

Zeitschrift:	Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	1 (1922-1924)
Heft:	4
Artikel:	L'orientation sidérale des fourmis, et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation
Autor:	Santschi, F.
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-287445

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 25.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

L'orientation sidérale des fourmis, et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation,

PAR LE

Dr F. SANTSCHI

(Kairouan. Tunisie).

*A M. le professeur Dr Edouard Bugnion,
Hommage de son ancien élève et assistant.*

I. CLASSIFICATION DES DIVERSES POSSIBILITÉS D'ORIENTATION CHEZ LES FOURMIS¹

Toute orientation biologique étant une relation de lieu, consciente ou subconsciente, d'un organisme avec une ou plusieurs parties du monde ambiant, c'est-à-dire comprenant d'une part un organe récepteur et de l'autre une source d'irritation, on peut baser une classification des diverses formes d'orientation chez les fourmis, soit d'après les différents appareils sensoriels, soit, au contraire, selon la diversité des irritants. C'est cette dernière alternative que nous avons adoptée pensant que, moins explorée, elle peut conduire à de nouveaux horizons, non, toutefois, sans recourir, occasionnellement, à la première.

La matière se révèle par des propriétés qui lui sont inhérentes (consistance, forme), et d'autres qui s'en dégagent et agissent à distance (émanations, attraction), d'où une première grande division qui nous donne, d'une part :

1^o *L'orientation topoesthésique* dans laquelle l'être est obligé de progresser dans un contact direct de la source d'irritation, dans une dépendance constante du terrain, ce qui réduit considérablement sa liberté d'action et, d'autre part :

¹ Ce premier chapitre n'est qu'un bref résumé de la première partie de ce mémoire. tel qu'il a été présenté à la séance générale de décembre 1922 de la S. V. S. N. et que des raisons d'économie m'ont obligé de scinder. Elle paraîtra in extenso dans la *Revue Zool. Africaine* 1923.

2^o *L'orientation télésthésique*, laquelle est gérée par des organes spécialisés aux irritations dont la source est lointaine et qui permet une plus grande indépendance vis-à-vis du terrain.

A. ORIENTATIONS TOPOESTHÉSIQUES

a) **Orientation haphéique.** Il s'agit d'une orientation tactile pure, telle que peuvent permettre les poils sensoriels et autres éléments épidermiques insérés sur toutes les surfaces de l'insecte. Elle renseigne par le contact de la consistance des corps en tant qu'irritants solides, liquides ou gazeux et de leur situation.

b) **Orientation topostéréique.** La forme des corps, l'état rugueux, velouté ou lisse des surfaces donne dans certains cas des renseignements utilisés par les fourmis pour reconnaître leur chemin et même leur direction (Turner, Brun). Son sens percepteur siège dans les antennes.

c) **Orientation topochimique.** Certaine qualité chimique des corps, par exemple la possibilité de garder des odeurs perçues qui par leur contact direct (odeur de pistes), et par des organes très spécialisés siégeant dans les antennes, constitue la base d'un des modes les plus utilisés chez les fourmis et depuis longtemps déjà mis en lumière (Forel, etc.). Les pistes odorantes des fourmis en sont un exemple courant. Elle se confond souvent avec l'orientation haphéique et topostéréique. On comprend son importance si l'on considère qu'elle est phylogénétiquement la plus ancienne, qu'elle existe sans exception chez tous les formicides et que là où elle est remplacée par l'orientation télésthésique, ce n'est que dans une période de voyage, car elle redevient nécessaire, tant pour reconnaître les abords du nid que pour se guider dans sa profondeur.

d) **Orientation isokinétique.** Ici, l'irritant, c'est la contraction musculaire dont l'intensité est enregistrée par un sens spécial. L'insecte peut, par ce moyen, conserver une orientation déjà acquise, alors que les repères sur lesquels elle se basait viennent à s'éclipser pendant un court espace de temps. Cela nécessite d'une part la répétition exacte des mouvements musculaires de marche et, de l'autre, que le sol de parcours soit uni, sans quoi les contractions musculaires perdent leur égalité et la déviation est trop rapide. Déviation du reste aussi inévitable que la trajectoire d'un projectile, aussi cette orientation n'est-elle utile que pour de très courts

trajets et supplée en quelque sorte à la disparition momentanée d'autres repères.

Le phénomène dit de « l'estimation de la distance », que montrent les fourmis dans l'orientation sidérale (voir plus loin) a été attribué à une sorte de mémoire de l'effort musculaire dépensé pour l'aller ou le retour d'un trajet donné. Il reste cependant beaucoup à explorer dans ce domaine.

B. ORIENTATION TÉLESTHÉSIQUE

L'orientation sur les repères lointains libère l'insecte de la servitude du contact direct de la matière, et lui permet plus d'individualité nécessitant de ce fait une activité plastique plus considérable. Suivant la catégorie des irritants et le développement de l'appareil récepteur, l'orientation présente des formes diverses. Elle sera, par exemple, composée, si les repères sont utilisés successivement en cours de route (orientation géoramique) ou continue si le repère a un effet ubiquiste (orientation sidérale).

a) Orientation baresthésique. La loi universelle de la pesanteur a développé dans la profondeur des êtres différents organes permettant de l'utiliser comme repère de direction verticale. Les fourmis ne paraissent pas avoir d'appareils spécialisés à cet effet tel que vésicule à otolithes, etc., mais le sens musculaire peut les remplacer dans une certaine mesure. Je pense que l'abdomen de ces insectes agissant comme levier sur les muscles du pédicule peut contribuer pour une grande part à la notion baresthésique. Quoi qu'il en soit de l'organe utilisé, cette orientation existe de fait, ainsi que l'ont clairement démontré les intéressantes expériences de Brun¹ auxquelles je renvoie.

b) Orientation téléosmique. Cette orientation olfactive à distance, si développée chez certains insectes, se retrouve, mais bien réduite, chez les fourmis. Les expériences que j'ai pu établir dans ce sens m'ont prouvé que la direction de la source odorante était parfaitement reconnue. Quant au mécanisme de cette reconnaissance, on peut admettre qu'il résulte d'une perception comparative dans l'intensité des émanations odorantes qui augmenterait successivement en raison directe du rapprochement de leur source.

c) Orientation termesthésique. Les fourmis montrent leur aptitude à reconnaître la direction de la chaleur par le transport plu-

¹ R. Brun : Die Raumorientierung der Ameisen.

sieurs fois par jour de leur couvain dans des chambres différentes, selon les variations de leur température. Puis, certaines espèces construisent leur nid en les orientant de façon à utiliser le plus possible la chaleur solaire. Cela donne parfois à leur construction une forme si caractéristique que dans certains cas elle peut être utilisée comme repère par l'homme lui-même. Tel est le cas des nids du *Lasius flavus*, appelés quelquefois pour cela « boussole du montagnard ».

d) Orientation acoustique. Les myrmécologues n'admettent pas encore tous l'audition de certains sons par les fourmis. Cependant plusieurs sous-familles de formicides possèdent un appareil stridulant situé dans le pédicule, et il semble, à priori, que cet organe ne doit pas être inutile.

J'ai pu faire une série d'expériences sur des *Crematogasters scutellaris* qui seront détaillées ailleurs, mais dont je puis déjà dire qu'elles m'ont prouvé que, dans certaines conditions, quand l'une de ces fourmis était excitée par la rencontre du cadavre frais de l'une de ses compagnes, elle agitait vivement son abdomen relevé, de façon à produire une stridulation que je ne pouvais entendre moi-même sans le secours d'un microphone médical, mais qui l'était sûrement par ses amies, parce que celles-ci répondaient presque instantanément à cet appel d'alarme, en stridulant à leur tour. La propagation de cette excitation était facile à remarquer par l'agitation de tous ces petits abdomens relevés et vibrant rapidement. Parfois, en quelques secondes, elle pouvait s'étendre sur plus d'un mètre.

Certaines fourmis de grande taille, telles que les *Megaloponera foetens*, font entendre, quand elles vont en armée attaquer des termites, une si forte stridulation qu'elle s'entend à plusieurs mètres (Alluaud et Jeannel). Je pense qu'il s'agit ici d'une certaine musique guerrière servant peut-être à exciter l'ardeur des soldats, mais plus probablement de moyen de ralliement. Je soupçonne qu'il en est de même des grands *Eciton* lors de leur expédition, bien que ce bruit ne soit pas toujours perceptible à notre oreille. Ces insectes, bien qu'aveugles ou à peu près, marchent en rangs assez dispersés sans se perdre.

Enfin, l'orientation acoustique me paraît devoir être utilisée par les *Messor*, quand, par exemple, une ouvrière découvre isolément un butin abondant où elle veut conduire ses compagnes. C'est la seule explication logique des observations que j'ai faites

sur ces insectes (*Rev. Suisse de Zool.*, 1913, p. 355, note, et d'autres in lit.). La fourmi recruteuse, après être rentrée une première fois au nid, retourne au butin en stridulant et suivie alors par un grand nombre de ses compagnes qui marchent en rangs espacés, sans piste topochimique. Ce n'est que dans la suite que celle-ci est établie.

Les fourmis ont donc trois moyens, différents selon leurs espèces, de se communiquer l'emplacement d'un lieu éloigné par une recruteuse.

- 1^o Le tracé odorant (ex. : *Tapinoma Camponotus*).
- 2^o La stridulation (*Messor*).
- 3^o Le portage (*Cataglyphis*).

e) **Orientation magnétique.** Aucun phénomène magnétique n'a encore pu être constaté comme servant de base à une orientation spéciale chez les fourmis malgré l'ubiquité de cette énergie. Il y aurait lieu cependant de revoir si certains phénomènes de polarisation ne pourraient être utilisés, comme le soupçonnait Bathe, comme renseignement de direction sur piste.

f) **Orientation optique.** C'est, avec l'orientation topochimique, la plus utilisée par les fourmis, mais elle présente des degrés et des modes divers, selon : 1^o le plus ou moins grand développement des yeux ; 2^o l'organe utilisé (ommatides ou stemmates) ; 3^o l'adaptation au milieu.

Il y a lieu de distinguer : 1^o une orientation basée sur la perception des sources directes de la lumière (soleil, lune, étoiles). Ce sont des repères placés virtuellement à l'infini et l'orientation spéciale qui en dépend prend le nom d'*Orientation sidérale*.

2^o Puis la lumière réfléchie sur les objets terrestres constitue des repères moyennement rapprochés, qui deviennent la base d'une *Orientation géoramique*.

3^o Les deux formes d'orientations précédentes ont, comme organe, l'œil composé, mais les ocelles, étant adaptées à une vision d'un autre ordre, l'orientation qui en dérive a aussi ses caractères particuliers. Elle est désignée : *Orientation ocellaire*.

1^o *Orientation ocellaire*, C'est une orientation visuelle directe basée sur l'usage des stemmates. Elle est surtout développée chez les sexués ailés qui l'utilisent dans leur poursuite nuptiale. Elle est constante chez tous les hyménoptères non dégénérés. C'est ainsi qu'elle a disparu de la majorité des ouvrières des formicides. Parmi ces dernières, celles qui l'ont conservée l'emploient à la recon-

naissance des repères rapprochés aux abords du nid, la vue du butin ou des autres insectes. Ces fourmis en tirent une allure bien plus dégagée et rapide que les autres. Même chez les genres pourvus de très grands yeux (*Gigantiops*, *Myrmoteras*, *Santschiella*, *Pseudomyrma*) elle semble être un supplément nécessaire.

2^o *Orientation géoramique*. Quand l'hyménoptère s'éloigne de son nid, l'image de celui-ci se rapetisse de plus en plus et finit par disparaître. Tant que cette image demeure, elle est le repère qui permet le retour, et c'est alors une orientation visuelle directe ; mais quand elle disparaît, il faut que les images successives qui la remplacent soient notées par l'insecte pour effectuer le retour. Nous avons alors une orientation visuelle indirecte. Cela demande un effort psychique qui ne peut aller bien loin chez l'insecte avec son activité plastique réduite. On comprend alors que l'utilisation d'un repère placé comme à l'infini, le soleil par exemple, finisse par être préféré pour son ubiquité. De là découle toute l'importance de l'orientation sidérale que nous étudierons en détail plus loin. Ce sont surtout les grands objets terrestres, arbres, murs, etc., qui, vus plus ou moins distinctement, forment les repères ordinaires de l'orientation géoramique. Il existe déjà un assez grand nombre d'expériences ou d'observations qui la démontrent chez les fourmis, mais tout dernièrement, A. Desey, 1922, a pu, par des expériences fort intéressantes, démontrer la succession des repères géoramiques chez d'autres hyménoptères ailés.

II. ORIENTATION SIDÉRALE

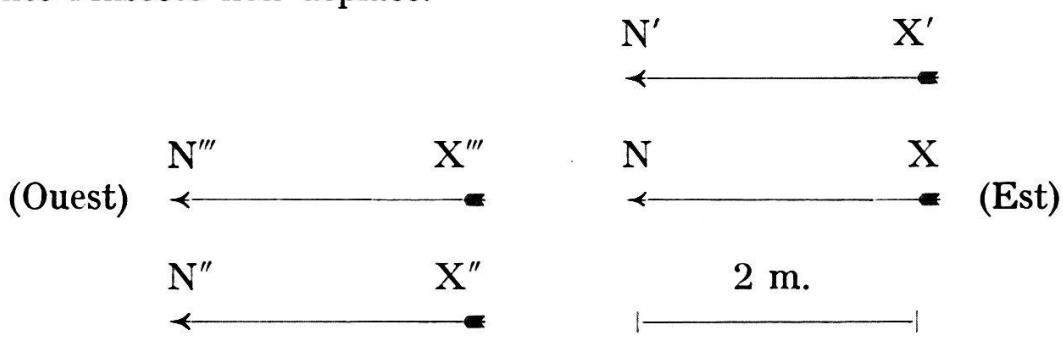
Par orientation sidérale, il faut comprendre ici toute orientation utilisant un ou plusieurs astres comme repère : soleil, lune, étoiles. Elle est rendue possible grâce à la disposition anatomique de l'œil composé. Nous allons en examiner chronologiquement la découverte.

