelle sont observés les comportements des fourmis. Des appâts de différentes tailles (carrés de jambon de 1x1mm, 10x10mm et 15x15mm placés respectivement en C1, C2 et C3) ont été utilisés pour simuler des proies, allant de proies transportables par un seul individu ou par des groupes d'individus à des proies impossibles à transporter (morceau de jambon C4= 15x15mm épinglé sur

un morceau de liège placé en C4). Les appâts ont été choisis de façon à être appétant pour les fourmis et à avoir un format facilement calibrable.

Au début de chaque expérience un appât est disposé au centre de la zone focale de chaque carré de céramique. Les observations sur chaque appât se déroulent ensuite pendant une heure ou sont interrompues si l'appât est transporté en dehors du carreau de céramique. Pendant le déroulement des expériences un individu de chaque nouvelle espèce (morphotype) de fourmis apparaissant dans la zone focale a été prélevé, placé dans un eppendorf et conservé dans de l'alcool à 99% pour identification ultérieure. L'heure de prélèvement de l'individu était notée sur chaque eppendorf.

Une caméra était placée au niveau de C3 durant chacune des expériences pour filmer le comportement des fourmis. Les vidéos des expériences réalisées sur le carreau C3 ont été visualisées au laboratoire avec le logiciel VLC (v. 3.2) et les occurrences de transport collectif de l'appât ont été notées. En croisant ces données avec l'analyse du contenu des eppendorfs contenant les fourmis prélevées pendant l'expérience nous avons pu identifier les espèces de fourmis pratiquant un transport collectif (chapitre 2).

### **Echantillonnage par pot-pièges**

Quatre pot-pièges par point d'échantillonnage ( $n=48$ ) ont été placés à 1m du centre de chaque côté du carré formant le dispositif expérimental. Les pot-pièges utilisés sont des pièges d'interception du type piège de Barber permettant d'échantillonner la faune présente sur le site (Wilson, 2000). Les pot-pièges étaient remplis d'une solution de monopropyl glycol (concentration de 2M/L) pour éviter l'évaporation durant la période d'échantillonnage. Les pot-pièges d'un point d'échantillonnage ont été séparés en pot-pièges de jour (ouverts entre 8h et 18h) et pot-pièges de nuits (ouverts entre 18h et 8h). Ils étaient tous protégés des précipitations par un chapeau (soucoupes pour pots de fleurs placées sur des piquets en fil de fer). Les pot-pièges ont été relevés au bout de 7 jours et ramenés au laboratoire pour tri et analyse. Les spécimens capturés ont été triés au moyen d'un microscope binoculaire puis séparés en deux lots (fourmis et autres) conservés dans de l'éthanol 99%. Les données brutes ont été reportées sur des fiches d'abondance.

### **Echantillonnages ponctuels**

Tout au long des expériences les nouvelles espèces de fourmis ont été échantillonnées et conservées (éthanol 99%) selon leur rang d'apparition pour identification au laboratoire

## Identification taxonomique

Toutes les espèces d'arthropodes récupérées ont été identifiées jusqu'au genre, sauf pour les fourmis qui ont été identifiées jusqu'à l'espèce à l'aide des clés de Bolton (1994).

## Indices de diversité et analyse des données

Des indices de diversité pour les fourmis capturées dans les pot-pièges ont été calculés pour les deux transects à partir des genres de Formicidae en utilisant la fonction `diversity` du package `vegan` de Rstudio.

Le premier indice de diversité est la richesse spécifique qui correspond au nombre d'espèces présentes.

L'indice de Shannon (H) est calculé comme :

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log(p_i) \quad (28)$$

avec  $p_i = N_i/N$  l'abondance relative de l'espèce  $i$ . Cet indice augmente avec la richesse spécifique et, pour un  $n$  donné, devient maximal si  $p_i = 1/n$  pour chaque espèce (équitabilité).

L'indice de Simpson (D) est basé sur la probabilité que 2 individus pris au hasard appartiennent à la même espèce. D devient minimal en cas d'équitabilité, ce qui est le contraire de l'indice de Shannon. La version implémentée dans `vegan` est 1-D (indice de Gini-Simpson).

$$D = \sum_{i=1}^n p_i^2 \quad (29)$$

L'indice d'équitabilité de Pielou (J) est un indice qui quantifie l'équitabilité au sein d'un piège. Plus cet indice est proche de 1, plus les effectifs d'individus de chaque espèce sont proches. Comme le nombre d'espèces détectées est aussi corrélé avec l'effort d'échantillonnage cet indice dépend moins de l'effort d'échantillonnage.

$$J = \frac{H}{\log(S)} \quad (30)$$

avec  $S$  la richesse spécifique.

