

ORIENTATION VISUELLE ET PISTES PERSONNELLES CHEZ
LEPTOTHORAX UNIFASCIATUS :
 UN EXEMPLE DE STRATEGIE INDIVIDUALISTE

par

S. ARON⁽¹⁾, J. L. DENEUBOURG⁽²⁾ & J.-M. PASTEELS⁽¹⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, C.P. 160

⁽²⁾ Service de Chimie-Physique II, C.P. 231

Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique

RESUME: Les ouvrières de Leptothorax unifasciatus s'orientent principalement sur des repères visuels (ampoule lumineuse) au cours des activités d'affouragement. Néanmoins, les ouvrières tracent également une piste chimique n'agissant pas comme système de recrutement, mais comme repère d'orientation individuel. Ces pistes individuelles sont reconnues même parmi plusieurs autres pistes.

La stratégie individualiste des ouvrières utilisée par les sociétés de L. unifasciatus dans l'exploitation du champ trophique est comparée aux systèmes d'organisation collective développés par d'autres espèces (par ex. Iridomyrmex humilis). La sélection de l'une ou l'autre de ces stratégies est interprétée en fonction de la taille des sociétés et de l'efficacité de la technique de recrutement pratiquée.

Mots clés: Leptothorax, foraging, recrutement, mémoire, orientation.

SUMMARY: **Visual orientation and individual-specific trails of Leptothorax unifasciatus: An example of an individualistic strategy.**

Workers of Leptothorax unifasciatus orient principally on visual cues (60 watt light-bulb) when foraging. Nevertheless, these also lay down a trail, which does not recruit nestmates, but acts as an individual specific orientation cue. Individual trails are recognized even when several other trails are superimposed.

The individual strategy used by workers of L. unifasciatus societies when foraging is compared to the collective organisation-systems developed by other species (e.g., Iridomyrmex humilis). Selection of one of these strategies is interpreted in relation to the colony size and the accuracy of the recruitment mechanism performed.

Key words: Leptothorax, foraging, recruitment, memory, orientation.

I. INTRODUCTION

Trois modes de recrutement sont actuellement reconnus chez les fourmis, distincts les uns des autres par leur phase de retour à la nourriture: le tandem, le groupe et le recrutement de masse (voir revues de Wilson, 1971; Brian, 1983; Passera, 1984). Si il est indiscutable que le taux de recrutement (nombre d'individus recrutés par recruteuse, et par

unité de temps) des modes tandem et groupe est inférieur à celui de la masse, la "précision" des mécanismes de communication et la plasticité de ces premiers sont, elles, supérieures (les recrutées sont guidées par un leader) (Beckers et al., ce volume). Ces différences dans les stratégies d'exploitation du champ trophique pourraient constituer des réponses adaptatives à l'effectif des sociétés. En effet, certaines statistiques indiquent que le recrutement par tandem serait essentiellement lié aux sociétés de petite taille, par opposition au recrutement de masse caractéristique des sociétés les plus peuplées (Beckers et al., en prép.).

Récemment, une première approche strictement théorique (Deneubourg et al., 1987; Pasteels et al., 1987) a suggéré que le système d'orientation collective par pistes chimiques (recrutement de masse) ne pourrait être efficace que pour des sociétés de grande taille. Les sociétés de petite taille, au contraire, auraient développé des systèmes d'organisation reposant en majorité sur les capacités propres aux individus, par l'intermédiaire de mécanismes de communication précis et par l'existence d'une mémoire individuelle basée sur un processus d'apprentissage.

Leptothorax unifasciatus est caractérisée par de petites sociétés (100 à 500 individus), monogynes et recrutant en tandem. Nous présentons ici certains résultats quant à la contribution relative de la mémoire et de la communication dans l'orientation des fourrageuses chez cette espèce, au cours du recrutement alimentaire.