C'est sir J. Lubbock (1881) qui reconnut le premier qu'un foyer lumineux artificiel (bougie) pouvait servir de repère dans l'orientation des fourmis. Des *Lasius niger* étaient habitués à traverser dans une direction constante un disque horizontal pouvant tourner sur son centre. Tant que la lumière était fixe et malgré les rotations du disque, les fourmis maintenaient leur orientation dans l'espace, de façon à être toujours éclairées du même côté, dans la même direction. Mais si la bougie était placée sur le disque et tournait avec lui, les fourmis, pour conserver leur situation avec elle, tour-

naient alors avec le disque. Il y avait toujours un rapport constant entre le foyer lumineux et l'orientation de l'insecte¹.

Ces expériences furent reprises avec beaucoup de soins, en les modifiant, par C. H. Turner (1907) qui en confirma les conclusions : « In determining their course ants are greatly influenced by the direction of the light. » — Un point important est acquis, un foyer lumineux peut servir de repère dans l'orientation de certaines fourmis. Toutefois, faites en laboratoire, ces expériences ne firent ni prévoir, ni soupçonner que les astres, eux aussi, pouvaient jaloner le chemin des insectes.

Opérant, non plus en chambre, mais en plein champ, dans le milieu naturel des fourmis, Pieron (1904) fait une série de découvertes dont l'influence a été considérable pour la solution du problème qui nous occupe. Prélevant des fourmis isolées en X, qui rentrent de l'est à l'ouest, directement au nid N avec leur butin, et les transportant une à une sur un point quelconque des environs X'. X''.., l'auteur constate que l'insecte, poursuivant sa marche, la maintient toujours dans une direction parallèle à la précédente, X à N, et que, un trajet à peu près égal à celui qui manque pour atteindre le nid du point de prélèvement (distance de X à N), parcouru, la bestiole arrête sa marche rectiligne puis tournoie sur place comme pour y trouver son nid (estimation de la distance) en N'. N''.. Ces trajets parallèles expriment une orientation conservée en puissance, mais non en fait ; nous lui avons donné le nom d'*orientation virtuelle* par opposition à l'*orientation réelle*, que présente l'insecte non déplacé.



Il est nécessaire de bien comprendre ces résultats intéressants pour en tirer des applications utiles dans les expériences ultérieures. Cependant cet auteur crut devoir les interpréter comme dépendant du sens musculaire.

¹ Dans d'autres séries d'expériences, il y avait un pour cent variable de fourmis qui ne suivaient pas le foyer lumineux. La cause en est au matériel utilisé, les *Lesius* étant très influencés par les odeurs de piste. Voyez du reste mes expériences sur *Tapinoma*.

Cornetz, dès 1909, reprend les expériences de Piéron et les multiplie à l'infini, rapportant ingénieusement leur trajet sur le papier (graphiques de Cornetz) et les trouve exactes. Alors, d'une façon générale, il réfute le rôle du sens kinesthésique admis par Pieron, et, en cela, il a raison, mais pour lui substituer l'hypothèse étrange d'un sens interne d'orientation agissant sans repère. Idée qu'il maintient depuis lors dans ses nombreux travaux, n'y apportant que de légères modifications, malgré les importantes découvertes qui suivirent. Il fut, du reste, logiquement amené à cette idée par une fausse interprétation de la vision chez les fourmis. Puisque l'insecte est déplacé quand il conserve sa marche parallèle, Cornetz élimine raisonnablement toute influence de l'orientation topoesthésique. Mais ayant constaté que les *Messor* voyent à peine distinctement à moins d'un centimètre et les *Cataglyphis* à cinq centimètres au plus, il en conclut qu'il est inutile de prendre en considération cette courte vue, incapable de renseigner l'insecte sur l'emplacement de son nid, ne songeant pas que puisque ces fourmis ont des yeux, au lieu d'être myopes ils peuvent être presbytes et s'orienter indirectement. La vue et l'odorat éliminés, il en a déduit que seul un sens purement interne pouvait expliquer ces phénomènes ! Ainsi donc, ni Piéron, ni Cornetz, ne soupçonnèrent la lumière directe des astres comme base de l'orientation virtuelle.

Les choses en étaient là quand Cornetz m'envoya ses premiers travaux. Leurs conclusions m'apparurent si imprévues qu'elles m'incitèrent à les examiner à mon tour. Je refis toutes ces expériences de déplacement, en les modifiant parfois ; leurs résultats concordaient parfaitement avec celles de mes prédécesseurs, mais au lieu de chercher dans la fourmi elle-même les causes de cette marche parallèle, je me dis qu'il devait exister une source d'irritation externe ayant une action ubiquite comme l'est le pôle magnétique pour les matelots. Ceux-ci, en effet, grâce à la boussole, conserveraient leur « angle de route », leur « marche parallèle, » prendraient une « orientation virtuelle » si, à leur insu, on pouvait transporter leur navire d'un océan à l'autre. Cette source d'orientation, il fallait la trouver. Après avoir essayé inutilement la direction du vent je pensais au soleil et ce fut le premier pas dans la découverte de l'orientation sidérale.

A) Orientation sur le soleil.

La question posée : le soleil est-il un repère pour l'orientation des fourmis, il fallait pour la résoudre, expérimenter.

En cachant brusquement cet astre à des fourmis rentrant au nid, je n'obtiens que très rarement un léger trouble, mais je le faisais de trop loin ; je dus chercher autre chose ; c'est alors que j'eus l'idée de l'**expérience du miroir**.

Je choisis une ouvrière qui revient au nid isolé, sans orientation topoesthésique. Puis, tandis qu'un aide servant d'écran est posté entre l'insecte et le soleil, je me place moi-même un peu en arrière ou de côté de l'animal et de là lui projette, par intervalles, les rayons solaires au moyen d'un grand miroir (0 m. 40 × 0 m. 60), que je tiens aussi immobile que possible. Or, dans ces conditions, l'insecte dévie de sa route souvent, pendant assez longtemps, et dans un angle assez exactement le même que celui du déplacement apparent du soleil. Ainsi, quand l'astre se trouve à droite de la fourmi, un *Messor mediorufa*, et qu'il est déplacé à sa gauche, de 180°, l'insecte se retourne de 180° et revient en arrière. Si au contraire, je tiens le miroir de façon à le déplacer de 90°, en le faisant apparaître devant l'insecte, celui-ci fait un angle de 90° sur son premier parcours, de façon à avoir toujours le soleil à sa droite¹.

(Obs. 1, fig. 1, C.) — Poggio, 12 août 1922. Une ouvrière *Aphaenogaster spinosa* erre à 2 m. de son nid. Je lui présente une mouche vivante privée d'ailes. La fourmi l'attaque immédiatement et je vois clairement que dans la lutte l'*A. spinosa* donne de nombreux coups du gaster comme pour piquer la mouche de son aiguillon. En une demi-minute la mouche est immobilisée, sans doute grâce à l'effet rapide du venin, saisie et emportée directement vers son nid. Après un parcours de 50 cm. je place vivement un miroir et un écran de façon à renverser l'image du soleil. Immédiatement l'insecte dévie vers le miroir et cela tant que dure son exposition, puis elle reprend la direction virtuelle du nid qu'elle corrige grâce à un mur au pied duquel il se trouve.

(Obs. 2.) Même lieu. Une ouvrière de même espèce mais d'une autre fourmilière reçoit également une mouche. Après un court combat, celle-ci est immobilisée et emportée directement vers le nid. Deux fois, en cours de route, je place le miroir et l'écran et chaque fois il y a une déviation en rapport exact avec le déplace-

¹ Voyez ces expériences in Rev. Suisse de Zoologie 1911, p. 325 à 329.

ment artificiel de l'image solaire. Puis l'insecte est laissé libre de rejoindre son nid. Ce qui se fait sans trop de tâtonnement.

Sans doute, l'expérience ne réussit pas toujours ; un grand vent, la présence d'un grand objet dans le voisinage immédiat, la proximité trop grande du nid, un miroir trop petit la rend négative. Mais les raisons en sont connues, c'est la concurrence d'autres repères qui permettent ces rectifications et les cas positifs se présentent avec une netteté si quaasiment mathématique, que l'orientation sur le soleil est ainsi clairement démontrée.

Elle est aussi démontrée par l'intéressante **expérience de la fixation temporaire** de Brun¹, qui consiste à recouvrir d'une boîte opaque une fourmi rentrant au nid dans des conditions où l'orientation topochimique pure puisse être exclue. On note l'heure exacte du recouvrement et la direction de l'ombre du soleil à partir de ce point et celle du nid. Après un temps variable, une demi-heure à trois heures, on libère l'insecte. Celui-ci, s'il n'a pas été trop troublé par son emprisonnement temporaire et si d'autres repères n'entrent pas en concurrence, il rentre à son nid en orientation virtuelle, c'est-à-dire sur une ligne qui l'en écarte d'un angle égal à celui du déplacement de l'ombre solaire pendant le temps de fixation. Brun a surtout expérimenté sur *Lasius niger* et cela avec des résultats aussi exacts que ceux que j'ai obtenus avec le miroir. Je renvoie à son bel ouvrage pour leur description détaillée afin de ne pas allonger, devant donner à leur place quelques autres expériences de fixations inédites faites à Hammamet, en août 1916, sur *Messor arenarius*. Cette espèce arénicole se trouve aussi sur les plages de sable où elle ne peut faire utilement des pistes, aussi fourrage-t-elle individuellement. J'ai relevé sept graphiques d'expériences avec résultats positifs sur cette fourmi et en rapporte deux ici, des plus explicites.

Il a fallu d'abord tâtonner avant de les obtenir. La chaleur était si forte que les bestioles mouraient sous leur boîte et je dus recouvrir cette dernière d'une grande cuvette pour la protéger. Voici comment je procépais.

(Obs. 3, fig. 1, A.) En *a*, se trouve une ouvrière à la recherche de nourriture. Je lui donne une graine qu'elle saisit et la décide à reprendre le chemin direct du nid (*a* — *N.*). Après un parcours de deux mètres, l'insecte est recouvert et immobilisé (en *F.*). Sitôt cela fait, je trace sur le sable l'ombre que projette un bâton tenu

¹ R. Brun : Raumorientierung, 1914, p. 176 à 184.

verticalement sur la boîte (F. à O. S.) et je la retrace à l'endroit qu'elle indique environ une demi-heure après (F à O' S'), puis je libère la fourmi. Celle-ci a abandonné sa graine et reprend sa marche en orientation virtuelle dont l'écart est équivalent à celui du soleil. Cependant elle sinue fortement, beaucoup plus que quand elle rentre normalement au nid. Arrivée à sa hauteur elle tournoie pour le chercher et je la délivre en l'y remettant.

(Obs. 4.) Il est procédé comme ci-devant, mais l'exposition est d'environ 1 h. 10. Le déplacement en orientation virtuelle se maintient sur une longueur d'environ trois mètres avec fortes sinuosités, puis il y a en R. réorientation et nouvelle direction vers le nid. (Fig. 1, B.)

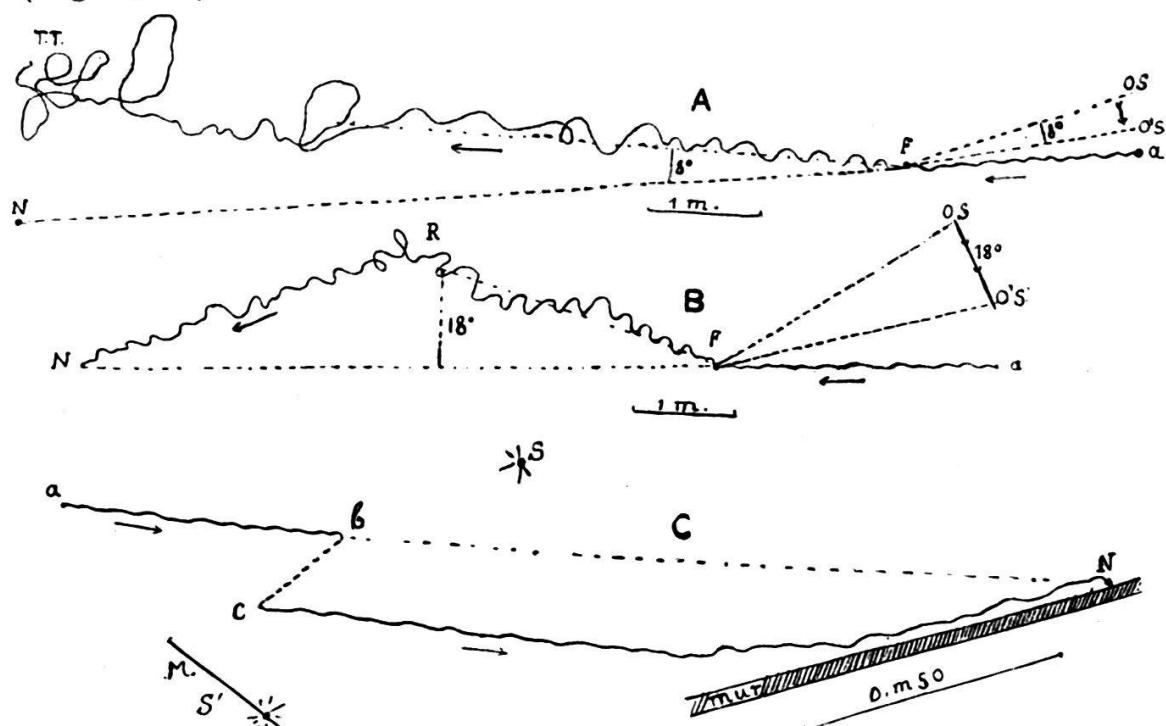


FIG. 1.