# Résultats

## Proportion des espèces dans les pot-pièges

### Proportion générale

Dans l'ensemble des pot-pièges, les hyménoptères représentaient 41.57%, les arthropéones 16.29%, les diptères 12.92%, les aranéides 8.43%, les acariens 6.18%, les coléoptères 5.62%, les dermaptères et les diplopodes 1.12% chacun, les orthoptères 1.69%, enfin les blattoptères, les caelifera, les chilopodes, les symphléones et les thysanoptères 0.56% chacun (Fig.50a).

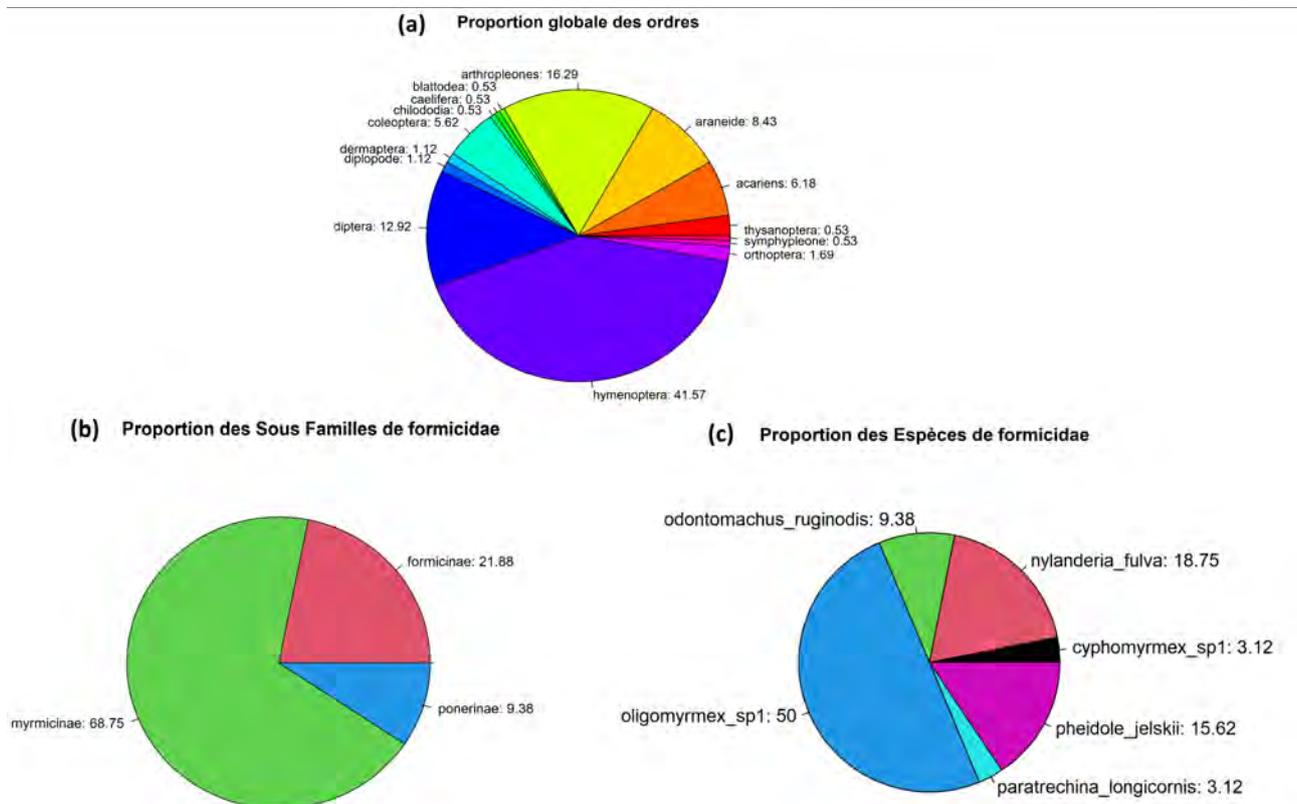


FIGURE 50 – Proportion des différents ordres d'arthropodes représentés dans les pot-pièges (a), des sous-familles de Formicidae (b), et des genres à l'intérieur des Formicidae (c).

