

**Discrimination visuelle de formes, de contours, de nombres
d'éléments et de l'orientation d'un élément
par la fourmi *Myrmica sabuleti* ***

Marie-Claire CAMMAERTS

Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, CP 160/11, Av. F. D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, Belgique (e-mail: mtricot@ulb.ac.be).

Abstract

Visual discrimination of shapes, lines, numbers and orientation of cues by *M. sabuleti* workers. - The present work concerns the visual perception of the workers of the ant *Myrmica sabuleti* MEINERT. These workers distinguish different numbers of an element by assessing globally these numbers (without counting the elements), an ability varying linearly with the ratio between the two distinguished numbers. These ants distinguish shapes as well as lines from one another only if these elements seen with convexity look somewhat different. They also distinguish an element from this element rotated 180°, 90° or 45° if this element, seen with convexity, looks differently after its rotation. These ants appear to be more sensitive to deviations from the horizontal than to deviations from the vertical. Indeed, they perceive a rotation of 30° from the vertical but not such a rotation of 15° while they perceive a rotation of 30° and of 15° from the horizontal, and are no more sensitive to a rotation of 7° 30' from the horizontal. This is confirmed by the fact that they distinguish two linear segments making with the horizontal an angle of 7° 30', one segment in one direction, the other in the other direction.

Keywords: Formicidae, Myrmicinae, operant conditioning, vision.

Résumé

Le présent travail concerne la perception visuelle des ouvrières de la fourmi *Myrmica sabuleti* MEINERT. Il montre que ces fourmis distinguent des nombres

* Contribution presented at the Symposium "Entomology in Belgium" held in Brussels, December 2nd, 2005, to celebrate the 150 years of the Royal Belgian Entomological Society.

différents d'un même élément en appréciant la taille de l'échantillon, une aptitude qui varie linéairement avec le rapport entre les deux nombres à distinguer. Ces fourmis discriminent aussi des formes ainsi que des contours différents pour autant que, vus avec convexité, ces formes ou contours diffèrent. Elles distinguent aussi deux éléments identiques (segment de cercle, arc de circonférence, segment de droite) dont les orientations diffèrent de 180° , 90° ou 45° pour autant que, vus avec convexité, ces deux éléments différemment orientés aient un aspect différent. Les *M. sabuleti* s'avèrent être plus sensibles à une déviation par rapport à l'horizontale qu'à une déviation par rapport à la verticale. En effet, elles perçoivent une rotation de 30° par rapport à la verticale mais non une telle rotation de 15° , alors qu'elles perçoivent une rotation de 30° ainsi que de 15° par rapport à l'horizontale, et ne sont plus sensibles à une rotation de $7^\circ 30'$ par rapport à l'horizontale. De fait, elles distinguent deux segments inclinés à $7^\circ 30'$ par rapport à l'horizontale, l'un dans un sens, l'autre, dans l'autre.

Introduction

Bien que les ouvrières de la fourmi *Myrmica sabuleti* communiquent essentiellement par signaux chimiques, elles utilisent aussi des repères visuels pour accomplir différentes tâches (explorer, rentrer au nid après avoir découvert une nouvelle source de nourriture ou un nouveau site à nicher ...). L'observation d'ouvrières de sociétés maintenues au laboratoire corrobore ce fait. Nous avons donc entrepris une étude de la vision de ces fourmis. Au cours d'un premier travail (CAMMAERTS, 2004a), nous avons montré que les ouvrières de *M. sabuleti* distinguent des éléments de taille différente, ainsi que des éléments inclinés vers l'arrière à des degrés divers (ces fourmis voient donc en perspective une partie de leur environnement). Elles discriminent aussi des éléments qui leur sont présentés à des distances différentes. Elles ont évidemment une distance maximum de vision. Celle-ci vaut 11 fois la largeur de ce qu'elles regardent, ce qui fait que leur angle minimum de vision (déduit par trigonométrie) vaut $5^\circ 12'$. Ces fourmis ont par ailleurs un large champ de vision puisqu'elles voient devant elles, sous elles, latéralement et très bien au-dessus d'elles. Ce premier travail fut réalisé en utilisant le conditionnement classique comme méthode. Ses résultats nous ont incités à poursuivre notre étude de la vision des ouvrières de *M. sabuleti*, mais en utilisant une méthode plus aisée. Nous avons mis au point une méthode de conditionnement opérant (CAMMAERTS, 2004b) avec laquelle nous avons entrepris la présente étude de la vision de nombres différents d'éléments, de formes, de contours et de l'orientation d'un élément par les ouvrières de *M. sabuleti*.