Explication de la figure 1.

A. Expérience de fixation temporaire sur *Messor arenarius*. N, nid. a, endroit où la fourmi est déterminée au retour en recevant un appât. F, endroit de fixation de l'insecte sous une boîte. F — o. s., ombre projetée d'un bâton placé verticalement en F. au moment de la fixation. F — o's', la même ombre, une demi heure après. F — TT. Chemin parcouru par la fourmi libérée, déviant de 8° sur le chemin F — N, qu'elle aurait suivi sans la fixation. TT, tournoiement de Turner.

B. Comme en A., mais fixation de 1 h. 10. De F à R orientation virtuelle, de R à N, orientation réelle après rectification.

C. Expérience du miroir sur *Aphénogaster spinosa*. — a, Emplacement d'où la fourmi est déterminée à rentrer directement au nid N. avec un appât; b à c, déviation produite pendant l'exposition du miroir M, qui transpose l'image du soleil S en S'. De C à N reprise du trajet vers le nid qui se trouve au pied d'un mur.

Toutes les autres expériences ont donné des résultats approximativement semblables. Toujours une forte sinuation dans la déviation, mais celle-ci souvent moins prolongée. Je ne puis dire si c'est l'inquiétude due à l'emprisonnement, à la perte du butin, ou le nouveau terrain qui a déterminé ces sinuements anormaux, mais qui n'enlèvent rien à la valeur du déplacement en orientation virtuelle.

Citons encore une autre expérience de fixation temporaire faite l'été passé à Monastir sur un *Cataglyphis bicolor*. L'insecte a dévié en orientation virtuelle sur un trajet de trois mètres environ, puis il a rectifié grâce à la présence d'un très grand mur dont il a suivi le pied pendant près de trente mètres pour y gagner son nid.

Voici des faits positifs d'orientation sidérale sur le soleil. J'ai encore expérimenté en cachant cet astre avec un écran opaque placé à 10-15 cm. au-dessus de l'insecte et obtenu souvent sa désorientation, mais nous y reviendrons au sujet d'autres recherches. (Obs. 6 à 20.)

Signalons encore le fait que, quand que le ciel est couvert, les fourmis ne sortent pas ou peu, du moins les espèces nettement diurnes. Cela surtout dans les steppes où les grands repères géoramiques font souvent défaut. Et l'observation citée ailleurs¹ montrant un *Messor* désorienté lorsqu'un écran circulaire ne lui laissait voir qu'un ciel couvert. Quant à l'explication de ces phénomènes, nous la traiterons plus loin à propos de l'anatomie de l'œil composé dont l'adaptation à cette vue astrale est tout à fait remarquable.

Passons maintenant à l'examen des autres repères célestes.

B) Orientation sur la lune.

Comme le soleil, la lune peut servir de repère dans l'orientation sidérale des fourmis. Voici une observation que m'a fournie le hasard et qui contribuera à le démontrer.

(Obs. 5.) C'était le 27 juin 1917, dans le petit cimetière chrétien de Kairouan où j'allais expérimenter le soir afin de ne pas être inquiété par les passants. Il faisait clair de lune et le soleil depuis longtemps couché. Le ciel était en partie couvert de nuages que poussait un vent assez fort. Un dépôt de figues avait été placé pendant le jour comme appât à quatre mètres au sud d'un nid de *Monomorium salomonis v. didonis*. Il se trouvait en ce moment cou-

¹ *Revue Zool. Africaine* 1923.

vert de ces insectes. Je transportai dans une autre allée, sur un terrain nu, une de ces figues avec toutes les fourmis qui l'occupaient. Dès qu'elles furent déposées, peut-être à cause du choc reçu en touchant terre, une cinquantaine de ces bestioles abandonnèrent le fruit et se mirent en route vers le Nord, en bonne orientation virtuelle. Elles s'avançaient toutes parallèlement et individuellement, bien que plus ou moins espacées. On aurait dit de petits soldats allant à l'assaut. Je les observais curieusement, quand, tout à coup, voilà qu'elles se dispersent de tous côtés. Qu'y a-t-il? Le ciel vient de s'assombrir. Je lève les yeux. Un petit nuage s'est interposé devant la lune. Et c'est l'éparpillement de ce petit monde qui se prolonge. Il se prolonge pendant les trois ou quatre minutes que dure ce voile. Il finit par passer et tout aussitôt, les fourmis reprennent avec ensemble, mais beaucoup plus espacées, la direction du nord. Cela dure ainsi quelques minutes encore, quand la lune se cache de nouveau, amenant une nouvelle perturbation parmi les insectes. Puis, ce second nuage passe à son tour, l'orientation virtuelle est reprise par les *Monomorium* qui, arrivant alors au bord d'un terrain gazonné, y pénètrent et je les perds de vue.

Ainsi, ces fourmis, déplacées sur un terrain nouveau avaient simultanément pris la lune pour repère et son éclipse momentanée avait suffit pour les désorienter.

Pour finir, rappelons le cas¹ de ce *Cataglyphis bicolor* auquel j'avais coupé les antennes pour éliminer tout repère topochimique, et qui, après le coucher du soleil, en terrain dénudé, sans repère géoramique, n'ayant au ciel que la lune et Vénus, maintint un trajet rectiligne de vingt mètres vers son nid, donnant la première observation d'orientation sidérale nocturne.

Mais ici, la lune et Vénus n'étaient pas seuls, le ciel entier pouvait offrir son vaste champ étoilé à l'œil-boussole de l'insecte. Il reste donc à savoir si ces astres lointains intéressent aussi l'orientation des fourmis.

C) Orientation sur les étoiles.

Il y a lieu d'examiner successivement, l'orientation sur les étoiles pendant la nuit, au crépuscule et en plein jour.

a) Orientation stellaire nocturne.

La possibilité de l'orientation nocturne des fourmis nous est indiquée par des observations comparatives et occasionnelles.

¹ Santschi : *Rev. Suisse de Zool.*, 1911, p. 329-330, fig. 5.

On peut, d'une façon générale, distinguer trois catégories de fourmis.

1^o Les espèces de couleur foncée, où le noir et le rouge dominent parce qu'ils s'opposent mieux à la pénétration des rayons chimiques du spectre, et qui, pour la plus grande partie, sont diurnes et possèdent des yeux composés ordinairement très développés. Mais quelques espèces les ont réduits (*Ponerines*), puis le mélanismus n'est pas absolument contraire à l'obscurité et j'ai vu quelquefois des *Messor* travaillant entre 22 et 24 heures les nuits d'été.

2^o Les espèces pâles et aveugles, à moeurs hypogées et ne sortant que par exception. Elles ne nous intéressent pas ici.

3^o Les espèces pâles, ayant des yeux bien développés et vaguant spécialement la nuit ou sous des grands ombrages (forêts). Quelques-unes, bien que claires, sortent en plein jour, mais elles sont protégées par une épaisse pubescence (*Cataglyphis bombycinus*), et c'est l'exception.

Or je profite parfois des chaudes nuits d'été tunisiennes pour capturer de nombreux insectes par le procédé connu d'un fanal à l'acétylène placé au milieu d'un drap blanc étalé en rase campagne. Eh bien, les chasses les plus fructueuses se font précisément les nuits sans lune et c'est pourquoi je les choisis de préférence. Je vois souvent alors les ouvrières jaunâtres de *Camponotus thoracicus* (var. *oasium* For., et var. *minor* For.) venir se promener sur le drap et y chercher des proies, tandis que cette espèce ne sort que très exceptionnellement le jour. Seules les races de cette espèce (r. *barboricus* Em.), dont les ouvrières sont obscures, vont en plein jour sur les végétaux qui leur donnent de l'ombre.

D'ailleurs, la lumière attire aussi très souvent des fourmis sexuées mâles et femelles en vol nuptial ; or, cela n'a pas lieu sans la sortie des ouvrières. C'est de nuit que j'ai capturé les ♂ de *Anochetus sedilloti* Em., et de *Lioponera noctambula* Sants., et ces espèces, assez fréquentes les nuits d'été, n'ont pas encore été trouvées le jour, bien que je les cherche depuis de nombreuses années. C'est de nuit que l'on capture sous les tropiques tous les mâles de *Dorylines*, espèces, il est vrai, aveugles, dans la forme ouvrière. De nuit également, j'ai pris le *Monomorium Santschii* For. ♀, qui, comme les *Leptothorax Laurae* Em., *L. arenarius* Sants., le *Camponotus atlantis* For., ne sortent jamais le jour. Or, à quoi peuvent bien servir ces grands yeux composés, souvent même plus grands que chez les espèces voisines diurnes ?

La lune ne brille pas toutes les nuits et ne sortir qu'à sa clarté

serait fortement diminuer les heures de travail. D'autre part, ce sont des espèces de steppes où les repères géoramiques sont rares, et du reste bien moins lumineux que le ciel étoilé d'Afrique. De l'orientation sur le soleil à celle sur la lune il n'y a qu'un pas, de celle-ci à l'orientation stellaire il n'y en a qu'un autre que les fourmis ont pu franchir. Si les espèces nocturnes sont rares dans les latitudes tempérées, c'est que les nuits d'été y sont trop courtes et celles d'hiver trop froides. Mais quand Eschrich prétend que les fourmis ne sortent pas la nuit en Erythrée, je pense qu'il a observé en hiver ou par un temps couvert, car ce n'est absolument pas le cas en Tunisie¹, où, pendant les nuits d'été, même sans lune, on peut voir le sol grouiller de fourmis. Il est vrai que vers 3-4 heures du matin, la température baisse beaucoup et les insectes se cachent. Vingt ans d'observation en Tunisie m'ont convaincu du fait.

b) *Orientation stellaire au crépuscule.*

Pendant la dégradation lumineuse qui suit le coucher du soleil jusqu'après l'apparition de la nuit la plupart des fourmis continuent leur sortie. Il a été déjà rappelé plus haut (p. 149), l'observation d'un *Cataglyphis bicolor* qui a admirablement maintenu son orientation, sur un trajet de vingt mètres, pendant le crépuscule jusqu'à la nuit. Comme la lune brillait, je n'en fais pas cas pour une orientation purement stellaire. Mais je possède une expérience du miroir faite sur une fourmi de cette espèce qui voyageait après le coucher du soleil et qui revenait sur ses pas chaque fois que le ciel

¹ A Poggio (Corse), par 750 m. d'altitude, j'ai pu observer par les nuits étoilées mais fraîches du 17 au 26 septembre (il avait plu abondamment les jours précédents), les *Crematogaster scutellaris* ♂ dont j'ai déjà parlé, se presser nombreuses, alertes et actives, comme en plein jour, dans leur longues files. Parfois le travail était un peu ralenti, et plusieurs fois, entre 21 et 24 heures, des femelles ailées étaient sorties des nids pour le vol nuptial.

Il va sans dire, que je ne fais pas valoir ces observations sur le compte de l'orientation stellaire puisqu'il s'agit d'une espèce inféodée aux pistes odorantes, mais pour montrer combien est fausse l'idée générale que les fourmis se cachent la nuit par crainte de l'obscurité ou dans l'impossibilité de s'y conduire.

D'ailleurs, la sortie des fourmis tient parfois à des conditions atmosphériques à préciser et qu'elles paraissent parfaitement reconnaître. Tel jour, par exemple, au milieu d'octobre, à Kairouan, je me rends à la campagne, au coucher du soleil, pour y chercher des fourmis dans le but de les expérimenter et je n'en trouve pas une seule hors des nids. Cependant le ciel est pur, seules quelques brumes à l'horizon, le vent médiocre et la température aux environs de 25°, conditions qui, d'habitude paraissent favorables à la sortie en masse de ces insectes. Mais le lendemain tout le ciel est couvert. Les fourmis avaient donc senti la menace de pluie et fermé les nids. Toutefois, il n'en est pas toujours ainsi, au contraire : j'ai souvent observé que certains *Messor barbarus* sortent en abondance avec tous les sexués, la veille ou l'avant-veille de fortes pluies. Je m'en suis même servi pour la prédire aux Arabes après une longue sécheresse et ceux-ci restaient ahuris de l'exactitude de ma prophétie.