### Proportion des sous-familles de Formicidae

Les fourmis retrouvées dans les pot-pièges des deux transects appartiennent à trois des sous-familles des Formicidae. Les proportions d'individus dans chacune des sous-familles sont : Myrmicinae 68,75%, Formicinae 21,88% et Ponerinae 9,38%. Au total six espèces sont représentés : *Oligomyrmex sp1* 50,00%, *Nylanderia fulva* 18,75%, *Pheidole jelskii* 15,62%, *Odontomachus ruginodis* 9,38%, *Cyphomyrmex sp1* et *Paratrechina longicornis* avec 3,12% chacune. Ces 6 espèces sont représentées dans le transect en culture bio-intensive mais seulement 5 parmi ces 6 sont présentes dans le transect

en culture conventionnelle.

## Indices de diversité des formicidae

Un indice de Shannon de 0,945 a été trouvé pour le transect en culture bio-intensive et de 1,011 pour le transect en culture conventionnelle. Pour le transect en culture bio-intensive la valeur de l'indice de Shannon est de 0,813 dans la journée et de 0,987 la nuit, pour le transect en culture conventionnelle il est de 1,288 et de 0.598 respectivement dans la journée et la nuit.

Le transect en culture bio-intensive est caractérisé par un indice de Simpson de 0.515 (0,425 et 0,561 dans la journée et la nuit, respectivement) et celui en culture conventionnelle par un indice de 0.509 (0,673 et 0,275 dans la journée et la nuit, respectivement).

La valeur de l'équitabilité de Pielou est de 0.528 pour le transect en culture bio-intensive (0,454 et 0,551 dans la journée et la nuit, respectivement) et de 0.628 pour le transect en culture conventionnelle (0,802 et 0,366 dans la journée et la nuit, respectivement).

## Comparaison des transects

Il n'y a pas de différences entre la composition des espèces des deux transects ( $\chi^2 = 0.86672$ ,  $df = 2$ ,  $p - value = 0.6483$ ).

## Discussion

L'augmentation de la qualité de production de bananes antillaises passe par un assainissement des sols autrefois contaminés par l'utilisation excessive de pesticides, notamment la chlordécone, principal problème de santé publique actuel sur l'île. En collaboration étroite avec des organismes de recherche agronomique (CIRAD, IRD, INRAe), les planteurs expérimentent donc la mise en place de systèmes intégrés de culture qui combinent la veille climatique, la surveillance des pathogènes, la rotation des cultures (notamment avec la canne à sucre), la jachère, l'utilisation de vitro plants débarrassés de nématodes et la recherche de variétés plus résistantes aux pathogènes. La conjonction de ces démarches a permis de réduire de moitié l'utilisation des pesticides en huit ans.

Le principal insecte ravageur pour les cultures de bananes est le charançon du bananier. Néanmoins, il n'existe à l'heure actuelle aucun parasitoïde connu de ce ravageur (Waterhouse and Norris, 1987). Les prédateurs du charançon du bananier, pour la plupart généralistes, ont été identifiés principalement dans l'ordre des coléoptères et des diptères et dans la famille des Formicidae (Waterhouse and Norris, 1987). L'absence de spécialisation de ces prédateurs semble limiter leur capacité à atteindre les œufs, les larves et les pupes du charançon, car ceux-ci sont dissimulés dans les tissus

végétaux et dans des tunnels à l'intérieur de la plante (Waterhouse and Norris, 1987). Les fourmis font exception à cela puisqu'elles sont capables de creuser dans le sol, de trouver des œufs à la surface du bulbe et de se nourrir à l'intérieur des tunnels du bulbe. Bien qu'elles soient généralistes, les fourmis pourraient être de meilleurs insectes auxiliaires pour lutter contre le charançon car elles sont abondantes, se recrutent mutuellement vers des sources de nourriture abondantes et ne sont pas affectées par la satiété puisque les individus ne récoltent pas de la nourriture pour se nourrir eux-mêmes mais pour nourrir la colonie (Room, 1971).

Ce travail a permis de rassembler des données sur un des taxons d'insectes encore assez peu étudiés en Martinique (Quinquenel and Ryckewaert, 2014; Carval et al., 2016; Coulis and Joly, 2017), à savoir les fourmis. Il a permis de caractériser la structure des communautés de fourmis dans un agroécosystème homogène en réalisant des échantillonnages par appât et par piégeage. Bien que le milieu de culture soit quelque peu différent, les résultats que nous avons trouvés concernant la représentation des différentes sous-familles de Formicidae en bananeraie semblent en accord avec l'étude réalisée par Quinquenel and Ryckewaert (2014) et Carval et al. (2016).