Bon nombre de telles études ont été réalisées sur divers insectes autres que des fourmis (odonates, lépidoptères, coléoptères, diptères, abeilles ... ; WEHNER, 1981), mais avec certaines lacunes. Nous songeons entre autres à l'étude de la discrimination par l'abeille entre des éléments différemment orientés (travaux relatés par WEHNER, 1981). Il s'agit, à notre avis, dans ce cas, d'éléments positionnés et non orientés autrement. L'auteur présenta, en effet, aux abeilles, sous toute une série d'orientations différentes, un disque

fait d'un demi disque noir et d'un demi disque blanc : les demi disques n'étaient pas orientés autrement (par rapport à leur centre) mais bien positionnés autrement sur le disque complet. Quant aux fourmis, leur perception visuelle n'a encore fait l'objet que de peu d'études comparativement à ce qui a été fait sur d'autres insectes, peut-être parce qu'elles ne comptent pas parmi les insectes ayant une vision remarquable (LAND, 1997). Par ailleurs, les espèces de fourmis étudiées ont en général de plus grands yeux et une meilleure vision que celles du genre *Myrmica*, par exemple, *Formica* sp. (VOSS, 1967), *Camponotus* sp. (EHMER & GRONENBERG, 2004), *Cataglyphis* sp. (DUELLI & WEHNER, 1973; WEHNER & RÄBER, 1979; COLLETT *et al.*, 1992; ZOLLIKOFER *et al.*, 1995). Mais une fourmi pourvue de petits yeux est néanmoins apte à mettre à profit sa perception visuelle afin, par exemple, de se déplacer : nous songeons notamment à l'espèce *Leptothorax albipennis* (MCLEMAN *et al.*, 2002). C'est pourquoi nous poursuivons nos recherches sur la perception visuelle de cette *Myrmica* dotée d'yeux relativement petits, et nous présentons ici une synthèse d'une partie de nos travaux.

Méthode

Chaque expérience se déroule sur six sociétés de fourmis *M. sabuleti* démographiquement identiques, comprenant 250 ouvrières, une reine et du couvain. Au total, 30 sociétés sont utilisées. Chacune est maintenue dans un nid artificiel constitué d'un tube en verre placé dans un bac en polyéthylène servant d'aire de récolte (Fig. 1). Pendant les quatre jours qui précèdent une expérience et pendant toute la durée d'une expérience, les sociétés ne sont plus nourries que d'eau sucrée. Une expérience se compose successivement d'un contrôle, d'une phase d'apprentissage (= d'entraînement) de six jours, d'un premier test, d'une phase d'apprentissage de trois jours et d'un second test. Lors des entraînements, deux appareillages pyramidaux (construits en carton blanc comme décrit dans CAMMAERTS, 2004b) sur les faces desquels est dessiné un élément précis, propre à la pyramide, sont placés sur l'aire de récolte de chaque société (Fig. 1). Une récompense sous forme de nourriture carnée (morceaux de blattes) est placée dans la partie supérieure creuse d'une pyramide. Un des deux éléments est donc associé à une récompense : c'est l'élément « correct » que les fourmis doivent apprendre à choisir, ce qu'elles ne feront que si elles distinguent les deux éléments l'un de l'autre. L'emploi d'une nourriture carnée plutôt que d'une nourriture sucrée a fait l'objet d'une étude précédente (CAMMAERTS, 2004b) : la nourriture carnée permet d'obtenir un meilleur conditionnement de la part des fourmis. Au cours des entraînements, les pyramides sont changées de place et la nourriture est renouvelée à plusieurs reprises. Pendant le contrôle et chacun des deux tests, les pyramides sont ôtées des aires de récolte et d'autres identiques mais nouvelles (donc exemptes de phéromones) et dépourvues de nourriture sont placées dans les aires de récolte (ailleurs que là où se trouvaient en dernier lieu les pyramides ôtées). Les ouvrières présentes sur chaque pyramide sont alors