Quant à l'expérimentation nocturne sur l'orientation stellaire, je n'ai pas encore eu l'occasion de la réaliser dans des conditions satisfaisantes. La nécessité d'un éclairage artificiel rend la chose assez difficile mais j'espère m'y attacher l'été prochain.

du couchant était projeté sur elle par mon instrument, tandis qu'il était caché dans sa direction réelle. Il n'y avait pas encore d'étoiles ni lune à moi visibles, donc le ciel seul suffisait comme repère. On verra plus loin (p. 156), que plusieurs des expériences de l'écran cylindrique qui ne laisse voir que le ciel ont été faites au crépuscule et ont donné des résultats positifs. Les expériences d'orientation virtuelles faites à l'approche de la nuit, alors que nous ne voyons encore ni étoiles ni lune, ni repères géoramiques, ne peuvent guère être expliquées autrement que par la vue des astres. Si certaines fourmis rentrent au crépuscule, il y en a qui sortent seulement à ce moment, c'est plutôt, comme nous l'avons déjà dit, par crainte du froid que par manque de vue que des espèces aimant la grande chaleur du jour (*Cataglyphis*) se couchent avec le soleil.

c) *Orientation stellaire diurne.*

La démonstration très claire de l'orientation de certaines fourmis supérieures sur le soleil n'avait pas été établie sans que je ne m'aperçusse du fait que ces insectes passent brusquement de sa lumière à son ombre, sans être dérangées dans leur direction. Il en est de même quand cet astre, étant au voisinage du zénith, ne peut plus servir de jalon. C'est d'une observation banale, et Cornetz en profita pour y voir, à côté du repère solaire qu'il ne pouvait nier, l'existence de cette orientation purement interne dont il s'était fait le champion. Pour moi, dès le début, j'avais pensé à d'autres repères visuels mais sans pouvoir encore les préciser. Je me demandais s'il n'y avait pas dans le ciel, tout repérage terrestre exclu, ainsi que la vue du soleil et de la lune, quelque chose, à nous invisible qui pouvait servir de guide aux fourmis ? Tel était le problème qui m'intriguait. Pour répondre à cette question il fallait expérimenter. J'eus recours à deux groupes d'épreuves.

1^o Cacher le ciel. Si celui-ci est nécessaire, on doit alors constater des troubles d'orientation.

2^o Empêcher tout repérage terrestre et céleste connus, ne laisser voir à l'insecte que la partie du ciel bleu soupçonnée. Si, alors, il y a maintien de l'orientation, il faut bien en conclure que c'est dans le ciel qu'il en trouve le moyen.

3^o Combiner ces deux expériences comme contrôle réciproque.

Expérience de l'écran horizontal.

Un ou plusieurs cartons épais, d'une surface variant suivant les cas de 30 à 50 centimètres carrés, sont suffisants D'après la

taille de l'insecte ou la rapidité de sa marche on emploiera un carton plus ou moins grand. Il sera tenu horizontalement sur quatre pieds ou avec la main à 10 ou 20 centimètres au-dessus de la fourmi, de façon à lui voiler la plus grande partie possible de ciel et placé avec toutes les précautions nécessaires pour ne point l'effrayer. Afin d'empêcher les renseignements que peuvent fournir la vue du soleil, l'observateur se place de manière à cacher cet astre par l'interposition de son corps ou bien un écran vertical sera préalablement posé dans ce but. Il va de soi que l'écran horizontal, devant être assez haut pour permettre de suivre ce qui se passe dessous et y laisser passer un jour suffisant, le repérage sur les côtés reste toujours possible. Mais comme il intéresse surtout la zone inférieure du champ visuel, son importance est faible et les résultats négatifs (dans lesquels l'orientation est maintenue) mis sur son compte.

Ces conditions obtenues, on attend le passage de la fourmi en plaçant l'écran un peu en avant d'elle. Or, dans plus de la moitié des cas, si c'est une espèce allant isolément (*Cataglyphis*, certains *Messor*, etc.), plus rarement si elle suit une piste (*Tapinoma*, *Messor barbarus*), elle hésite à s'y engager et à continuer sa route. Souvent elle revient en arrière ou cherche à contourner l'appareil, sans toutefois manifester la moindre frayeur par un changement d'allure et cela, pendant un temps qui varie beaucoup selon les espèces et même les individus.

Si, au lieu de placer l'écran devant des fourmis, on le place tout de suite au-dessus, les résultats sont sensiblement les mêmes. L'expérience la plus intéressante est la suivante :

(Obs. 6.) Une ouvrière de *Cataglyphis bicolor* est transportée, au moyen d'un lourd appât, sur un autre terrain afin de faire disparaître les repères éventuels de la topoesthésie et de la vision terrestre. Comme j'opère en pleine steppe, il n'y a pas à craindre les grands repères. La fourmi étant restée sur son appât sans s'inquiéter des changements, je la couvre doucement, à 10-15 centimètres de hauteur du plus grand des écrans sans qu'elle paraisse s'en apercevoir davantage et j'attends qu'elle veuille bien repartir. Pour la décider, je lui glisse un petit appât plus facile à transporter. Dès qu'elle s'en est emparé, elle montre une hésitation très nette à prendre la direction de son nid, elle tournoie sur place. Ce n'est que quand elle s'est assez approchée du bord de l'écran ou que j'ai relevé celui-ci, qu'elle part résolument en orientation virtuelle comme elle l'aurait fait d'emblée si le ciel, sauf le soleil, n'avait pas été caché.

(Obs. 7.) Kairouan, 27 novembre 1913. — Le soleil est couché ; on ne voit pas encore les étoiles, sauf Jupiter. Quelques *Messor barbarus mediorubra* rentrent au nid avec des graines. Un écran placé verticalement du côté du soleil ne les dérange pas. Je le place horizontalement à 25 centimètres au-dessus, alors elles cherchent à droite et à gauche leur chemin, mais sans hâte. L'écran est enlevé, elles reprennent leur bonne direction, cela plusieurs fois de suite.

(Obs. 8.) Kairouan, 16 mai 1914. — Des *Messor barbarus* suivent leur piste en rentrant au nid. L'écran est placé obliquement, de façon à cacher le soleil et une bonne partie du ciel. Les fourmis ne réagissent pas. Je fais avec le pied une large trace en travers de la piste après avoir enlevé l'écran. Les fourmis continuent à avancer sans s'inquiéter, pendant tout le temps que le soleil et le ciel sont visibles, mais dès que je les cache avec l'écran, les *Messor* s'arrêtent, celà seulement au niveau de la trace frottée et bien que l'ombre soit placée bien avant ce point. Ici, les repères topochimique et sidéral se surajoutent, l'un d'eux éliminé, l'autre suffit pour maintenir l'orientation qui n'est troublée que quand ce dernier a disparu à son tour.

Ainsi, en empêchant la vision du ciel à certaines fourmis, et à part tout effet de frayeur et de repères topoesthésiques, on les empêche de s'orienter. Il est donc probable que le ciel possède en soi, même en dehors du soleil et de la lune, quelque chose qui serve aussi de repère.

Expérience de l'écran cylindrique.

Dans le but d'éliminer tout repérage terrestre et d'obliger l'insecte à ne voir que le ciel, je me sers d'un cylindre de fort carton haut de 25 centimètres et d'un diamètre de 50 centimètres. Il est posé délicatement autour d'une fourmi pendant qu'elle s'occupe à reconnaître une proie, soit sans déplacement, quand il s'agit d'espèce ne se servant généralement pas de renseignements topoesthésique, soit après transport de l'insecte, dans le cas contraire. Ainsi entourées, et n'ayant plus que le ciel, dont je cache le soleil, comme repère, la plupart des fourmis en expérience prennent sans hésiter une bonne direction. Elles la conservent aussi bien lorsqu'elles sont accompagnées du cylindre, de manière à ce que leurs rapports restent à peu près aussi constants pendant leur marche, qu'à leur départ. Elles le conservent aussi quand le cylindre est posé puis enlevé plusieurs fois en cours de route. Enfin, il ne faut pas oublier que la plupart de ces expériences ont été faites assez

tard dans la journée dans le but d'empêcher facilement la vue du soleil. Elles sont souvent poursuivies alors même que cet astre est couché, mais avant la visibilité des étoiles et de la lune. Quand le soleil était trop haut il devenait difficile de le cacher sans en faire autant d'une trop grande partie du ciel et les expériences faites dans ces conditions ne sont pas considérées ici. Toutefois, nous ne concluons pas que les zones voisines, de cet astre soient inutilisées mais l'épreuve nécessite d'autres moyens. Remarquons toutefois que le soleil, à lui seul, ne l'emporte pas toujours sur le reste du ciel. C'est ainsi que les expériences faites avec une petite glace restaient négatives là où un grand miroir donnait plein succès. Or, le petit miroir ne cache pas assez les zones voisines du soleil reflété, lesquelles peuvent alors, si elles sont assez étendues, corriger l'effet de celui-ci.

Voici maintenant, choisies entre beaucoup, quelques expériences faites avec l'écran cylindrique. Nous y en ajoutons deux faites en plein jour mais avec la lune.

(Obs. 9.) Kairouan, 13 avril 1914, 16 h. — Jardin sablonneux de Dratamar. Une ouvrière de *Cataglyphis bicolor* est en arrêt auprès d'un appât que je lui ai offert à cinq mètres environ au sud du nid. Pendant qu'elle y est attentionnée, je l'entoure de l'écran cylindrique, sans qu'elle réagisse. Dès son butin saisi, elle l'entraîne avec lenteur, un lourd morceau de figue, dans la direction exacte de son nid. Je cache alors le ciel avec un écran horizontal placé à 10 centimètres au-dessus du bord de l'autre écran, la fourmi se désorientée aussitôt, abandonne son butin, tourne sur elle-même, le reprend et le tire à l'est, puis au sud, puis à l'ouest. J'enlève seul l'écran horizontal, aussitôt l'insecte reprend nettement la direction du nord. L'expérience est répétée plusieurs fois avec le même résultat et le soleil toujours caché.

(Obs. 10.) Même jour et lieu que la précédente. Une ouvrière *Cataglyphis albicans* occupée auprès d'un morceau de figue est entourée de l'écran cylindrique, sans qu'elle s'en inquiète. Le butin saisi, elle le traîne dans le N. E., direction où se trouve son nid. L'écran l'accompagne plus d'un mètre, puis j'ajoute l'écran horizontal ; elle dévie aussitôt. J'enlève l'écran cylindrique et laisse l'autre, la déviation continue pour cesser dès que le ciel redevient libre.

(Obs. 11 à 14.) (Fig. 2, A, B, C, D.) Ces quatre expériences ont été faites sur la même ouvrière de *Cataglyphis albicans*, dans le cimetière de Kairouan, successivement à 19 h. 40', — 20 h.,

20 h. 10' et 20 h. 20' (heure officielle). — 10 juillet 1917. — Le soleil couchant ou couché, le ciel bleu, pas de lune. L'insecte revient chaque fois chercher un appât placé à 4 mètres à l'ouest de son nid. Il est plusieurs fois entouré de l'écran cylindrique sans dévier sensiblement de la direction de son nid, ce qu'il fait quand il est couvert de l'écran horizontal. Les graphiques ci-joints indiquent clairement ces déviations. On peut remarquer qu'elles conservent une direction générale à peu près parallèle au trajet normal. Il est probable que la lumière diffuse qui pénètre latéralement et est plus claire du côté du couchant renseigne vaguement l'insecte.

(Obs. 15.) Kairouan, 16 mai 1914. — Une ouvrière *Camponotus micans* est décidée à rentrer au nid après avoir longuement léché un fruit qu'elle n'a jamais voulu emporter. L'application de l'écran cyclindrique ne la désoriente pas pendant la plus grande partie du trajet, mais dès qu'elle arrive à un mètre de son nid situé au sommet d'une grosse motte gazonnée, elle en est déviée et ne reprend la direction du nid que quand l'écran est écarté. Ici se montre qu'arrivée à proximité du nid, la fourmi a recours à un autre moyen d'orientation : probablement la vue du nid. (Orientation géoramique.)

(Obs. 16, F. 2 e.) Kairouan, 12 juillet 1917. — Soleil couchant, pas de lune. Une ouvrière *Monomorium salomonis* part dans la direction de son nid, un grain de figue entre les mandibules. En cours de route je l'entoure de l'écran cylindrique sans qu'elle paraisse dévier, je cache alors le ciel avec l'écran horizontal ; aussitôt elle fait de nombreux contours qui cessent dès que j'enlève les écrans. L'écran cylindrique replacé, l'orientation normale est maintenue.

(Obs. 17, Fig. 2 f.) Même lieu et jour que la précédente, mais le soleil couché. Une ouvrière *Monomorium salomonis* rentre directement au nid avec son butin. Entourée de l'écran, elle continue sa marche sans inquiétude. Je cache le ciel avec le carton horizontal ; aussitôt elle dévie fortement et revient en arrière, j'enlève l'écran supérieur, la déviation en arrière se maintient encore un bout de chemin, mais la fourmi redresse sa marche en bonne orientation vers son nid.

(Obs. 18, F. 2 g.) Kairouan, 7 mars 1914, 16 h. — La lune est visible. Une ouvrière *Monomorium salomonis* à qui j'ai donné du sucre, s'en va droit au nid situé à quinze pas à l'ouest. Entourée trois fois de l'écran elle maintient correctement son orientation. Je cache le ciel avec mon chapeau, elle retourne sur ses pas. Arrivée à 2 mètres du nid, l'écran cylindrique paraît alors l'inquiéter, elle

hésite de plus en plus mais garde d'une façon générale son orientation jusqu'au nid. Le soleil a toujours été caché.