De façon surprenante, si on se base sur les valeurs de l'indice de Shannon, il semblerait qu'il y ait une plus grande diversité dans le transect en culture conventionnelle par rapport au transect en culture bio-intensive. Au niveau global, les indices de diversité sont assez proches entre les deux types de culture. Cependant, les résultats sont beaucoup plus contrastés entre la journée et la nuit pour la culture conventionnelle par rapport à la culture bio-intensive. En culture conventionnelle il y a plus de diversité la nuit (H) mais avec plus d'espèces dominantes (D et J) que dans la journée. Les indices de diversité au niveau global assez proches entre les deux types de culture suggèrent que la myrmécofaune en bananeraie est peu sensible aux traitements appliqués sur les plants en culture conventionnelle.

De plus, les différences jour/nuit en culture conventionnelle pourrait provenir du fait que dans ce type de culture le milieu est plus fermé qu'en culture bio-intensive. La température de l'air et l'hygrométrie sont donc peut-être un peu moins élevées dans la journée qu'en culture conventionnelle où le couvert végétal est plus épars. Cependant, il n'y a pas de végétation au niveau du sol dans laquelle les fourmis puissent s'abriter. La diversité des fourmis est donc moindre le matin (H) et on trouve dans les pièges essentiellement des fourmis de la litière et les quelques fourmis qui fourragent au niveau du sol et qui sont capables de supporter des températures importantes. La température est moins élevée la nuit et on va donc trouver dans les pièges à la fois les fourmis de la litière et les fourmis fourrageant au niveau du sol. La diversité est donc plus élevée (H) mais certaines espèces

vont être largement dominantes par rapport à d'autres (D, J). Il peut s'agir par exemple d'espèces arboricoles qui ne descendent pas au niveau du sol pendant la journée ou plus vraisemblablement de petites espèces *Solenopsis*, *Wassmannia*, *Paratrechnia* qui sont moins tolérantes par rapport à la température que les fourmis subordonnées (typiquement en milieu tropical Ponérinae) mais qui peuvent dominer par leur recrutement de masse.

Perfecto and Snelling (1995) ont échantillonné des fourmis dans 16 plantations de café allant de zones ombragées en polyculture à des zones ensoleillées en monoculture et ont trouvé une corrélation positive entre le nombre d'espèces de fourmis et la diversité végétale. Leurs résultats et ceux de notre étude suggèrent que les monocultures tropicales cultivées de manière intensive abritent une myrmécofaune dominée, au moins à certains moments de la journée (la nuit dans notre étude), par un petit nombre d'espèces.

Les résultats de l'étude présentée ici sur la diversité et la composition de la myrmécofaune en bananeraie sont préliminaires et mériteraient d'être approfondie. On sait en effet qu'en écologie des communautés de nombreux facteurs peuvent influencer sur les résultats des échantillonnages réalisés. Ceux-ci peuvent par exemple largement différer en fonction de la méthode d'échantillonnage utilisée. Un recensement plus complet de la myrmécofaune aurait ainsi pu être réalisé en installant des pièges dans la végétation (Lasmar et al., 2017) ou dans le sol (Ryder et al., 2007) et en échantillonnant la litière des bananeraies en culture conventionnelle par la méthode Winkler. Les résultats peuvent également varier en fonction des conditions météorologiques au moment de l'échantillonnage, de la période de l'année à laquelle l'échantillonnage a été réalisé, de la durée d'ouverture des pièges, de la localisation des nids par rapport aux pièges, de la nature des appâts utilisés, etc.

On sait aussi que l'échantillonnage par la méthode des pot-pièges donne souvent des résultats assez différents de l'échantillonnage par appât. Dans notre étude par exemple, certaines espèces présentes en abondance sur les appâts comme *Paratrechnia longicornis* n'étaient retrouvées que sporadiquement dans les pot-pièges, alors que les espèces du genre *Pheidole* étaient retrouvés à la fois dans les pot-pièges et sur les appâts. La surreprésentation de l'espèce *P. longicornis* sur les appâts et le fait qu'elle soit une espèce qui ait été notée comme réalisant des transports collectifs suggère que ce comportement pourrait constituer un avantage sélectif dans la compétition par interférence lui permettre d'avoir un caractère dominant. En ce sens, il semble important d'approfondir ce travail en inventoriant la myrmécofaune des principaux types de culture de la Martinique, mais aussi les communautés de fourmis des bananeraies à faibles intrants et en culture conventionnelle afin de mettre évidence si elle se retrouve de façon similaire en terme de richesse spécifique et de