comptées pendant 15 minutes, à la fin de chaque minute. Les nombres moyens d'ouvrières sont calculés pour chaque société, puis pour l'ensemble des six sociétés. Enfin, le pourcentage d'ouvrières ayant donné la réponse correcte (c'est-à-dire le pourcentage d'ouvrières se trouvant sur les pyramides aux éléments identiques à ceux des pyramides garnies de nourriture lors des apprentissages) est déterminé et ce, lors du contrôle et de chacun des deux tests. La moyenne des deux pourcentages « tests » traduit la discrimination par les fourmis entre les deux éléments présentés. Les résultats de chacun des deux tests sont analysés statistiquement à l'aide du test non paramétrique de Wilcoxon ($\alpha = 0,05$; SIEGEL & CASTELLAN, 1988) effectué sur les différences entre les nombres moyens d'ouvrières présentes sur les pyramides « correctes » (celles dont l'élément correspond à la présence de nourriture) et ceux des ouvrières présentes sur les autres pyramides (six différences tests et six différences contrôles correspondantes, ceci deux fois, une fois pour le premier test, une fois pour le second). Une analyse temporelle du choix des fourmis (de son acquisition puis de sa perte) aurait apporté des informations sur la qualité du conditionnement opérant acquis par les fourmis et sur la perte de celui-ci lors de chacun des deux tests, mais n'aurait apporté aucun renseignement supplémentaire sur la discrimination visuelle par les fourmis entre les deux éléments présentés.

En marge du présent travail, deux expériences permettant de tester l'aptitude à généraliser les acquis comportementaux sont réalisées sur deux

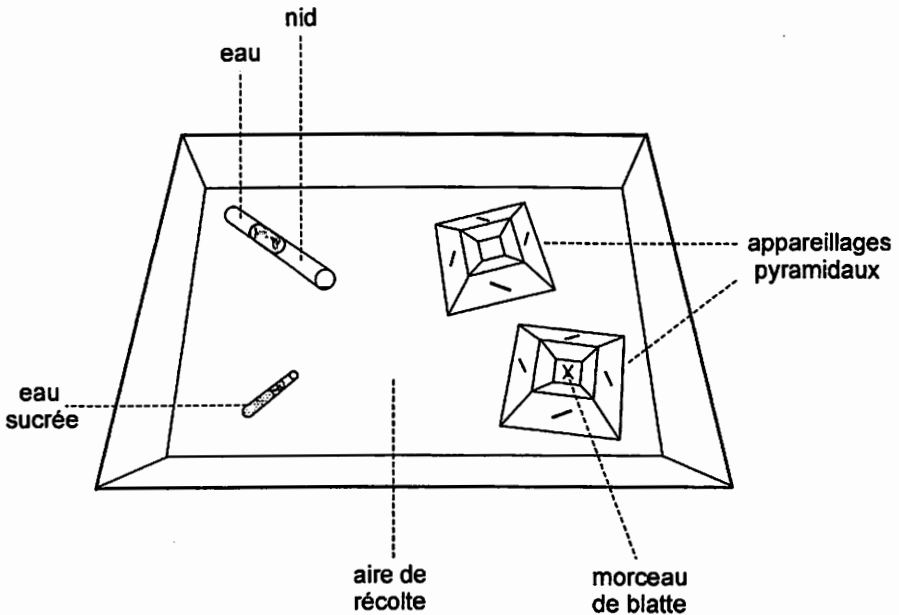


Fig. 1. Dispositif expérimental. La figure représente une société expérimentale, en élevage au laboratoire, lors d'une phase d'entraînement visant à quantifier la discrimination par les fourmis entre deux orientations différentes d'un segment de droite.