II. METHODES

Des recrutements alimentaires sont induits vers une ou deux sources de nourriture (saccharose 1M.) disposées dans une aire de récolte scindée en deux boîtes de Pétri (14 cm. diamètre). Les fourmis accèdent à la nourriture par l'intermédiaire d'un pont bifide en carton (30x1 cm.) constitué d'une branche statique (15 cm. long.) connectée au nid, et de 1 ou 2 branches mobiles et interchangeables, formant entre elles un angle de 60°, et menant chacune à une boîte de Pétri. Avant chaque expérience, les sociétés de *L. unifasciatus* sont mises à jeûner 12 à 14 jours.

La technique est basée sur des combinaisons de choix binaires entre des repères visuels d'ordre astroménotactiques (ampoule lumineuse de 60 watt) et chimiques (pistes) lorsque les ouvrières, après être rentrées au nid, reviennent vers la source de nourriture. Les expériences sont réalisées en deux périodes successives.

Période alimentaire: des recrutements sont maintenus pendant 60 minutes. Les fourrageuses atteignant la source de nourriture sont marquées (peintures Humbrol-Enamel) afin de pouvoir distinguer les fourmis expérimentées (marquées) des fourmis naïves (non-marquées, nouvellement recrutées) au cours de la période test.

Période test: afin d'amener les ouvrières à choisir entre les différents repères lors de la phase de retour à la nourriture, le dispositif expérimental est modifié par le déplacement des repères de 60°. Le choix des ouvrières est relevé pendant 30 minutes. Dans chaque cas, les fourmis ayant atteint l'une ou l'autre boîte de Pétri sont immédiatement retirées de l'expérience.

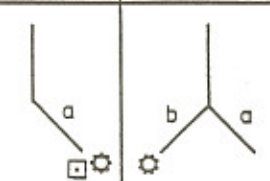
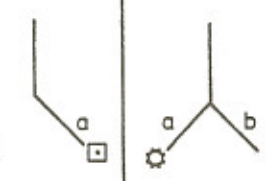
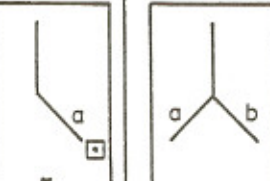
Dans certaines expériences nous avons exclu toute possibilité de repère visuel en réalisant les tests dans une arène aux parois blanches de 50 cm. de hauteur, et illuminée par sa partie supérieure à l'aide d'un plafond lumineux homogène.

Une étude préliminaire basée sur cette technique a montré qu'une orientation visuelle prédomine une orientation chimique au cours du recrutement alimentaire. De plus, les tests réalisés quant à l'attractivité potentielle de l'ampoule lumineuse sur les ouvrières se sont révélés être négatifs (Aron et al., soumis).

III. RESULTATS

A. Orientation des ouvrières naïves et expérimentées

Dans une première série d'expériences, les fourmis accèdent à une source de nourriture disposée en association avec l'ampoule lumineuse. Pour la période test, cette dernière est déplacée de 60° par rapport à sa position initiale, dans le même axe que la branche nouvellement disposée b (tableau I.1). Dans une seconde série expérimentale, la nourriture est opposée au repère visuel. La branche a est ensuite déplacée de 60° et remplacée par une branche b, vierge de tout marquage chimique (tableau I.2).

| Période alimentaire | Période test | Nm | Nombre d'ouvrières | | | | X ² Test |
|------------------------|---|------|--------------------|----|----|----|---------------------|
| | | | a | | b | | |
| | | | M | NM | M | NM | |
| 1. |  | 8-10 | 4 | 9 | 29 | 5 | P < 0.001, n=4 |
| 2. |  | 7-11 | 18 | 7 | 35 | 4 | N.S., n=5 |
| 3. |  | 2-9 | 32 | 16 | 6 | 14 | P < 0.02, n=11 |

*: P=0.053; Fisher exact probability test

Tableau I: Dispositif expérimental et nombre d'ouvrières empruntant le pont par les branches a et b. Nm: nombre d'ouvrières marquées au cours de la période alimentaire. n: nombre d'expériences effectuées par test. M: ouvrières marquées (expérimentées). NM: ouvrières non-marquées (naïves).