composition selon les types de culture. Néanmoins, ces résultats restent préliminaires et doivent être considérés avec précaution. Il semblerait important d'approfondir ce travail en bananeraie avec un effort d'échantillonnage plus important mais aussi en échantillonnant la myrmécofaune d'autres types de culture (Exemple : canne à sucre, vergers d'agrumes) de la Martinique, et des milieux naturels se trouvant en ZNIEFF (Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique) afin de mieux connaître les espèces de fourmis présentes sur l'île et leur répartition pour pouvoir mieux définir leur valeur patrimoniale et leur rôle dans les écosystèmes autant naturels qu'agricoles.



## 6 Contributions

Ce travail à été rendu possible avec le concours de mes directeurs de recherche, Pierre Moretto (PM) et Vincent Fourcassié (VF), de partenariats avec Evan Economo (EE) d'OIST Japon et de Santiago Arroyave Tobon (SAT) et Jean-Marc Linares (J-ML) (Institut du mouvement Marseille) et grâce à un ensemble de stagiaires avant : Tanguy Puluhen (TP) et Moran Le Gléau (MLG) et pendant ma thèse : Anton Kaniewski (AK), Etienne Lopi (EL), Pierre-Alexandre Grott (P-AG), Nicolas Carrère (NC), Dmitry Sverkalov (DS) et Juliette Verheye (JV).

PM et VF ont supervisés l'ensemble de ce travail. PM, VF et JD ont mis en place le design expérimental de l'ensemble des études. JD a collecté les données expérimentales en Martinique, de cinématique individuelle et collective et de morphométrie.

Cinématique individuelle : JD a réalisé le suivi des données et a analysé les données. JV a mise à jour les données de calibration.

Cinématique collective : P-AG et JD ont réalisés le suivi des données cinématiques et ont analysés les données. JD a segmenté les données morphométriques.

Morphométrie : EE a mis en place le desing expérimental. JD a collecté les données et les a analysées.

Modèle numérique : J-ML, SAT et PM ont mis en place le desing expérimental. MLG et JD ont segmentés respectivement la cuticule de la fourmi et les muscles. TP, AK, MLG, J-ML, SAT, PM et JD ont participé à l'implémentation du modèle numérique.

Modèle musculo exosquelettique : JD et DS ont segmentés respectivement les muscles et la tête de la fourmi. VF a fourmi les données de fourmis chargées. DS, SAT, PM et JD ont participé à l'implémentation du modèle.

Ecologie : NC a trié et identifié les individus présents. JD et VF ont supervisés et vérifiés les identifications. JD a analysé les données.

Fourmis : Gérard Latil, Valentina Rodriguez-Rada et JD se sont occupés du maintient des colonies.

# JORDAN DRAPIN

Doctorant en Ethologie

jordan.drapin@live.fr

## PARCOURS SCOLAIRE

---

### DOCTORAT [2021-204 TOULOUSE III - PAUL SABATIER]

Transport collectif de charge : **Morphologie fonctionnelle et biomécanique du transport de charge chez la fourmi**. Etude cinématique 3D, morphométrie 3D et modèle 3D numérique de la locomotion (*M. barbarus*) et du transport de charge collectif (*P. longicornis*) - **P. Moretto** (pierre.moretto@univ-tlse3.fr) et **V. Fourcassié** (vincent.fourcassie@univ-tlse3.fr)

### MASTER [ 2020-2018 TOULOUSE III - PAUL SABATIER ]

#### BIOLOGIE ECOLOGIE EVOLUTION

#### SPÉCIALITÉ MODELISATION DES SYSTEMES ECOLOGIQUES

*Systèmes dynamiques en écologie (48h) , analyse temporelle pour l'écologie (24h), Détection et caractérisation des patrons écologiques (48h) , Analyse des données et modélisation en écologie (108h), Outils informatiques pour les sciences (30h), Modélisation et Analyse numérique approfondie (24h), Communication et Anglais Scientifique (48h). Initiation à la programmation et outils mathématiques pour l'écologie et l'évolution(24h), Biostatistiques: utilisation avancée du modèle linéaire (28h), SIG pour l'aménagement du territoire et la gestion de la biodiversité(90h), Écologie et évolution moléculaire (60h), Analyse des données multivariées (30h).*