séries de six sociétés de *M. sabuleti*. Le protocole expérimental est le même que celui employé pour les autres expériences : successivement un contrôle, six jours d'apprentissage, un premier test, trois jours d'apprentissage, un second test. Au cours de la première expérience, les fourmis ont le choix, lors des entraînements, successivement entre une barre et deux barres verticales, une barre et deux barres horizontales, un grand cercle et deux grands cercles disposés horizontalement, l'élément unique étant chaque fois associé à une récompense. Lors du contrôle et de chacun des deux tests, elles doivent choisir entre un petit cercle et deux petits cercles disposés verticalement, la « réponse correcte » étant évidemment l'élément unique (toujours associé à une récompense lors des entraînements), c'est-à-dire le petit cercle. La seconde expérience est identique à la première à la seule différence près que, chaque fois, deux et trois éléments sont présentés (au lieu d'un et deux), l'élément présenté en deux exemplaires étant associé à une récompense lors des entraînements, et constituant dès lors la réponse correcte lors des tests.

Résultats et conclusions

Perception visuelle du nombre d'éléments

Les fourmis distinguent un élément de deux éléments, ainsi que deux éléments de trois éléments, qu'il s'agisse de cercles noirs (Tab. 1, lignes 1 et 2), de barres verticales présentées horizontalement (Tab. 1, lignes 3 et 4) ou de barres horizontales présentées verticalement (Tab. 1, lignes 5 et 6).

En moyenne, leur discrimination entre un et deux éléments est meilleure (taux = 82%) que celle entre deux et trois éléments (77%), bien que cette différence ne soit pas significative. Leur capacité de discrimination en fonction des nombres d'éléments présentés est étudiée en utilisant des barres verticales comme élément. Les chiffres obtenus (Tab. 1, lignes 3, 4, 7, 8, 9) révèlent une fonction inversement proportionnelle entre la discrimination par les ouvrières (= le taux de discrimination = variable y = 81%, 71%, 66%, 63%) et le rapport (= le quotient) entre les deux nombres d'éléments présentés (= variable x = 0,50 ; 0,66 ; 0,75 ; 0,80 ; 0,83). En effet, en portant en abscisse (variable x) les rapports entre les deux nombres d'éléments présentés et en ordonnée (variable y) les taux de discrimination par les ouvrières, on constate que les points expérimentaux s'alignent quasi parfaitement. Qu'ils se placent effectivement sur une droite (et non sur une courbe), donc qu'il s'agisse bien d'une fonction linéaire inversement proportionnelle (et non d'une autre fonction) est validé par le fait qu'un coefficient angulaire quasi identique peut s'obtenir sur la base des coordonnées de tous les couples possibles de points de cette droite. Autrement dit, les divisions de chaque variation de la variable y par les variations correspondantes de la variable x donnent des quotients similaires. On a, par exemple, :

$$\frac{81\% - 71\%}{0,50 - 0,66} = \frac{71\% - 66\%}{0,66 - 0,75} = \frac{66\% - 63\%}{0,75 - 0,80} = \frac{66\% - 62\%}{0,75 - 0,83} = - 60$$

Sur cette base, on peut estimer la valeur du rapport entre les deux nombres d'éléments présentés lorsque la réponse discriminative des fourmis est de 50%, donc lorsque les fourmis ne distinguent plus les deux nombres.

$$\begin{array}{r} \text{Soit } r \text{ cette valeur} \\ 81\% - 50\% \\ \hline 0,50 - r \end{array} = -60$$

$$\begin{array}{l} \text{équation dont on tire } r : \\ 31\% = -60 (0,50 - r) = -30 + 60r \\ 61\% = 60r \end{array}$$

r vaudrait donc environ 1, ce qui correspondrait à deux nombres identiques d'éléments présentés. Les ouvrières de *M. sabuleti* perçoivent donc jusqu'à de petites différences entre deux nombres différents d'un même élément. Leur perception variant progressivement, et non de manière brutale, avec ces nombres d'éléments, il y a lieu de croire qu'elles évaluent globalement les nombres observés, qu'elles apprécient la taille des échantillons (taille qui varie progressivement), sans compter réellement chaque élément (auquel cas leur perte de discrimination serait brutale). De plus, bien qu'elles voient jusqu'à de très petites différences entre des nombres différents d'éléments (voyez ci-dessus : $r = 1$), leur réponse éthologique n'est plus significative quand ces différences sont minimales. En fait, leur discrimination devient statistiquement

Tableau 1. Perception visuelle de nombres d'éléments par les ouvrières de *Myrmica sabuleti*.