□ : source ○ : ampoule lumineuse (60 Watt)

Les résultats obtenus indiquent que la majorité des ouvrières expérimentées (marquées) conservent une orientation ménotactique sur la lumière. Si les naïves semblent montrer une légère préférence pour la branche utilisée au cours de la période alimentaire, elle n'est cependant pas statistiquement significative, même lorsque les résultats des deux groupes d'expériences sont poolées.

B. Orientation chimique

Les résultats obtenus dans le tableau I suggèrent qu'en présence de repères visuels, les repères chimiques ne jouent qu'un rôle de seconde importance dans l'orientation des ouvrières. Afin de tester leur efficacité, certaines expériences ont été effectuées dans une arène excluant tout repère visuel. Dans de telles conditions, les ouvrières furent totalement incapables de s'orienter pour rentrer au nid! Une ampoule lumineuse a alors été disposée dans l'arène pendant la période alimentaire, et ôtée pour la période test, alors que la branche du pont fut déplacée de 60° de sa position et remplacée par une nouvelle branche (tableau I.3). Le fait que les ouvrières expérimentées suivent préférentiellement la branche du pont précédemment empruntée indique l'existence d'une piste chimique au cours du recrutement alimentaire. Toutefois cette piste ne semble pas recruter de nouvelles fourrageuses vers la nourriture: les naïves empruntent toujours au hasard l'une ou l'autre branche du pont.

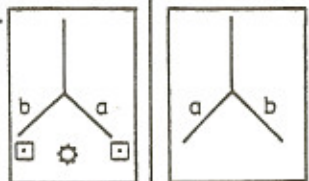
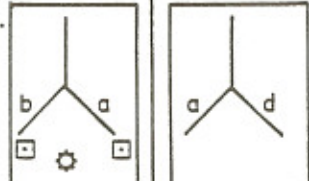
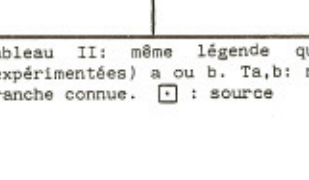
| Période alimentaire | Période test | Nm | Nombre d'ouvrières | | | | | | X ² Test |
|--|-----------------|-----|------------------------|----|----|----------|----|----|---------------------|
| | | | a | | | b (ou d) | | | |
| | | | Ma | Mb | NM | Ma | Mb | NM | |
| 1.  | | 1-5 | $1 \leq Ta, b \leq 4$ | | | | | | P < 0.05, n=13 |
| | | | 12 | 4 | 5 | 3 | 13 | 7 | |
| 2.  | | 1-5 | $5 \leq Ta, b \leq 11$ | | | | | | P < 0.05, n=7 |
| | | | 13 | 4 | 6 | 3 | 11 | 3 | |
| 3.  | | 3-7 | $6 \leq Ta, b \leq 14$ | | | | | | P < 0.01, n=5 |
| | | | 10 | 17 | 13 | 2 | 1 | 12 | |

Tableau II: même légende qu'au tableau I. Ma, b: ouvrières marquées (expérimentées) a ou b. Ta, b: nombre de pistes sur les branches a ou b. d: branche connue. □ : source ○ : ampoule lumineuse (60 Watt)

Pistes individuelles et première approche du comportement de suivi de piste

Deux hypothèses non exclusives expliquent que seules les fourmis expérimentées suivent la piste. Soit les ouvrières de *Leptothorax unifasciatus* suivent leur propre piste individuelle; soit, seules les ouvrières ayant atteint auparavant la source sont suffisamment "motivées" à suivre la piste.

Au cours de la période alimentaire, un pont bifide dont les branches a et b donnent chacune accès à une source de nourriture est disposé (tableau II.1). Les ouvrières sont marquées d'une couleur différente à chaque source. Pour la période test, les 2 branches sont interverties. Dans une telle situation, la majorité des ouvrières reste fidèle à la branche du pont qu'elles empruntèrent durant la période alimentaire, indiquant qu'elles suivent leur propre piste. Dans cette dernière série expérimentale, de 1 à 4 ouvrières empruntèrent l'une ou l'autre branche du pont au cours de la période alimentaire. Lorsque le nombre de pistes individuelles sur chaque branche est augmenté (5 à 11), les ouvrières conservent une orientation reposant sur leur propre piste. De plus, l'orientation des ouvrières naïves reste toujours aléatoire.