### LICENCE [2017-2014 TOULOUSE III - PAUL SABATIER ]

#### BIOLOGIE DES ORGANISMES, DES POPULATIONS ET DES ECOSYSTÈMES

*Ecologie & Biologie Quantitative (56h) , Biologie Evolutive & Génomique (56h), Ecologie Comportementale (56h), Système d'Information Géographique (24h), Ornithologie (30h)*

### CLASSE PRÉPARATOIRE [2014-2012 MARTINIQUE]

#### BIOLOGIE, CHIMIE, PHYSIQUE & SCIENCES DE LA TERRE

## EXPERIENCE PROFESSIONNELLE

---

## ENSEIGNEMENT

---

### [2023] - ATTACHÉ TEMPORAIRE D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE (96H)-UT3

*Analyse de données et modélisation en écologie (38h TP), Écologie évolutive (14h TP et 18h TD), SIG pour l'aménagement du territoire et la gestion de la biodiversité (18h TP), Ecologie tropicale (16h TP) , Ecologie et biologie quantitative (16h TP), Biodiversité et Dynamique des Ecosystèmes Tropicaux, Ethnoécologie (10h TP, 12h TD, 8h Terrain)*

### [2022] - DOCTORANT CHARGE D'ENSEIGNEMENT (33H TP)-UT3

### [2021] - DOCTORANT CHARGE D'ENSEIGNEMENT (45H TP) -UT3

## STAGES

---

### LABORATOIRE CENTRE DE RECHERCHES SUR LA COGNITION ANIMALE

**[2020] - Approche biomécanique de l'efficacité des fourmis** (Adaptation du dispositif expérimental, modèle cinétique de *Messor barbarus*, tracking, synthèse bibliographique/synthèse 10 et 30 pages, oral). **Stage continu - 6 mois avec P. Moretto** (pierre.moretto@univ-tlse3.fr) - Toulouse

### LABORATOIRE EVOLUTION & DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

**[2018] - Evaluation de la covariation entre la diversité en CMH et la couleur des téguments** (bec, langue et commissure) **chez la mouette tridactyle** (analyses statistiques multivariées avec modèles linéaires simples et mixtes, utilisation de modèles de vision, analyse spectrophotométriques, synthèse bibliographique, synthèse 20 pages, oral). **Stage alternance - 2 mois avec S. Leclaire** (sarah.leclaire@univ-tlse3.fr) - Toulouse

**[2017] - Allocation au sexe chez la mouette tridactyle** (400 Extractions d'ADN et Sexage à partir de sang (methodes aux sels et/ou quit Qiagen, pCR, mise à jour base de données), Analyse photographique de la symétrie des spots alaires , Analyses statistiques ) **Stage volontaire - 2 mois avec S. Leclaire & P. Blanchard** (pierrick.blanchard@univ-tlse3.fr) - Toulouse

## PUBLICATIONS

Drapin, J., Grott, P-A., Latil, G, Fourcassié, V. and Moretto, P. (Accepted)- **A 2D kinetic approach of a collective load carrying in Paratrechina longicornis ants** . Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering

Arroyave-Tobon, S., Drapin, J., Kaniewski, A., Linares, J. M., and Moretto, P. (2023). **Design features of the kinematic chain of the ant exoskeleton**. Procedia CIRP, 1-6.

Drapin J., Le Gléau, M., Arroyave-Tobon, S., Linares, J-M., Fourcassié, V. and Moretto, P. (2022). **Do legs matter for variations in the center of mass in ants ?** Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering

Arroyave-Tobon\*, S., Drapin\*, J., Kaniewski, A., Linares, J. M., and Moretto, P. (2022). **Kinematic modeling at the ant scale : Propagation of model parameter uncertainties**. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 10, 1-20.

Drapin, J., Arroyave-Tobon, S., Linares, J. M., Fourcassié, V., and Moretto, P. (2021). **3D kinematic of the leg joints at the ant scale**. Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering.

## CONFÉRENCES

[Juin 2024] - **Numerical Model of Messor barbarus ant worker-** Jordan Drapin, S.Arroyave-Tobon, A. Kaniewski, J-M. Linares V. Fourcassié, P. Moretto- CRCA Scientific Day - oral 10 min

[Mai 2024] - **Muscles morphometry of the thorax of Messor barbarus workers**  
Jordan Drapin, E. Economo, V. Fourcassié, P. Moretto- Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA) - oral 10 min

[Juillet 2023] - **A method to estimate the kinetics of a collective load carrying in ants** - Jordan Drapin, V. Fourcassié, P. Moretto- International Society of Biomechanics - oral 8 min