(Obs. 19.) Même espèce, nid, lieu et heure. La fourmi est en-

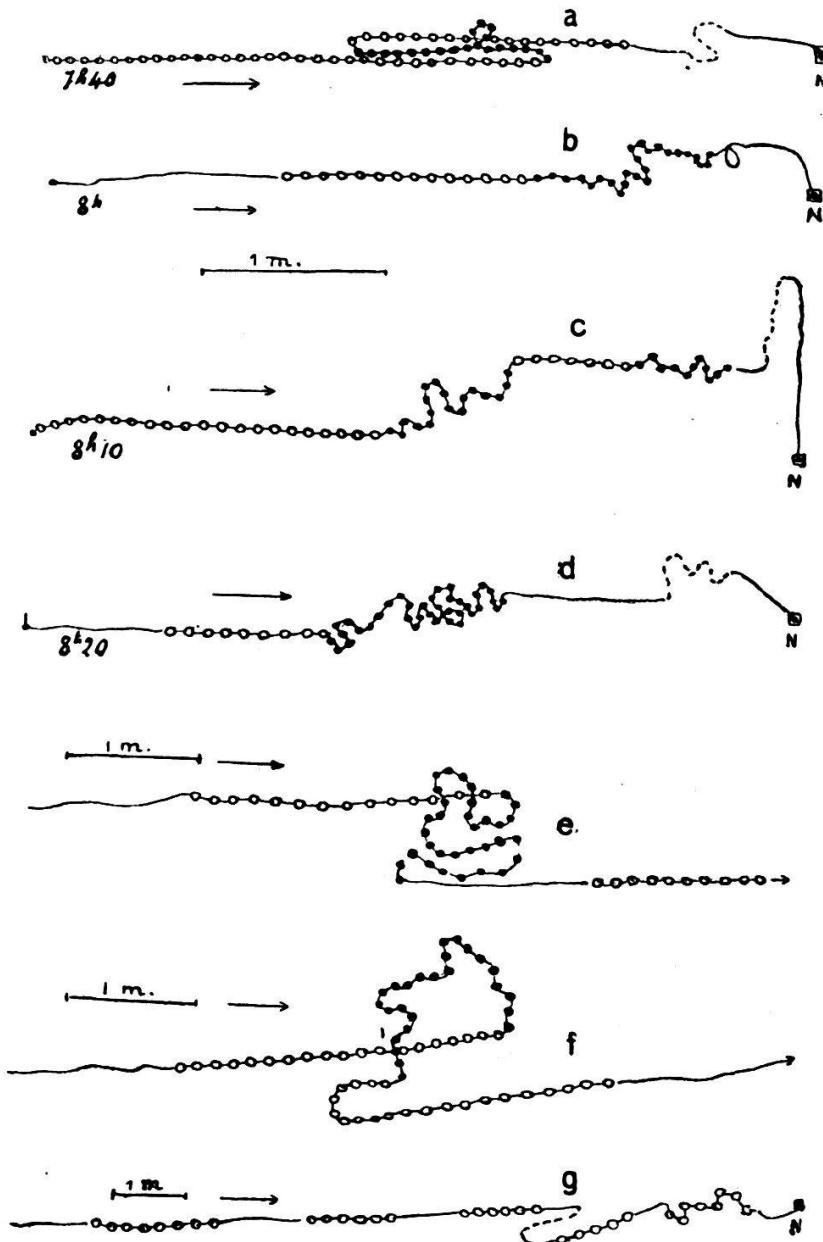


FIG. 2.

Explication de la figure 2.

Expérience combinée de l'écran horizontal et de l'écran cylindrique.

— Traits pleins, trajets libres sans écran.

.... Traits finement pointillés. Trajets couverts de l'écran horizontal seul.

oooo Petits cercles. Trajets entourés de l'écran cylindrique seul.

aaaaa Gros pointillé. Trajets entourés et couverts des deux écrans.

a, b, c, d. Marche de l'ouvrière *Cataglyphis albicans* des observations 11 à 14.

e, f, g. Trajets des trois ouvrières *Monomorium salomonis*, des observations 16, 17 et 18.

tourée six fois en cours de route, quatre fois elle conserve sa direction sans hésitation, deux fois, elle dévie légèrement, en approchant du nid. Celui-ci est placé dans un grand buisson de jujubier, je pense que c'est un repère géoramique utilisé quand l'insecte atteint les environs du nid et c'est son absence, cachée par l'écran, qui trouble alors la fourmi.

(Obs. 20.) Même espèce, nid, lieu et temps. La fourmi hésite avec le disque, elle hésite même avec l'ombre du soleil et ne marche normalement vers son nid que tant qu'elle le peut voir. Ici, l'orientation sur le soleil est beaucoup plus forte que sur le reste du ciel. Le cas se présente quelquefois, mais avec des intensités variables. Tel est le cas dans l'observation suivante :

(Obs. 21.) Même espèce, nid, lieu et temps. Une ouvrière est entourée de l'écran cylindrique en cachant le soleil pendant qu'elle se dirige vers son nid. Elle montre une grande hésitation. Je laisse le soleil pénétrer dans l'écran ; aussitôt la bonne direction est reprise. Je l'enlève, elle continue sa marche. Le soleil est alors caché seul ; il y a une petite déviation au début, puis la fourmi reprend nettement l'orientation du nid. Alors, toujours en cachant le soleil, je l'entoure de nouveau du cylindre de carton. Cette fois elle maintient son orientation. Tout en progressant cette fourmi arrive sur un nid de *Monomorium* d'une fourmilière ennemie, et elle en est vivement chassée par ses habitants. Son allure calmée, sa direction vers le nid rétablie, je l'entoure par trois fois de l'écran cylindrique sans la perturber.

Il est clair qu'au début la fourmi se servait principalement du soleil, mais qu'elle a vite fait de s'en passer en s'orientant sur le restant du ciel.

J'ai également expérimenté de la sorte sur des *Messor* et des *Cardiocondyla batesi* ne faisant pas de piste. Les résultats étaient presque toujours très nets. Les cas, parfois fréquents, de désorientation étaient dus, à ce que j'ai pu noter, tantôt à la suppression du soleil, car l'orientation était immédiatement reprise dès que celui-ci était rendu visible, tantôt à un ciel entièrement couvert, car ici l'orientation était rétablie dès que l'écran était écarté et que la vue de repères terrestres était rendue possible, tantôt à des pistes qui empêchaient par concurrence, le repère sidéral. Enfin, les perturbations des autres cas peuvent être attribuées à la suppression de repères terrestres sur lesquels l'attention de l'insecte est plus fortement fixée.

D'autre part, le fait que l'insecte qui conservait son orienta-

tion dans l'écran cylindrique est bien dû à la vision du ciel et non à un autre repère inconnu, est démontré par la perte de cette orientation chaque fois que le ciel est couvert, et cela, sans l'effrayer.

La *conclusion* qui ressort de toutes ces expériences est que *certaines fourmis peuvent trouver dans le ciel bleu, en plein jour, en dehors du soleil et de la lune, quelque chose qui leur permet de s'orienter.* Qu'est-ce ?

III. LES FOURMIS PEUVENT-ELLES VOIR LES ÉTOILES EN PLEIN JOUR ?

Qu'y a-t-il dans cet espace bleu qui puisse servir de repère aux fourmis ? D'abord l'atmosphère illuminée qui éblouit nos yeux. Bien qu'elle paraisse, de prime abord, si homogène, quand il n'y a pas de nuage, que l'on ne pourrait y trouver une base d'orientation, on peut remarquer, cependant, qu'elle est généralement plus claire du côté où se trouve le soleil, par exemple, bien plus au couchant pendant le crépuscule et cette différence pourrait être utilisée par les fourmis. J'y avais déjà songé, mais ai dû y renoncer, du moins dans sa forme exclusive parce que, l'étendue illuminée étant très vaste, ses bords s'atténuant graduellement, l'insecte ne pourrait y trouver l'exactitude quasi mathématique qu'il ramène au nid comme le fait un repère très limité, tel que le soleil. Puis, l'expérience de l'écran circulaire qui masque une très grande partie du ciel vers l'horizon, ne trouble nullement la direction de l'insecte. Si donc ce n'est dans l'atmosphère, il faut chercher plus loin. Derrière ce voile, c'est l'infini étoilé, les astres brillants dans leur milieu cosmique. Serait-ce que ce dernier possède une sorte de rayonnement disposé par zones différencieras permettant un repérage suffisant, chose encore incertaine, ou n'est-il pas plus naturel d'imputer simplement les astres ? Je réfléchissais à ce problème quand l'idée me vint soudain que les fourmis pouvaient bien voir les étoiles en plein jour ! Deux choses m'avaient conduit à cette révélation : que les étoiles sont, paraît-il, visibles de jour dans les puits profonds et que l'œil de l'insecte est composé de nombreux petits puits dirigés sur tous les points du ciel et du fond desquels il pourrait voir aussi les astres. Si paradoxale que me parut cette hypothèse je me mis aussitôt à la vérifier. Les premiers résultats ayant été confirmatifs j'en publiai l'idée et le

sommaire en 1913 et 1915¹. Depuis lors je n'ai cessé d'y réfléchir et rien ne m'est parvenu qui puisse la détruire. Les seules objections qui me furent faites, toutes orales du reste, se résument à ceci: 1^o La lumière des étoiles ne peut traverser le ciel pendant le jour. 2^o Les étoiles ne peuvent être un repère en raison de leur mouvement apparent. 3^o Il faudrait attribuer aux fourmis des connaissances astronomiques avancées et au-dessus de leurs moyens. Cette dernière assertion dépasse la nécessité des faits. En admettant, à priori, que les étoiles soient perçues le jour par l'insecte comme de nuit, ou à peu près, elles dessinent devant lui un panorama de points lumineux irrégulièrement répartis. L'œil-boussole enregistre des points plus brillants, grandes étoiles, voie lactée, et des places plus sombres et situe l'axe de l'insecte dans leur rapport. Il en renverse la figure quand il doit rentrer au nid sans qu'il lui soit besoin d'être un Copernic. Il n'est pas plus nécessaire à la fourmi de connaître les étoiles pour se diriger qu'à une vache la botanique pour brouter. Quant à leur non-valeur comme repère à cause de leur mouvement apparent, il n'y a qu'à se rappeler que le soleil, lui aussi, suit le même mouvement, et que pourtant les preuves de son utilisation ne manquent plus. Il n'y a pas même besoin de faire intervenir la fixité de la région polaire, comme je l'avais fait autrefois, le voyage aller et retour d'une fourmi est d'assez courte durée pour ne pas souffrir d'une déviation exagérée comme on a pu le voir dans les expériences de fixation (p. 146). La minime erreur qui peut en résulter est facilement corrigée à l'arrivée auprès du nid par le tournoiement de Turner et les autres repères qui entrent alors en jeu.

Voyons maintenant la première de ces objections.

Il existe une très vieille et très répandue tradition de la visibilité diurne des étoiles au fond des puits. J'avais huit ans que déjà on m'avait montré un puits, à la villa Helvétia, à Menton, « si profond qu'on y pouvait voir les étoiles le jour » ; et depuis lors, j'ai eu bien des fois l'occasion d'entendre et de lire des affirmations de ce genre sans que j'aie songé à les contrôler moi-même. Mais quand cette question s'est posée à propos des fourmis, j'ai voulu en trouver des preuves scientifiquement enregistrées, et j'ai été étonné de leur pauvreté. Une petite enquête, faite au hasard des relations, a donné relativement peu de réponses négatives, ces personnes n'avaient pas encore entendu parler de cela. Mais beau-

¹ *Rev. Zool. africaine*, 1913, p. 329-341, et *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 1915, p. 10-12.

coup, en revanche, répondirent par des affirmations parfois très précises. Un de mes collègues en myrmécologie¹ m'écrit : « On peut voir l'étoile en plein jour si le puits est assez profond pour que le fond en soit tout noir. » Il ajoute un schéma montrant l'absorption de la lumière solaire obliquement projetée sur les parois internes du puits et s'arrêtant à une certaine profondeur, tandis que le rayon d'une étoile située au zénith atteint le fond. Un jeune astronome me dit qu'il faut un puits de 30 mètres de profondeur au moins pour 2 mètres de large afin d'obtenir le phénomène. La femme d'un pasteur m'a rapporté que son professeur de science, d'une école supérieure, enseignait qu'on pouvait voir les étoiles de jour à l'aide d'un long tube. Les affirmations ne manquent donc pas. Aristote déjà mentionnait la visibilité des étoiles dans les puits. Habitant un pays où ils sont fréquents, et où l'on puise jurement, la constatation directe en est très plausible. On peut se demander, du reste, ce qui, à cette époque, aurait pu, autrement, lui suggérer cette idée de toute pièce ? J'ai essayé moi-même de la constater à Kairouan où les puits sont nombreux mais peu profonds. Le ciel y est parfois d'un bleu gris foncé comme pendant les beaux clairs de lune alors que seules les planètes et les étoiles de première grandeur sont visibles. Je pense que, si, en ces moments, un de ces astres s'était trouvé au zénith, il aurait pu être vu dans ces puits. Mais c'est une circonstance très rare, ou du moins, c'est exceptionnel, de faire cette observation au bon moment. Humboldt, à qui j'emprunte la citation précédente, écrit, dans son *Cosmos*², avoir cherché inutilement à voir des étoiles dans les puits, malgré cela, il n'en nie pas la possibilité et admet seulement que les conditions favorables à cette observation sont rarement réalisables.