L'existence d'une certaine proportion de fourmis ne suivant pas leur propre piste suggère qu'en plus de la composante aléatoire intervenant dans l'orientation des ouvrières, la piste d'une congénère peut influencer leur comportement. L'analyse de l'influence d'une piste étrangère sur l'orientation des fourrageuses est reprise dans le tableau II.2. Comme précédemment, les deux branches du pont (a et b) donnent chacune accès à une source de nourriture et les ouvrières sont marquées différemment à chacune des sources durant toute la période alimentaire. Pour la période test, la branche a est déviée de 60°, la branche b ôtée de l'expérience, et une branche d placée à la position initiale de la branche a. Signalons que la branche d est connectée au nid 3 semaines avant l'expérience, et retirée avant la période alimentaire. Elle est donc territorialement connue mais ne possède aucune piste chimique. Dans une telle situation, les ouvrières marquées à la source a ont le choix entre une branche contenant leur propre piste et une branche vierge de toute piste; alors que les ouvrières marquées à la source b doivent choisir entre une branche contenant les pistes d'autres fourmis et une branche vierge de toute piste. Alors que les deux groupes d'ouvrières expérimentées empruntent préférentiellement la piste, les naïves présentent à nouveau une orientation totalement aléatoire. Une telle différence de comportement suggère que les ouvrières sont à même de suivre la piste de leurs congénères, mais ceci uniquement si elles se sont engagées au préalable dans la récolte de nourriture, et si elles ne peuvent percevoir leur propre piste au cours d'un recrutement alimentaire.

IV. DISCUSSION

Lane (1977) a déjà montré que les ouvrières de *L. unifasciatus* s'orientent principalement sur des repères visuels au cours des activités d'affouragement. Parmi ceux-ci, nous avons précédemment mis en évidence la prédominance des repères astroménotactiques (ampoule lumineuse) sur les repères topographiques ambiants dans l'orientation des ouvrières lors de leur retour à la nourriture (Aron et al., soumis). Une orientation de type visuel implique un apprentissage et une mémoire des repères, au moins le temps nécessaire à l'exploitation d'une source de nourriture. Certains résultats, non publiés ici,

suggèrent que L. unifasciatus est extrêmement apte à un tel processus: un trajet vers la nourriture suffit aux ouvrières pour s'orienter ensuite avec précision sur un repère astroménotactique. De plus, la proportion du nombre de fourmis atteignant effectivement la source ne varie plus après un, deux, ou trois trajets vers celle-ci (Aron et al., soumis). L'apprentissage rapide des repères d'orientation chez L. unifasciatus étaye les résultats obtenus pour d'autres espèces pour lesquelles le développement d'une mémoire à court terme de l'emplacement des sources de nourriture a été observé (Onoyama et Abe, 1982; Hahn et Maschwitz, 1985; Traniello, 1987).

En l'absence de repères visuels, les ouvrières s'orientent sur des repères chimiques au cours du recrutement alimentaire. Néanmoins, comme Maschwitz et al. (1986) l'ont observé chez L. affinis au cours du déménagement, les pistes ne recrutent pas de nouvelles fourrageuses, mais agissent comme moyen d'orientation strictement personnel. Ces pistes individuelles sont reconnues par les ouvrières même lorsqu'elles sont superposées à plusieurs autres pistes. Bien qu'il soit peu probable que des renforcements importants de pistes individuelles s'observent en nature (L. unifasciatus constituant de très petites sociétés à faible activité; Aron et al., 1986), en supposant que certaines pistes puissent être "masquées" par la superposition d'autres pistes, les ouvrières s'orienteraient sur les pistes de leurs congénères. En effet, une fourrageuse est capable de suivre la piste d'autres individus, mais ce uniquement si elle a bu et/ou pisté auparavant.