[Juillet 2023]- **Kinetics of a collective load carrying in ants** - Jordan Drapin, V. Fourcassié, P. Moretto - International Society of Biomechanics - poster

[Octobre 2022] - **Do legs matter for variations in the center of mass in ants ?** - Jordan Drapin, V. Fourcassié, P. Moretto- Société Biomécanique - oral 10 min

[Novembre 2021] - **Biomimeticism and hexapodal gait, a first step in ant** - Jordan Drapin, V. Fourcassié, P. Moretto - GDR-Biomim - oral 10 min

[Octobre 2021] - **A biomechanical approach of Messor barbarus locomotor pattern** - Jordan Drapin, V. Fourcassié, P. Moretto - Insectes Sociaux (EU-IUSSI) - oral 10 min

[Mai 2021] - **Une approche biomécanique du patron locomoteur de Messor barbarus** - Jordan Drapin, V. Fourcassié, P. Moretto- Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA) - oral 10 min

## ENGAGEMENTS SCIENTIFIQUE

[2023] - **Déclics** - Dialogues entre chercheurs et Lycéens pour les intéresser à la construction des savoirs

[2023]- **Nuit Européenne des chercheur.e.s**

[2022-2023]- **Retour d'expérience** à des lycéens et étudiants en Licence et Master

[ 2022] - **Visites insolites du CBI** - expérience grand public : décisions chez les fourmis

[2021-2023] - **Choix du chemin court chemin long chez les fourmis** - Expérience scientifique avec des classes de collégiens ou lycéens

## ECADREMENT

[2021] - Etienne Leclerc (L3 Biomip, 2 mois)

[2023] - Nicolas Carrere (L3 BEE, 2 mois)

[2023] - Juliette Verheye (L3 mécanique, 2 mois)

[2023] - Pierre- Alexandre Grott (M1 Bio Santé, 2 mois)

[2023] - Dmitry Sverkalov (M2 mécanique, 6mois)

## MOBILITE

[2021] - **Etude des comportements collectifs des fourmis en bananeraie** - Récolte de nids de fourmis et expérience - CIRAD Martinique, 2 mois avec Mathieu Coulis.

[2023] - **Morphométrie chez les fourmis** - Okinawa Institute of Science and Technology OIST, 5 mois avec Evan Economo

## BOURSES

[2022] - « **bourse congrès 2022** » de la Société de Biomécanique

[2021 à 2023] - **Bourse Territoriale pour la formation doctorale** - Collectivité Territoriale de la Martinique

## PROJET PARTICIPATIF

[2021] - **Transport de charge collectif des fourmis martiniquaises**

Affiche - 11 sets de vidéos reçues  
<https://www.martinique.developpement-durable.gouv.fr/insectes-a1490.html>

## ASSOCIATIF

[2021-2023] - **C2PO** : Association doctorale CBI Toulouse, pole évènementiel

Bénévolat - **SPA** : Société protectrice des Animaux de la Martinique



**Titre :** Morphologie fonctionnelle et biomécanique du transport de charge chez la fourmi

**Mots clés :** Biomécanique, Locomotion, Anatomie fonctionnelle, Modèle musculo-exosquelettique, Transport collectif, Morphométrie

**Résumé :** L'éthologie s'intéresse depuis longtemps à la division du travail chez les insectes sociaux. Chez les insectes sociaux, certaines espèces sont caractérisées par un polymorphisme de la caste ouvrière, où les individus présentent souvent un rôle directement lié à leur morphologie externe. Chez les fourmis présentant ce polymorphisme par exemple, les individus les plus gros, appelés généralement soldats, assurent la défense de la colonie. Cependant, il arrive qu'il soit plus difficile d'établir ce lien pour certaines tâches, comme c'est le cas du comportement de transport de charge chez les fourmis. La fourmi granivore *Messor barbarus* que nous avons étudiée dans cette thèse présente une division du travail dans le transport de charge parmi les ouvrières de différents morphes appelés minor, media et major, sans pour autant que cela puisse être expliqué simplement par les différences dans leur morphologie externe. Notre hypothèse est donc que cette division du travail pourrait être expliquée par des différences dans l'organisation et les propriétés biomécaniques de leur système musculo-exosquelettique.