Il en est autrement quand il s'agit de la vision directe des étoiles. Pline avait déjà signalé leur visibilité pendant les éclipses. J'ai été assez heureux sur ce point pour le constater moi-même pendant l'éclipse totale de soleil en août 1905, à Kairouan. Deux étoiles brillaient alors, dont l'une assez vivement dans le voisinage du soleil³. Le fait a dû être assez souvent noté. Mais même en dehors des éclipses, « quand le ciel est très pur et très foncé, la

¹ Je ne livre pas les noms de ces correspondants dont il me manque l'autorisation. Qu'ils reçoivent ici mes vifs remerciements.

² *Kosmos*, III, p. 71-73. — Voir ainsi : Giambattista della Porta, « La Magie naturelle », livre IV, ch. I (1615). « Indication de la façon de procéder pour voir les astres du fond des puits pendant le jour. »

³ Je rappelle que pendant cette éclipse, des *Messor barbarus v. Santschii*, qui nidifient sur la terrasse de ma maison et qui ne sortent que le soir pendant la belle saison, avaient fait leur apparition à l'orifice du nid dont quelques-unes s'étaient éloignées.

lumière diffuse faible », on a pu voir les étoiles directement du haut des montagnes ou indirectement dans leurs lacs, comme me l'écrit un correspondant. Un sien ami, alpiniste, « aurait vu par deux fois les étoiles dans une flaque d'eau vers 1800 mètres ». De Saussure écrit du mont Blanc : « Quelques-uns des guides m'ont assuré avoir vu des étoiles en plein-jour, pour moi, je n'y songeais pas, en sorte que je n'ai pas été le témoin de ce phénomène, mais l'assertion uniforme des guides ne me laissent aucun doute sur la réalité ». Humboldt, qui cite d'autres cas semblables, a fini par constater lui-même très nettement et à plusieurs reprises la vue de Jupiter à Cumana (Vénézuéla) dans un ciel pur, quand le soleil était déjà à 18° 20° sur l'horizon ¹.

Ainsi donc, la possibilité pour l'homme de voir des étoiles en plein jour est un fait rare mais non douteux. La lumière des astres traverse donc parfaitement l'atmosphère illuminé du jour, et si nous ne les voyons pas constamment, la cause n'en est pas physique mais physiologique. C'est parce que notre œil n'y est pas adapté, qu'il est ébloui par la lumière diffuse intensément lumineuse du jour. Construit pour la vision géoramique il ne peut l'être pour la vision sidérale diurne tandis que l'œil composé de la fourmi y présente, au contraire, une disposition tout à fait favorable. C'est ce que l'on va maintenant examiner de plus près.

IV. LES PREUVES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

a) Données anatomiques.

L'œil à facettes des fourmis est formé comme chez les autres hyménoptères, d'éléments allongés exactement juxtaposés, rayonnant autour d'un centre et dont les axes clairs ou transparents sont constitués d'une partie dioptrique externe et d'une partie réceptrice interne. Chacun de ces éléments ou ommatides, est individuellement isolé au milieu d'un manchon ou tube pigmentaire. Leur étude a été faite ici sur l'ouvrière de *Cataglyphis bicolor* F., et *C. albicans* Rog., grandes espèces usant l'orientation sidérale.

Pour contrôler l'activité pigmentaire sous l'influence de la lumière une série d'yeux ont été fixés pendant que l'insecte était exposé vivant au soleil et l'autre série dans une obscurité complète. Enfin, comme l'abondance du pigment cache la structure intime des omma-

¹ J'ai appris dernièrement que certains Arabes colombophiles prétendent avoir pu distinguer des étoiles en plein jour, à Kairouan, en observant les évolutions de leurs pigeons dans le ciel.

tidies, une partie des coupes ont été soumises à la dépigmentation¹.

L'ommatidie de *Cataglyphis bicolor* (Fig. 4, № 1 à 12) montre, sur une coupe parallèle à son axe en commençant par la périphérie : un segment transparent, en prisme exagonal avec ses faces externes et internes légèrement convexes, dérivé de la chitine et nommé cornéule (1). En dessous se place le cône cristallin composé de quatre segments réfringents, juxtaposés, formés par la différenciation cytoplasmique de quatre cellules de Semper qui l'engagent. La base du cône correspond à la cornéule et son sommet s'enfonce au milieu de cellules pigmentaires de premier ordre (4) pour se continuer avec la fibre cristallinienne rectitigne qui pénètre dans l'axe de l'appareil récepteur ou rétinule et paraît se confondre avec lui.

La rétinule (5) constitue un faisceau de cellules visuelles allongées formant par leur juxtaposition un petit cylindre en rapport, en dehors, avec le cône, et en dedans, avec la membrane basale qui tapisse le fond de l'œil. (Fig. 4 a, b ; 7 ; c, 10.) L'ensemble des rétinules forme la rétine. La partie interne des cellules rétinulaires, dont le noyau est placé à diverses hauteurs, devient réfringente par différenciation cytoplasmique et produit ainsi un élément allongé, le rhabdomère, assez difficile à distinguer chez la fourmi. Les rhabdomères contigus se soudent ensemble et forment le bâtonnet ou rhabdome, lequel apparaît plus épais dans le quart basal de l'appareil. Les cellules basales sont placées en dehors de l'axe des rétinules (comme chez les Lépidoptères diurnes, et non sur l'axe, comme chez les Lépidoptères nocturnes et les Sphyngides). On voit encore au dessous de la membrane basale les fibres sous-rétiniennes qui portent au ganglion optique les irritations visuelles et dans lesquelles se trouvent les cellules sous-basales faisant peut-être l'office de centre trophique du neurone (a, b, 8, 9 c, 11, 12).

Cônes et rétinules sont noyés dans une gaîne de cellules pigmentaires de premier ordre autour des cônes avec leurs noyaux internes (c, 4), et des cellules pigmentaires de deuxième ordre ou intercalaires, autour des rétinules avec leurs noyaux placés excentriquement sur trois étages irréguliers.

Sur des préparations non dépigmentées, le pigment cache complètement les noyaux et se répartit différemment selon que l'œil a été fixé à la lumière ou à l'obscurité.

A l'obscurité, la cellule pigmentaire de deuxième ordre se con-

¹ Ces insectes ont été fixés en juin 1914 à Kairouan, dans le liquide de Gibson modifié. Les colorations, les coupes et le montage à Cery sur Lausanne, en juillet 1914, dans le laboratoire de mon ami le Dr Preisig. La technique de coloration (Hé-malun-éosine), d'après les conseils de M. le professeur E. Bugnion. Qu'ils reçoivent ici mes vifs remerciements ainsi que M. le professeur Paul Mercanton, à Lausanne, et mon collègue M. H. Kutter, à Zurich, pour leur aimable concours bibliographique.

tracte fortement autour des rétinules, surtout dans la partie moyenne de l'élément, et le pigment se concentre plus spécialement vers les cônes qui s'en imprègnent légèrement et vers la basale. Chaque ommatidie se présente alors comme une colonnette s'épaississant progressivement aux extrémités et isolée de ses voisines par un intervalle vide. (Fig. 4 a, et Fig. 3, 3.)

Après fixation à la lumière, on voit les cellules intercalaires s'épaissir, les intervalles se combler et leur bord se juxtaposer.

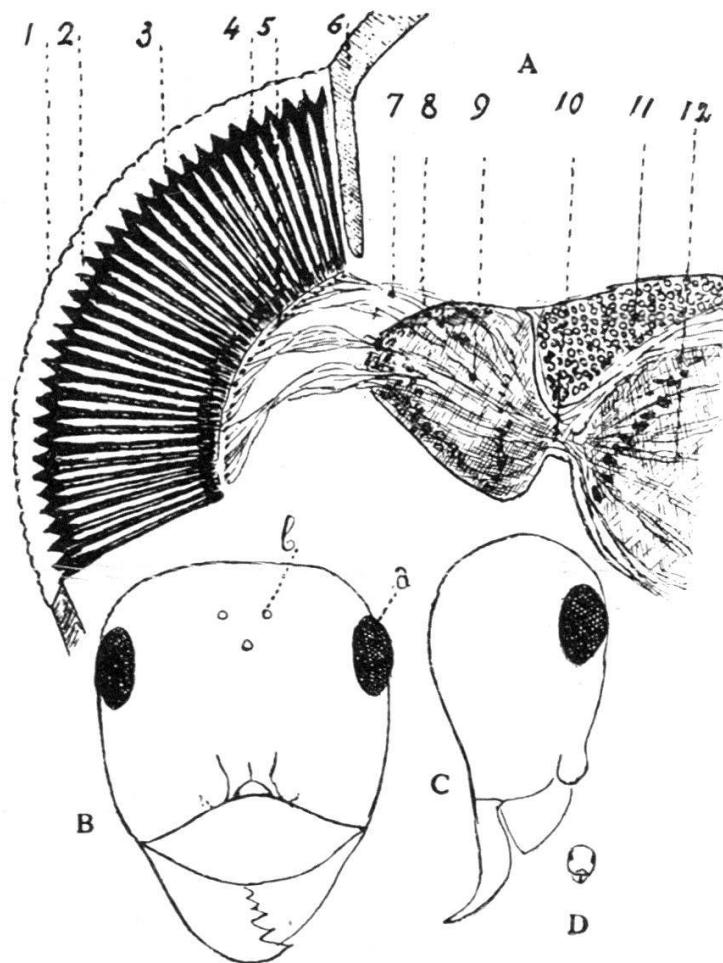


FIG. 3.

Explication de la figure 3.

A. Coupe de l'œil de *Cataglyphis bicolor*. perpendiculairement à la surface avec une partie du ganglion optique correspondant. Fixation à l'obscurité.

1. Cornée décomposée en cornéules ; 2. cônes cristallins, plongeant dans le pigment ; 3. rétinule entourée des cellules pigmentaires au repos ; 4. membrane basale ou limitante de la rétine ; 5. cellules sous-basales ; 6. chitine ; 7. fibres nerveuses sous-rétiennes ; 8. péropticon ; 9. zone médullaire externe ; 10. chiasma externe ; 11. petites cellules périphériques ; 12. zone médullaire interne.

B. Tête de *Cataglyphis bicolor* vue de front, ou de dessus quand l'insecte marche en portant un butin.

a. Yeux composés dirigés en haut et en dehors.

b. Les trois ocelles dirigées en avant ou en haut selon la position de la tête.

C. La même vue de côté. D. La même, grandeur naturelle.

Le pigment se répand uniformément dans tout le protoplasma et il n'en reste qu'une fine couche concentrée autour de la rétinule tandis que les cellules pigmentaires de premier ordre maintien-

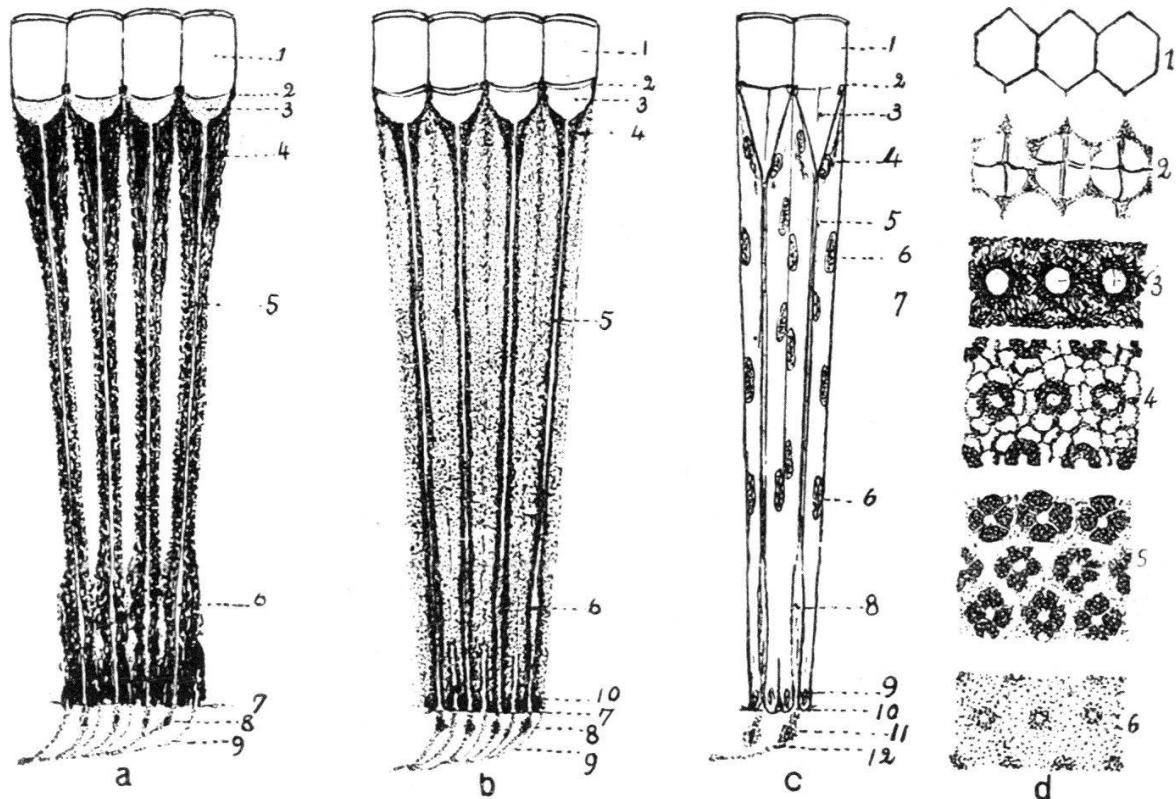


FIG. 4.

Explication de la figure 4.