L'aspect individuel de l'orientation chez L. unifasciatus au cours du recrutement alimentaire contraste fortement avec l'orientation collective par pistes chimiques fréquemment observée chez bon nombre d'autres espèces (communication de masse sensu Wilson, 1962). Parmi celles-ci, des expériences similaires à celles réalisées sur L. unifasciatus reproduites sur des sociétés d'Iridomyrmex humilis (Mayr) montrent chez ces dernières la dominance des signaux chimiques sur les signaux visuels (Aron, en prép.). L'importance relative des mécanismes d'orientation chez les fourmis a déjà été largement étudiée (voir revue de Passera, 1984).

La sélection de l'une ou l'autre de ces stratégies est, selon nous, à mettre en rapport avec l'effectif des sociétés. Le recrutement de masse permet l'accroissement rapide d'une population d'ouvrières à une source de nourriture, grâce à des mécanismes reposant sur une diffusion massive de l'information (la piste à elle seule recrute les ouvrières). Cependant, au moins en début de recrutement, la transmission de l'information dans un tel processus est peu fiable, et augmente l'aspect aléatoire de la communication. Cet aspect aléatoire pouvant entraîner la perte d'un certain nombre de fourrageuses influence directement le processus d'amplification propre au recrutement; et il est probable que ce dernier ne fonctionne que si le nombre de participants y est suffisant: si certaines ouvrières s'égarèrent le long de la piste, d'autres, par contre, arriveront à la source de nourriture. En d'autres termes, une certaine inefficacité dans le recrutement de masse, due à la faible fiabilité de la communication et conduisant à la perte d'ouvrières, est compensée par le grand nombre d'individus intervenant dans un tel processus. Le recrutement de masse ne serait dès lors concevable qu'à l'échelle de grandes sociétés (Deneubourg et al., 1986, 1987; Pasteels et al., 1987). Le comportement des sociétés d'I. humilis correspond bien à cette hypothèse: elles sont caractérisées par un grand nombre d'individus présentant un

comportement simple reposant sur des systèmes de communication extrêmement puissants par pistes chimiques (Robertson et al., 1980; Van Vorhis Key et Baker, 1982, 1986; Deneubourg et al., ce volume). Au contraire, dans les petites sociétés, les ouvrières sont trop peu nombreuses que pour pouvoir se perdre. La perte de quelques fourrageuses pouvant entraîner la disparition de l'information pour la société. Il semble plus important que les individus atteignent la nourriture plutôt que de développer une exploitation massive et rapide des ressources. Le comportement individuel et déterministe des ouvrières de Leptothorax au cours des activités d'affouragement s'accorde bien avec un tel schéma. L'utilisation de pistes personnelles associées à un apprentissage rapide des repères visuels optimiserait l'efficacité de l'orientation des fourrageuses en diminuant les risques d'erreur au cours des activités d'affouragement, et augmenterait la fidélité des ouvrières aux sources de nourriture. Ces résultats convergent d'ailleurs avec l'observation de pistes individuelles chez d'autres espèces de fourmis vivant en petites sociétés et recrutant en tandem: Leptothorax affinis au cours du déménagement (Maschwitz et al., 1986) et Pachycondyla tesserinoda pendant le déménagement et les activités d'affouragement (Jessen et Maschwitz, 1985, 1986).

La découverte de nouvelles sources par les ouvrières naïves quittant seules le nid, d'une part; le recrutement très lent d'ouvrières par tandem et une grande fidélité aux sources, d'autre part, sont probablement à l'origine de l'exploitation simultanée et symétrique de plusieurs sources de nourriture observée chez L. unifasciatus (Beckers et al., ce volume).