Dans l'objectif de tester cette hypothèse, nous avons utilisé dans ce travail une approche biomécanique du comportement de transport de charge chez la fourmi, qui intègre la morphologie fonctionnelle et va jusqu'à créer des modèles numériques inspirés par la biorobotique. La biomécanique est depuis toujours appliquée à la compréhension des structures et mécanismes impliqués dans la genèse du mouvement, et peut aujourd'hui proposer des simulations réalistes qui permettent, par exemple, de générer des patrons locomoteurs optimisant une contrainte. La comparaison avec l'expérimentation permet alors de répondre à certaines hypothèses faites sur l'émergence d'un patron locomoteur individuel voire collectif. Cette démarche est appelée ingénierie inversée. Développée ici spécifiquement à l'échelle de la fourmi, cette approche nous a permis d'étudier la coordination des différents segments d'un même individu (partie IV) voire de plusieurs dans le cas du transport collectif (partie VI), et d'aborder la coordination des muscles qui contrôlent la tête d'une fourmi lorsqu'elle transporte une charge entre ses mandibules (partie V).

Pour en arriver à ces résultats qui restent encore préliminaires, nous avons développé un modèle numérique réaliste du système musculaire des fourmis avec le logiciel Opensim, ce qui a nécessité d'intégrer des données structurales identifiées grâce à la microtomographie par rayon X (partie III) et des données cinématiques 3D reconstruites à partir de caméras de haute résolution synchronisées (partie IV). Notre avatar numérique nécessite d'être achevé, cependant, il a déjà permis d'optimiser les données cinématiques 3D, de discuter des rôles attribués aux différents muscles du thorax et d'aborder la coordination dynamique de différents muscles impliqués dans le contrôle d'une articulation. A terme ce modèle pourra être développé et adapté pour être appliqué à des ouvrières de différentes morphologies comme celles rencontrées chez l'espèce *Messor barbarus*. Il permettra alors peut-être d'expliquer l'origine des différentes performances observées dans le transport de charge entre individus de différents morphes chez cette espèce. Il pourrait aussi faire le lien entre les différentes approches intéressées par le comportement des fourmis : la phylogénie, l'écologie, la biologie, l'éthologie, la biomécanique et le biomimétisme.

**Title:** Functional morphology and biomechanics of load transport in ant

**Key words:** biomechanics, Locomotion, Functional anatomy, Musculo-exoskeletal model, Collectif load carrying, Morphometry

**Abstract:** Division of labour in social insects has long been a topic of interest in ethology. Among social insects, some species are characterized by a polymorphism of the worker caste, where the role of individuals in the colony is often directly linked to their external morphology. In some of these species, for example, the largest individuals, generally called soldiers, defend the colony. However, it is sometimes more difficult to establish this link for certain tasks, such as load-carrying in ants. A case in point is the granivorous ant *Messor barbarus* that we studied in this thesis. This species shows a division of labour in load carrying among workers of its different morphs called minor, media and major, that cannot be explained simply by differences in their external morphology. Our hypothesis is that this division of labour could be explained by differences in the characteristics of the muscular system of the individuals, as well as by the organization and biomechanical properties of their exoskeleton.

In order to test this hypothesis, we have used in this work a biomechanical approach to study load-carrying behaviour in ants, which integrates functional morphology and even goes so far as to create numerical models inspired by biorobotics. Biomechanics has always been applied to understanding the mechanisms that generate movement and their efficiency. It can now also offer realistic simulations that can be used, for example, to generate locomotor patterns that optimize a constraint. Comparison with experimentation can then provide answers to certain hypotheses about the emergence of an individual, or even collective, locomotor pattern. This approach is known as reverse engineering. Developed here specifically at the scale of the ant, this approach has enabled us to study the coordination of the different segments of a single individual (part IV), or even several segments in the case of collective transport (part VI), and to address the question of the coordination of the muscles that control the head of an ant when it carries a load in its mandibles (part V).

To achieve these results, which are still preliminary, we developed a realistic digital model of the ant muscular system using the Opensim software, which involved integrating structural data identified through X-ray microtomography (part III) and 3D kinematic data reconstructed from videos acquired by synchronized high-resolution cameras (part IV). Our digital avatar has yet to be completed, but it has already been used to optimize our 3D kinematic data, to discuss the roles assigned to the different muscles of the thorax and to address the dynamic coordination of the different muscles involved in joint control. Ultimately, this model could be developed and adapted for application to workers of different morphologies, such as those found in the species *Messor barbarus*. It may then be used to explain the origin of the different load-carrying performances observed between individuals of different morphs in this species. It could also provide a link between the different approaches used to understand the origin and underlying mechanisms of ant behavior, i.e., phylogeny, ecology, biology, ethology, biomechanics and biomimetics.