Fragment d'une coupe de l'œil de *Cataglyphis bicolor* montrant les ommatidies fortement grossies (1200 fois environ).

a. *Fixation à l'obscurité*. — 1. cornéules ; 2. noyaux des cellules de Semper ; 3. cônes cristallins dont le sommet est en partie caché par le pigment ; 4. cellules pigmentaires de premier ordre ; 5. rétinule (segment étroit), entourée des cellules pigmentaires intercalaires concentrées au repos ; 6. segment épais de la rétinule ; 7. membrane limitante de la rétine ou m. basale ; 8. cellules sous-basales ; 9. fibres sous-rétiniennes du ganglion optique.

b. *Fixation au soleil*. 1 à 9. Comme pour la figure précédente a. — 5. Les cellules pigmentaires intercalaires dilatées, le pigment en activité est dispersé dans tout le protoplasma et ne laisse qu'une faible couche entourant la rétinule ; 10. zone des cellules basales.

c. *Fixation au soleil et dépigmentation*. Les éléments cellulaires sont distincts. 1. cornéules ; 2. noyaux des cellules de Semper ; 3. cônes cristallins ; 4. noyaux des cellules pigmentaires de premier ordre ; 5. partie étroite de la rétinule ; 6. noyaux des cellules pigmentaires de deuxième ordre ou intercalaires ; 7. noyau d'une cellule rétinulaire ? ; 8. partie épaisse de la rétinule ; 9. cellules basales ; 10. membrane limitante ; 11. cellules sous-basales ; 12. fibres sous-rétiniennes du ganglion optique.

d. Fragment d'une coupe transverse de l'œil composé de *Cataglyphis bicolor*. Fixation au soleil comme en b., même grossissement : 1. cornéules ; 2. cônes cristallins au quart basal ; 3. les mêmes au quart apical ; 4. idem, au sommet des cônes ; 5. un peu au-dessous du sommet ; 6. partie étroite des rétinules et cellules pigmentaires en activité.

nent un amas plus épais autour des cônes dont la base s'éclaircit.

Enfin, il importe encore de considérer la situation des yeux composés sur la tête parce qu'elle indique, par la direction normale des ommatidies, quel est le champ visuel où se trouvent les repères. Or, tandis que chez les espèces qui s'orientent plutôt topoesthésiquement et ont les yeux très réduits, (beaucoup de *Ponera* et *Solenopsis*), ceux-ci se trouvent placés assez exactement sur le côté de la tête, chez les espèces qui les ont bien développés et usent de l'orientation optique, les yeux composés s'étendent à la fois de côté et sur la tête, de façon à ce que les facettes internes se trouvent dirigées vers le zénith et les externes vers l'horizon. Il en résulte que quand la tête est relevée horizontalement comme c'est le cas quand l'insecte porte un fardeau en rentrant au nid, son champ visuel embrasse, non seulement les objets terrestres plus ou moins élevés, mais encore le ciel tout entier. (Fig. 3, *B*, *C*, *D*.)

b) Déductions physiologiques.

L'œil composé d'une fourmi, *Cataglyphis bicolor*, par exemple, se résume donc à un faisceau de tubes opaques disposés en rayonnant autour d'un centre et dont les axes seraient remplis d'une substance transparente et d'un photoneurone. L'analogie est donc frappante, pour chaque ommatidie, avec un puits profond, mais tandis que celui-ci n'est dirigé que vers le zénith, chaque élément de l'œil composé est mobile et peut se braquer vers un secteur différent du ciel. Puis, tandis que la disposition du pigment autour des cônes et des rétinules s'oppose à la pénétration des rayons lumineux obliques, ou transversaux, par une fonction vitale, active et excessivement efficace, les parois du puits ne le font que passivement et faiblement. Ainsi, seuls les rayons directs, parallèles à l'axe de l'élément optique peuvent en atteindre le fond et impressionner isolément les cellules visuelles. Autrement dit, tous les autres rayons de la lumière diffuse sont absorbés ou annulés par l'activité pigmentaire alors que les rayons stellaires traversant l'atmosphère arrivent épurés aux éléments récepteurs.

On le voit, l'importance du pigment est considérable pour la vision diurne. La nuit, ou à l'obscurité, au contraire, il entre en repos n'ayant pas de lumière diffuse à détruire ; et la vision stellaire peut se faire à peu près sans son concours. Cela ressort aussi clairement du fait de son absence ou de sa pauvreté dans l'œil des insectes nocturnes¹ comme l'ont montré MM. Bugnion et

¹ Chez les insectes nocturnes la fonction pigmentaire est remplacée par la réflexion des rayons lumineux superflus. Réflexion qui se fait soit sur les pinceaux trachéens

Popoff (1914). Cette importance est encore indiquée ontologiquement par sa précoce apparition chez l'insecte. Avant tout autre pigment tégumentaire, le pigment des yeux se développe chez la nymphe où il n'a encore aucune utilité et son activité y est déjà possible comme je l'ai pu constater sur des yeux de nymphes de *Cataglyphis albicans* fixées à la lumière et à l'obscurité. Les cellules pigmentaires y subissent les mêmes modifications que chez l'adulte. Enfin, le pigment accompagne l'œil le plus rudimentaire.

D'autre part, l'appareil dioptrique, cornéule et cône, ne transmet pas une image distincte de son secteur respectif, mais une totalisation de ses différentes lumières concentrées sous forme de point et donnant une irritation uniforme pour chaque élément. L'ensemble de ces points dessine, au fond de la rétine, une image en mosaïque (John Muller, Exner, etc.), d'autant plus distincte et détaillée que les ommatidies sont plus abondantes, tandis que leur longueur serait en rapport avec la perception qualitative de la lumière. Toutefois, cela ne signifie pas absolument que l'insecte voie en mosaïque comme un tableau cubiste vu à proximité, car il peut fort bien faire une abstraction psychique des limites brusques des couleurs qui ne correspondent pas à la réalité, comme nous le faisons du reste avec notre tâche aveugle rétinienne.

La construction de l'œil de la fourmi est donc bien appropriée à la vision stellaire diurne et son anatomie nous explique clairement les résultats expérimentaux faits sur l'insecte en pleine nature. Sans doute, la lumière directe du soleil, étant infiniment plus puissante que celle des étoiles, influence plus fortement les cellules visuelles et de là le cerveau. Mais cette action est limitée à une ou deux ommatidies, les autres en sont suffisamment isolées pour s'irriter individuellement aux rayons stellaires provenant des autres points du ciel et être utilisés seuls quand le soleil est brusquement caché.

Cette conformation diffère fondamentalement de l'œil humain

soit sur une cupule très brillante, (qui manquent chez les insectes diurnes) et faisant l'office d'un miroir. J'en puis donner pour preuve l'expérience suivante encore inédite (Obs. 22.) Une noctuelle est tenue entre les doigts de façon à ce qu'un œil soit dirigé vers le visage de l'observateur qui doit être éclairé par une lampe placée en face de lui. L'insecte est dans l'ombre d'un écran et ses yeux sont alors fortement lumineux. Si, dans ces conditions, on interpose un écran sombre entre la lampe et la figure, on voit en même temps que celle-ci s'obscurcit s'éteindre la luminosité de l'œil composé. On obtient le même résultat quand, en se tournant, on fait entrer son visage dans l'ombre. Si, au lieu d'être placé près du foyer, l'écran est tenu près du visage et est blanc, on voit au contraire, la luminosité s'éclaircir. C'est donc la lumière premièrement réfléchie par le visage, ou l'écran, qui l'est à son tour par l'œil de l'insecte. Il en sera de même d'une lumière émanant directement de sa source. Nous avons donc là un phénomène physique et non physiologique tel que phosphorescence, etc. Étant passif, il est plus économique au point de vue vital que l'absorption de la lumière par le pigment. Enfin, si ce reflet disparaît après la mort, la cause en doit être cherchée dans le virage opaque des milieux transparents.

en ce sens que, chez celui-ci, le pigment étant placé derrière les éléments récepteurs, la lumière les traverse avant d'atteindre la choroïde absorbante. Il en résulte que toute ou une grande partie de la lumière diffuse ou oblique qui passe au travers du cristallin ou de la sclérotique n'étant pas arrêtée avant d'avoir atteint la rétine, celle-ci est désavantageusement irritée. Les cellules visuelles sont influencées d'arrière en avant tandis qu'elles le sont en sens contraire chez l'insecte. L'on comprend donc comment la vision stellaire diurne nous est à peu près impossible sans le concours de circonstances externes telles que faible lumière diffuse, atmosphère plus pure et moins épaisse des sommets, ou absorption plus ou moins complète de la lumière par les parois d'un puits. Mais, d'un autre côté, nous avons, grâce à cet éblouissement, la vision de ce beau voile bleu sur nos têtes et la ressource compensatrice du firmament nocturne. Quant aux fourmis, n'étant pas éblouies par l'atmosphère du jour, le ciel doit leur être aussi sombre que nous le voyons au fond des puits profonds, mais illuminés par les astres.

Il y a encore une autre conclusion à tirer de la différence visuelle des fourmis et de la nôtre. Ainsi que J. Lubbock, Forel et H. Dufour l'ont montré, ces petits êtres perçoivent très bien les rayons ultra-violets et même y sont beaucoup plus sensibles qu'à ceux voisinant le rouge. Or, ces rayons ultra-violets, nous ne les voyons qu'exceptionnellement, par exemple après l'opération de la cataracte, car le cristallin les absorbe (L. Soret et Forel). Or, les étoiles sont loin d'émettre toutes des rayons de même longueur ; il y en a de couleurs diverses et, par conséquent, de celles qui émettent plus ou moins de rayons ultra-violets que d'autres. En conséquence, des astres qui peuvent nous paraître brillants et de première grandeur, le seraient moins aux fourmis, si leurs radiations sont pauvres de ces rayons obscurs pour nous. Au contraire, des étoiles de petites grandeurs peuvent leur être plus visibles s'il s'en émane beaucoup.

La prudence s'impose donc, quand on compare notre firmament avec celui que voient les fourmis. Il peut leur être d'une répartition lumineuse autre que pour nous. Il paraîtrait que les astres leur sont aussi infiniment plus lumineux.

L'acuité visuelle est extrêmement renforcée par l'obscurité, donc, chez l'insecte, par le manchon isolant de pigment comme aussi par la conformation de la partie dioptrique. Tigerstedt¹ montre que la susceptibilité de la rétine à la lumière, dans une

¹ Lehrbuch der Psychologie, II, p. 240, 1905, 3^e édition.

chambre noire, peut aller jusqu'à 1400 - 8000 fois sa puissance normale. On comprend quelle importance cela représente pour la vision sidérale diurne. Et si nous y ajoutons l'apport psychique de l'attention qui renforce la perception des objets sur lesquels elle se porte, l'orientation sidérale des fourmis n'apparaît plus comme un paradoxe, mais comme un fait normal de physiologie.

La vision sidérale établie, il est facile de comprendre le processus d'orientation dont elle est la base. Grâce à leur position sur les côtés et le dessus de la tête, les yeux composés embrassent une vaste partie du ciel, lequel se divise en autant de secteurs qu'il y a d'ommatidies. Or, ces divers secteurs, selon qu'ils sont plus ou moins riches en sources lumineuses, impressionnent plus ou moins les rétinules qu'ils peuvent atteindre, c'est-à-dire dont l'axe est placé dans le trajet de leurs rayons. L'œil composé devient une boussole dont chaque composant représente une aiguille dirigée vers son propre pôle lumineux que différencie une intensité spéciale d'irritation. Comme ce pôle est pratiquement à l'infini, l'insecte n'a qu'à se placer de façon à ce qu'il irrite toujours la même ommatidie pour maintenir indéfiniment une direction rectiligne, ou pour corriger les écarts et détours qu'il peut être obligé d'exécuter à chaque instant en cours de route. Quand la fourmi quitte son nid, il s'établit des rapports fixes entre la ou les sources lumineuses et les facettes, entre celles-ci et la position du corps et la situation du nid. Ces rapports sont gardés tout le long du voyage de façon à ce qu'à tout instant, l'insecte a la notion de la situation relative de sa demeure. Le retour s'exécute en renversant ces rapports, indépendamment de tout autre repère, et se fait également en trajet direct vers le nid.

On ne peut trouver une plus juste comparaison à cette orientation sidérale que celle pratiquée par les marins quand ils se servent de l'étoile polaire ou du pôle magnétique. Ici aussi, un rapport est établi entre l'axe du navire dirigé vers le but et le repère. Ce rapport est représenté sur le plan par un angle, « l'angle de route » que le pilote s'efforce de conserver pour atteindre le port visé.

N'est-il pas suggestif de constater que ce procédé d'orientation qui a permis à l'homme de découvrir des continents était utilisé par les fourmis avec leur œil-boussole bien avant la naissance de l'humanité.

V. QUELQUES CONSÉQUENCES

La plus importante conséquence de l'orientation sidérale est, pour l'insecte, de le libérer des autres orientations téléstésiques, comme celles-ci l'ont libéré de l'orientation topoesthésique. Là où de grands repères sont abondants, il est probable que les fourmis s'en servent ordinairement pour s'éloigner suffisamment du nid, mais souvent même dans ces cas, elles recourent simultanément à l'orientation sidérale. La chose est encore beaucoup plus évidente dans les régions planes, désertiques, où les repères géoramiques sont bas, nombreux ou non, et dont l'utilisation pour de lointains parcours, comme le font par exemple les *Cataglyphis*, demande un travail mnémique considérable pour l'insecte et que simplifie avantageusement un repérage unique et lointain sur le ciel.