Série testée	Sigles présentés	Quantification du comportement				Moyenne des 2 tests		
		contrôle		1 ^{er} test	2 nd test		P	
A	● ● ●	0,5vs0,8	38%	4,0vs2,5	61% 0.016	4,4vs0,8	84% 0.016	73%
B	● ● ● ● ●	0,7vs1,0	42%	2,0vs0,6	78% 0.031	6,4vs0,7	90% 0.016	84%
C	I II	0,8vs1,2	40%	2,8vs0,7	79% 0.016	3,8vs0,8	82% 0.016	81%
D	II III	1,4vs1,7	46%	5,2vs2,1	72% 0.016	6,8vs3,0	70% 0.016	71%
B	— =	0,3vs1,2	19%	2,2vs0,2	90% 0.016	2,6vs0,2	94% 0.016	92%
A	= ≡	1,3vs2,0	39%	2,6vs0,9	74% 0.016	2,7vs0,9	75% 0.016	75%
E	III IIII	4,6vs4,2	52%	6,0vs3,8	61% 0.06	3,9vs1,6	71% 0.016	66%
E	IIII IIIII	3,8vs4,3	47%	6,1vs3,9	61% 0.016	5,3vs2,9	64% 0.06	63%
F	IIII IIIII	2,3vs2,2	52%	2,7vs1,6	62% NS	2,8vs1,7	62% NS	62%

Chaque expérience se déroule sur six sociétés entraînées à trouver leur nourriture en répondant à un des deux éléments qui leur sont présentés. Cet élément « correct » est celui dessiné en premier lieu à chaque ligne du tableau. La quantification de leur comportement (nombres d'ouvrières répondant correctement vs nombres répondant erronément) et, sur cette base, pourcentage de réponses correctes) permet d'évaluer la discrimination par les fourmis entre les deux éléments présentés. NS = $P > 0.05$.

non significative aux environs de cinq éléments, et ceci se produit lorsqu'on ne compte pas les éléments mais qu'on en apprécie globalement l'effectif (dans le cas de la discrimination visuelle de l'homme, on peut se référer à l'écriture des nombres en chiffres romains).

Généralisation des acquis comportementaux

Lors de la première expérience visant à déceler la capacité des ouvrières de *M. sabuleti* à généraliser leurs acquis comportementaux, les fourmis choisissent l'élément unique (correct) à raison de 41% lors du contrôle, 43% lors du premier test et 48% lors du second test. Lors de la seconde expérience, basée sur le choix entre deux et trois éléments, « deux éléments » ayant été associé à une récompense, les taux de réponses correctes (= choix de deux éléments) atteints par les fourmis sont de 49% lors du contrôle, 46% lors du premier test et 50% lors du second test. Au cours de chacune de ces deux expériences, les fourmis ne choisissent donc pas l'élément en fonction de ce qu'elles auraient pu apprendre. En d'autres termes, elles ne généralisent pas à la situation « test » ce qu'elles acquièrent lors des apprentissages.

Perception visuelle des formes

Les ouvrières de *M. sabuleti* ne discriminent pas un carré d'un cercle, ni un triangle d'un cercle, ni un triangle d'un carré (Tab. 2, lignes 1, 2, 3). Ces fourmis voient devant elles, latéralement, sous et au-dessus d'elles (CAMMAERTS, 2004a), donc tout autour d'elles, excepté une partie de l'espace situé derrière elles. Leur vision serait semblable à celle obtenue en utilisant un objectif photographique grand angle (surnommé « fish-eye », d'aspect bombé, donnant des images déformées, bombées); elles auraient ainsi une vue convexe de leur environnement. Un carré et un triangle leur apparaîtraient donc bombés, convexes, et ressembleraient dès lors à un cercle. Il n'en serait pas de même pour des carrés et des triangles concaves. Effectivement elles discriminent le carré concave du cercle, le triangle concave du cercle et le triangle concave du carré concave (Tab. 2, lignes 4, 5, 6). Il est donc concevable que les ouvrières de *M. sabuleti* voient de manière convexe. Elles ne distingueraient pas les formes qui, vues avec convexité, se ressemblent. L'étude suivante, relative à la perception des contours, aboutit à la même hypothèse, au même raisonnement et à des conclusions similaires.