Ce scénario nous pousse à croire que cette espèce exploite essentiellement de petites sources de nourriture récoltables individuellement, ou éventuellement de taille suffisamment grande que pour qu'il soit nécessaire de recruter des congénères en tandem. De plus, l'orientation très performante des ouvrières expérimentées et les sorties tous azimuts des ouvrières naïves suggèrent l'exploitation de sources de nourriture spatialement dispersées sur le territoire. Il n'existe, à notre connaissance, aucune information quant à l'éco-éthologie de L. unifasciatus pouvant étayer ou non une telle hypothèse.

V. REFERENCES

- ARON S., PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., BOEVE J.L., 1986. - Foraging recruitment in Leptothorax unifasciatus: The influence of foraging area familiarity and the age of the nest-site. *Ins. Soc.*, 33, 3, 338-351.
- ARON S., DENEUBOURG J.L., PASTEELS J.M. - Visual cues and individual specific trails in Leptothorax unifasciatus: An orientation process during foraging. Soumis.
- BRIAN M.V., 1983. - *Social Insects*. Chapman and Hall eds., London, pp. 377.
- DENEUBOURG J.L., ARON S., GOSS S., PASTEELS J.M., DUERINCK G., 1986. - Random behaviour, amplification processes and number of participants: How they contribute to the foraging properties of ants. *Proc. Los-Alamos conf. on Games, Learning and Evolution*, New-Mexico. *Physica*, 22 D, 176-186.
- DENEUBOURG J.L., GOSS S., PASTEELS J.M., 1987. - Spontaneous pattern generation in ant recruitment systems. Soumis.

- HAHN M., MASCHWITZ U., 1985. - Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant Messor rufitarsis (F.). *Oecologia* (Berlin), **68**, 45-51.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., 1985. - Individual specific trails in the ant Pachycondyla tesserinoda (Formicidae, Ponerinae). *Naturwissenschaften*, **72**, 549-550.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., 1986. - Orientation and recruitment behavior in the ponerine ant Pachycondyla tesserinoda (Emery): laying of individual-specific trails during tandem-running. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19**, 151-155.
- LANE A., 1977. - Recrutement et orientation chez la fourmi Leptothorax unifasciatus (Latr.): Rôle de la piste et des tandems. Thèse de 3è cycle (Dijon), pp. 124.
- MASCHWITZ U., LENZ S., BUSCHINGER A., 1986. - Individual specific trails in the ant Leptothorax affinis (Formicidae: Myrmicinae). *Experientia*, **42**, 10, 1173-1174.
- ONOYAMA K., ABE T., 1982. - Foraging behavior of the Harvester ant Messor aciculatus in relation to the amount and distribution of food. *Jap. J. Ecol.*, **32**, 383-393.
- PASSEIRA L., 1984. - L'organisation sociale des fourmis. Eds. Privat, pp. 360.
- PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., GOSS S., 1987. - Self-organization mechanisms in ant societies (I): trail recruitment to newly discovered food sources. In, Pasteels J.M. and Deneubourg J.L.(eds.), *From individual to collective behavior in Social Insects*, Birkhäuser Verlag, 155-175.
- ROBERTSON P.L., DUDZINSKI M.L., ORTON C.J., 1980. - Exocrine gland involvement in trailing behaviour in the Argentine ant (Formicidae: Dolichoderinae). *Anim. Behav.*, **28**, 1255-1273.
- TRANIELLO J., 1987. - Social and individual responses to environmental factors in ants. In, Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. (eds.), *From individual to collective behavior in Social Insects*, Birkhäuser Verlag, 63-80.
- VAN VORHIS KEY S.E., BAKER T.C., 1982. - Trail-following of the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr), to a synthetic trail pheromone component and analogs. *J. Chem. Ecol.*, **8**, 1, 3-14.
- VAN VORHIS KEY S.E., BAKER T.C., 1986. - Observations on the trail deposition and recruitment behaviors of the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **79**, 283-288.
- WILSON E.O., 1962. - Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith). I. The organization of mass-foraging. II. An information analysis of the odour trail. III. The experimental induction of social responses. *Anim. Behav.*, **10**, 1-2, 134-164.
- WILSON E.O., 1971 - *The Insect Societies*. Belknap press, Harvard, pp. 548