C'est peut-être parce que j'habite un pays où ces conditions sont fréquentes que j'ai été favorisé pour la découverte de l'orientation sidérale.

Cette orientation a, de son côté, facilité le développement de l'instinct de nidification en permettant à l'insecte de retrouver rapidement son nid après une absence lointaine. L'orientation virtuelle est une des principales conséquences de l'orientation sidérale. Si, pendant que l'insecte marche selon cette dernière, il subit un déplacement ou transport passif, inaperçu, l'orientation reste conservée dans son rapport avec la source d'irritation et se perd avec l'emplacement réel du nid. Le trajet, alors suivi, reste parallèle au précédent. De là, l'importance de cette orientation virtuelle comme critère de repères visuels lointains dans les recherches expérimentales¹.

Ainsi s'explique beaucoup de ces trajets faits en plein jour, le soleil toujours ou momentanément caché, qui ont servi de prétexte pour soutenir cette mystérieuse orientation, qu'on peut appeler contre nature, parce qu'elle n'utiliseraient aucun repère, qu'elle serait une réaction sans irritants, un effet sans cause ou sans moyens.

Si l'orientation sidérale n'appartient pas à toutes les fourmis, on ne saurait, sans autre, la limiter à ces insectes. La plupart des

¹ Je ne connais qu'un seul cas d'orientation virtuelle produit spontanément dans la nature. Des *Polyergus rufescens* observés par Forel (1874), étaient entrées par un orifice dans un nid de *Formica fusca* pour le piller et en sortirent par un autre. Le déplacement latéral sous terre passa inaperçu, en sorte que le retour se fit d'abord en orientation virtuelle, du reste vite corrigée.

hyménoptères nidificateurs rentrent au nid en ligne directe de distances souvent considérables. Cela dans des conditions où l'orientation géoramique peut être exclue et où la vision astrale peut être seule intéressée.

Bien que beaucoup de recherches aient été faites sur l'orientation de ces insectes, aucune n'a été dirigée dans ce sens. Je pense qu'il y a de fructueuses moissons à les entreprendre.

Expérimentant sur une *Scolia flavifrons* j'ai pu constater qu'elle maintenait son orientation sur le carton tournant comme l'aurait fait une fourmi. J'ai obtenu le même résultat sur un puceron adulte, oculé, mais d'espèce indéterminée, qui était tombé, par hasard, ces jours-ci, sur mon cahier. Bien que cela indique une orientation autant géoramique que sidérale, ces deux observations montrent du moins que ces insectes s'orientent sur une même base mécanique que les fourmis oculées.

L'adaptation de l'œil composé à l'orientation sidérale la fait hypermétrope. La distance dioptrique conséquente est une inaptitude à la vision proximale. Là où celle-ci est restée nécessaire, les ocelles en font la fonction, comme nous l'avons vu à propos de l'orientation ocellaire.

D'ailleurs les yeux composés sont loin d'être construits uniformément. Outre la disparition plus ou moins complète du pigment chez les insectes nocturnes, il y a toute une différenciation dans la disposition des éléments dioptriques. Tandis que les hyménoptères, lépidoptères, — certains orthoptères et coléoptères, — ont des yeux en cônes, pourvus de cônes cristallins, d'autres groupes en sont dépourvus ou remplacés par des cellules transparentes autrement conformées (yeux à cônes et pseudo-cônes). Il y a certainement une relation de cause à effet entre ces divers états histologiques et la vision. Cela nécessite encore beaucoup d'études mais fait voir, dès à présent, que les orientations sidérale et géoramique peuvent se remplacer réciproquement suivant les groupements entomologiques.

L'orientation sidérale paraît être également la cause du développement relativement grand des yeux des fourmis désertiques. Le sable, continuellement remué par les vents est en effet un mauvais récepteur de traces topochimiques. Les fourmis de cet habitat sont donc obligées de recourir davantage à la vue, et, comme les repères géoramiques sont en général rares ou trop petits au désert, l'orientation sidérale prend la prépondérance, entraînant la formation d'un plus grand nombre de facettes.

L'orientation sidérale pourrait bien être encore un facteur ignoré de phototropisme. Du moins dans certains cas. Les insectes que la lumière attire ne seraient-ils pas tout simplement dupes d'une confusion ¹ entre l'astre et la lumière artificielle ? Cette dernière n'est pas un phénomène courant dans la nature, l'instinct n'y est pas adapté et un feu ressemble fort de loin à une étoile. Suivant qu'à son apparition, cette lumière irrite les ommatidies antérieures, latérales ou postérieures, l'insecte se dirigera vers lui, le contournera ou s'en éloignera. Dans le premier cas, ce feu grandissant à mesure qu'il approche l'hypnotise, l'éblouit et finit souvent par le brûler. Dans le deuxième cas, suivant les facettes intéressées, l'insecte dessinera un cercle, une spirale concentrique ou une spirale excentrique. Elle sera d'autant plus excentrique que les ommatidies irritées seront plus postérieures et concentriques qu'elles seront antérieures. Enfin, il arrive souvent que l'insecte s'aperçoit de sa méprise et corrige son orientation. Il est possible d'observer ces divers trajets les nuits sans lunes.

Ainsi, l'orientation sidérale se présente comme la cause de plusieurs phénomènes entomologiques encore inexplicés. Peut-être aussi, pourra-t-elle être mise à profit dans le domaine technique. Car, ne se fera-t-il pas qu'un jour, en s'inspirant de l'œil des insectes, le physicien réalise un dispositif permettant à l'homme la vision stellaire diurne ? Il y aurait là, pour l'astronomie, un avantage appréciable.

Enfin, pour clore ce chapitre, plaçons après les conséquences physiques et utilitaires, quelques considérations philosophiques. Laissons-nous un peu distraire par la poésie des choses. L'orientation sidérale n'est-elle pas un magnifique exemple de leur solidarité universelle ? Voir une minuscule fourmi prendre pour guide une étoile, c'est constater l'union du présent avec le passé, du proche et du lointain, de la petitesse à la grandeur.

*Toi, petite fourmi, tu fais lever lever mes yeux
Vers ces mondes géants qui roulent dans les cieux*

¹ Comme exemple de confusion de lumière, par l'insecte, je citerai ici, une observation que je fis dans les forêts vierges de Colombie en compagnie de MM. les professeurs E. Bugnion et A. Forel en 1896. (Obs. 23.) Pendant le court crépuscule tropical, les *cucujo* (coléoptères élatérides) brillent d'un feu éclatant, bleuâtre, beaucoup plus intense que celui des vers luisants. C'est ainsi qu'ils se recherchent dans leur rapide poursuite nuptiale.

Quand alors nous prenions un brandon du foyer et que nous l'agitions vivement en marchant entre les arbres, on voyait les cucujos, attirés par ce feu mouvant, se diriger vers nous et se laisser capturer. Leur méprise reconnue, ils éteignaient subitement leur lumière comme ils le font du reste après le crépuscule.

*Car je crois qu'en plein jour, à travers le bleu voile,
Tu sais prendre pour guide une lointaine étoile,
Tu as, comme autrefois le mage et le berger,
Ta boussole céleste quand tu dois voyager.
Oui, le ciel te conduit, diligente ouvrière,
Unie à l'astre d'or par un fil de lumière !
Et malgré cette gloire, au travail, ton ami,
Modestement tu vas, toi, petite fourmi !*

Poggiolo, septembre 1922.

BIBLIOGRAPHIE

Ne sont mentionnées ici que les publications citées dans le présent mémoire et celles qui ont paru depuis 1914 et n'ont pas été indiquées dans le grand travail de mon confrère le Dr R. Brun, à Zurich : « Die Raumorientierung », auquel je renvoie le lecteur désireux de bien connaître la question. J'ai également donné une liste bibliographique dans « Comment s'orientent les fourmis ». Pour qui veut connaître l'opinion de Cornetz, je pense qu'il y a avantage de lire son petit livre : « Les explorations et les voyages des Fourmis », qui est un résumé de ses idées autrement disséminées dans de nombreuses publications. — « The homing of Ants », de Turner, est aussi très recommandé.

- Brun, R.*, 1914. — Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungproblem im Allgemeinen. — Gustav Fischer, Jena.
- » 1915. — Das Orientierungsproblem im Allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen. — Biel. Centralbl. 35, p. 190.
- » 1916. — Le Problème de l'orientation lointaine chez les Fourmis. Rev. Suisse de Zool., V. 24, p. 355 à 388.
- » 1916. — Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen. — Biolog. Centralbl., Bd. XXXVI, p. 261 à 303.
- » 1916. — Die räumliche Orientierung der Ameisen. — Naturwissenschaft. Umchau Nr. 1.
- » 1917. — Die moderne Ameisenpsychologie, ein anthropomorphistischer Irrtum ? — Biolog. Zentralblatt. Band 37, p. 357-372.
- » 1918. — Ergebnisse neuerer Versuche über das Orientierungsvermögen der Ameisen. — Die Naturwissenschaft. Heft 43, p. 617-625.
- » 1920. — Die psychischen Fähigkeiten der Insekten. — Mitteil. der Entom. Zürich u. Umgeb. Heft 5, p. 293-322.
- » 1922. — Psychologische Forschungen an Ameisen. — Handbuch d. biologischen Arbeitsmethoden. Wien, p. 179-232.
- Bugnion, Ed., et Popoff, N.*, 1913. — Les yeux des insectes nocturnes. Comptes rendus de l'association des anatomistes. — Lausanne, p. 242-264.
- » 1914. — Les yeux des insectes nocturnes (Mémoire détaillé). Archives d'Anatomie microscopique. — Paris. T. XVI. F. II, p. 261-304.
- Buddenbrock, V.*, 1917. — Die Lichtkompassbewegungen bei den Insekten insbesondere den Schmetterlingsraupen. Sitzungsber. d. Heidelberg Akad.
- Cornetz, V.*, 1913. — Les explorations et les voyages des fourmis. — Paris. Flammarion.
- » 1914. — Observations nocturnes de trajets de Fourmis. — Rev. suisse de Zool., vol. 22, p. 583-595.
- » 1914. — Fourmis dans l'obscurité. — Archives de Psych., XIV, p. 342.

- Cornetz, V.*, 1914. — Utilité de l'observation des insectes. — *Mercure de France*, p. 705-718.
- » 1914. — Pour empêcher les fourmis de revenir vers un lieu précédemment visité par elles. — *La Nature*, février № 2127.
- Desey, A.* — Observations sur le retour au nid des hyménoptères. — *Bull. Soc. Ent. Belgique*, T. IV, 1922, p. 93 et 94.
- Emery, C.*, 1895. — Histoire d'une société expérimentale de *Polyergus rufescens*. — *Rev. Suisse de Zool.* Vol. 13, p. 396.
- Exner*, 1875. — Ueber das Sehen von Bewegungen und Theorie des zusammengesetzten Auges. — *Sitz. Wien. Akad. Wiss.* III.
- Escherich*, 1917. — Die Ameise. 2^e édit., Braunschweig.
- Fielde, A.*, 1904. — The reaction of Ants to Material Vibrations. — *Proc. Acad. Nat. Soc. Philadelphia*.
- Forel, A.* 1874. — Les fourmis de la Suisse. — Genève, et 2^e édit., La Chaux-de-Fonds. 1920.
- » 1900. — Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes. — *Como. Riv. di Sc. Biolog.* Vol. II et III. 1900-1901.
- » 1922. — Le monde social des Fourmis. T. II. — Kundig, Genève.
- Lubbock, J.*, 1881. — *Ants, Bees and Wasps*. — London.
- » 1891. — Les sens et l'instinct chez les animaux. — *Biblioth. Scient. internation.*, Paris.
- Piéron, H.*, 1904. — Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des fourmis. — *Bull. Inst. Gen. Psych.* Paris. Vol. IV, p. 168-187.
- Santschi, F.*, 1909. — Sur un moyen très simple d'entendre les sons de très petits insectes. — *Bull. Soc. Ent. France*, p. 310.
- » 1911. — Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les Fourmis. — *Rev. Suisse de Zool.* Vol. XIII, p. 303-338.
- » 1913. — Comment s'orientent les Fourmis. — *Rev. Suisse de Zool.*, Vol. XXI, p. 348-425.
- » 1913. — L'œil composé considéré comme organe de l'orientation chez la Fourmi. — *Rev. Zool. Africaine*. T. III, p. 329-341.
- » 1915. — Première série de recherches sur l'orientation céleste des Fourmis. — *Bull. Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord*. Janvier 1915.
- Turner, C.-H.*, 1907. — The Homing of Ants. An experimental study of Ant behavior. — *Journ. of compar. Neurology and Psychology*. Chicago.
- Wheeler, M.-W.*, 1910. — *Ants, their Structure, Development and Behavior*. — New-York.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
I. <i>Classification des diverses possibilités d'orientation chez les fourmis</i>	137
II. <i>Orientation sidérale</i>	142
A. Orientation sur le soleil	145
B. » sur la lune	148
C. » sur les étoiles	149
a) » stellaire nocturne	149
b) » stellaire au crépuscule	151
c) » stellaire diurne	152
1. Expérience de l'écran horizontal	152
2. » de l'écran cylindrique	154
III. <i>Les fourmis peuvent-elles voir les étoiles en plein jour ?</i>	159
IV. <i>Les preuves anatomiques et physiologiques</i>	162
a) Données anatomiques	162
b) Déductions physiologiques	166
V. <i>Quelques conséquences</i>	170
<i>Bibliographie</i>	173