Perception visuelle des contours

Les ouvrières de *M. sabuleti* ne distinguent pas un rectangle d'une ellipse, ni un losange d'une ellipse (Tab. 2, lignes 7, 8). Lors de nos expériences, néanmoins, elles discriminent le rectangle du losange (Tab. 2, ligne 9) car les deux contours présentés n'ont pas le même périmètre : celui du rectangle est

Tableau 2. Perception visuelle de formes et de contours par les ouvrières de *Myrmica sabuleti*.

Série testée	Sigles Présentés	Quantification du comportement				Moyenne des 2 tests
		contrôle	1 ^{er} test	P	2 nd test	
A	■ ●	2,7vs2,7 50%	3,4vs3,6 48% NS		3,4vs3,3 51% NS	50%
C	▲ ●	1,0vs1,0 50%	1,6vs1,0 62% NS		1,6vs0,9 64% NS	63%
B	■ ▲	2,0vs1,7 54%	2,3vs1,0 55% NS		2,5vs1,5 62% NS	58%
A	✕ ●	3,2vs4,0 44%	7,8vs3,8 67% 0.016		5,3vs1,7 75% 0.016	71%
B	▲ ●	1,4vs1,7 45%	3,2vs1,2 73% 0.016		3,1vs0,9 78% 0.016	76%
C	▲ ✕	1,0vs0,9 52%	1,0vs0,6 75% 0.047		1,7vs0,5 79% 0.031	77%
D	□ ○	1,7vs2,6 40%	1,5vs2,2 41% NS		3,2vs2,7 54% 0.06	48%
E	◇ ○	2,5vs3,3 43%	2,0vs2,3 47% NS		2,8vs1,6 63% NS	55%
F	□ ◇	0,7vs1,3 34%	2,2vs1,4 62% 0.016		2,3vs0,7 77% 0.016	70%
D	▭ ○	2,1vs2,1 50%	3,1vs1,3 71% 0.031		3,1vs1,2 72% 0.031	72%
E	◇ ○	1,8vs1,8 51%	3,3vs1,6 67% 0.031		4,8vs2,2 68% 0.016	68%
F	▭ ◇	1,1vs1,3 45%	3,0vs1,1 74% 0.016		3,8vs1,2 76% 0.016	75%

La légende est identique à celle du Tab.1

supérieur à celui du losange. En utilisant des contours concaves, nous obtenons une nette discrimination à la fois entre le rectangle concave et l'ellipse, le losange concave et l'ellipse, le rectangle concave et le losange concave (Tab. 2, lignes 10, 11, 12). Nous pouvons donc affirmer que les ouvrières de *M. sabuleti* voient les contours et les distinguent pour autant que, vis avec convexité, ils diffèrent, ne fut-ce que par leur dimension, et nous réitérons dès lors notre hypothèse d'une vision convexe chez ces fourmis.

Perception visuelle de l'orientation d'un élément

Les ouvrières de *M. sabuleti* ne perçoivent pas une rotation de 180° d'un segment de cercle mais bien celle d'un arc de circonférence (Tab. 3, lignes 1 à 5). Par ailleurs, elles distinguent une rotation de 90° d'un segment de cercle ainsi que d'un arc de circonférence (Tab. 3, lignes 6 à 11).

Ces ouvrières perçoivent une rotation de 45° d'un segment linéaire, que ce segment soit initialement vertical ou horizontal, et qu'il soit ensuite tourné dans l'un ou l'autre sens (Tab. 3, lignes 12 à 15).

En moyenne, 69% des fourmis distinguent une rotation de 30°, dans un sens ou dans l'autre, d'un segment linéaire vertical (Tab. 4, lignes 1, 2). C'est avec un taux de 81% qu'elles distinguent une rotation de 30°, vers la gauche ou vers la droite, d'un segment linéaire horizontal (Tab. 4, lignes 3, 4). Ces mêmes fourmis ne distinguent plus de manière significative une rotation de

Tableau 3. Perception visuelle d'une rotation de 180°, 90° et 45°, par les ouvrières de *Myrmica sabuleti*.

Série testée	Sigles Présentés	Quantification du comportement					Moyenne des 2 tests
		contrôle	1 ^{er} test	P	2 nd test	P	
A	()	6,4vs7,6 46%	5,5vs5,8 49%	NS	4,6vs6,0 43%	NS	46%
B	— —	1,9vs1,9 50%	2,0vs2,2 47%	NS	2,9vs2,7 53%	NS	50%
C	()	1,1vs1,0 53%	4,2vs1,2 78%	0.016	2,8vs1,2 71%	0.031	75%
A	— —	5,1vs4,8 51%	8,0vs3,8 68%	0.047	8,1vs4,1 66%	0.016	67%
B	— —	2,1vs2,4 46%	5,8vs2,9 67%	0.016	5,5vs2,7 68%	0.016	68%
C	()	1,2vs1,9 37%	2,8vs0,9 75%	0.016	2,6vs0,8 76%	0.016	76%
A	— —	2,0vs2,5 44%	7,7vs3,7 67%	0.016	8,7vs3,8 70%	0.016	69%
B	— —	4,2vs4,5 48%	5,0vs1,9 73%	0.016	5,3vs2,4 69%	0.016	71%
D	()	2,0vs2,2 48%	4,1vs1,7 71%	0.016	4,1vs2,0 67%	0.031	69%
E) —	2,2vs2,4 47%	3,7vs1,9 66%	0.031	4,5vs2,1 68%	0.031	67%
F	— —	2,1vs2,5 45%	2,4vs0,8 75%	0.016	2,3vs0,7 78%	0.016	76%
D	/	2,2vs2,9 43%	3,4vs0,6 85%	0.016	2,6vs0,7 78%	0.031	82%
E	\ —	2,4vs3,1 43%	4,3vs1,6 73%	0.016	3,2vs1,2 72%	0.016	73%
A	\	4,7vs7,4 39%	8,3vs3,9 68%	0.016	10,0vs4,071%	0.016	70%
B	/ —	1,7vs2,4 41%	5,2vs1,3 69%	0.016	8,5vs2,0 81%	0.016	75%

Chaque expérience se déroule sur six sociétés entraînées à répondre à l'une des deux orientations d'un élément qui leur sont présentés. La quantification de leur réponse (nombres d'ouvrières répondant correctement vs nombres répondant erronément, et de là, pourcentage d'ouvrières donnant la bonne réponse) permet d'évaluer leur discrimination entre les deux orientations de l'élément. NS = $P > 0.05$.

15° d'un segment linéaire vertical (taux = 67% vs contrôle : 59%) (Tab. 4, lignes 5, 6). Cependant, elles distinguent encore une rotation de 15° d'un segment linéaire horizontal (taux = 77% vs contrôle : 50%) (Tab. 4, lignes 7, 8). Enfin, elles ne perçoivent plus (statistiquement) une rotation de 7° 30' d'un segment linéaire horizontal, bien que le taux de discrimination soit encore de 63% (Tab. 4, lignes 9, 10). Par contre, elles discriminent significativement avec un taux de 72% deux segments linéaires inclinés à 7° 30' par rapport à l'horizontale, l'un dans un sens, l'autre, dans l'autre sens (Tab. 4, ligne 11). La différence d'orientation entre ces deux segments est en effet de 15°.

En conclusion, les ouvrières de la fourmi *M. sabuleti* distinguent des nombres différents d'un même élément, en évaluant globalement ces nombres, sans compter les éléments. Leur discrimination varie linéairement avec le rapport entre les deux nombres d'éléments présentés. Elles s'avèrent être inaptes à généraliser leurs acquis comportementaux, en tout cas lorsqu'ils concernent leur perception visuelle. Elles voient les formes et les distinguent

Tableau 4. Perception visuelle d'une rotation de 30°, 15° et 7° 30' par les ouvrières de *Myrmica sabuleti*.

Série testée	Sigles Présentés	Quantification du comportement				Moyenne des 2 tests
		contrôle	1 ^{er} test	P	2 nd test	
D	/	1,4vs1,7 46%	2,4vs1,1 69% <0.047		2,7vs1,4 66% 0.016	68%
A	\	4,3vs4,6 48%	11,1vs4,9 69% 0.016		11,2vs4,8 70% 0.016	70%
E	/ —	1,8vs1,6 53%	3,4vs0,9 79% 0.031		4,5vs0,9 83% 0.016	81%
B	\ —	2,1vs2,2 49%	13,0vs2,4 84% 0.016		8,0vs2,5 76% 0.016	80%
D	/	2,6vs1,8 59%	2,1vs0,8 73% 0.219		2,7vs1,3 68% -0.20	71%
A	\	9,1vs6,7 58%	8,3vs5,6 60% 0.219		7,0vs4,0 64% 0.156	62%
F	— —	2,4vs2,7 48%	4,6vs1,1 81% 0.031		3,6vs1,2 75% 0.016	78%
B	\ —	3,1vs2,9 51%	5,1vs1,7 75% 0.016		3,3vs1,1 76% 0.031	76%
D	— —	2,3vs2,3 51%	1,4vs0,6 72% 0.218		1,9vs1,3 60% 0.188	66%
F	— —	2,6vs1,8 59%	2,1vs1,7 55% 0.313		2,1vs1,2 63% 0.438	59%
B	— —	4,2vs5,2 44%	6,7vs2,7 72% 0.016		8,7vs3,3 72% 0.016	72%

La légende de ce tableau est identique à celle du tableau III. Les orientations des segments dessinés en lignes 1 à 4 diffèrent de 30°, en lignes 5 à 8 et 11 de 15°, et en lignes 9 et 10 de 7° 30'.

sauf celles qui, vues avec convexité, se ressemblent. Elles voient les contours et les distinguent pour autant que vus de manière convexe, ils diffèrent, ne fut ce que légèrement. Il est donc vraisemblable qu'elles aient une vue convexe de leur environnement. Le fait qu'elles ne perçoivent pas une rotation de 180° d'un segment de cercle s'explique d'ailleurs par l'aspect très semblable de ce segment avant et après rotation, s'il est vu de manière convexe. Les ouvrières de *M. sabuleti* perçoivent toutes les autres rotations présentées, sauf celles de faible amplitude. Elles sont donc sensibles à l'orientation d'un élément et ne confondent deux orientations différentes d'un même élément que lorsque cet élément, vu de manière convexe, a un aspect très semblable selon ces deux orientations. Ces fourmis sont plus sensibles à une rotation par rapport à l'horizontale qu'à une rotation par rapport à la verticale. La rotation minimale perçue par rapport à la verticale est comprise entre 15° et 30°, et celle par rapport à l'horizontale avoisine les 10°.

Discussion

Avant conditionnement, les fourmis choisissent en général les sigles les plus grands (Tab. 1, contrôles), répondant ainsi au « principe de dimension ».

L'aptitude à généraliser des comportements acquis est un sujet qui prête à discussion comme l'explique WEHNER (1981). Cependant, l'exemple de généralisation par des abeilles mises devant un choix, que développe cet auteur, ne révèle pas, selon nous, cette aptitude. Les abeilles testées sont en effet amenées à choisir, après « généralisation », l'élément le plus grand, ce

qu'elles auraient de toute façon fait naturellement, sans généraliser leur comportement.

Lors d'une étude précédente (CAMMAERTS, 2004c), nous avons montré que les ouvrières de *M. sabuleti* ne distinguent pas un carré d'un triangle. Ce résultat est en accord avec notre présente étude de la discrimination des formes. Par ailleurs, CHURCH *et al.* (2001) ont étudié la discrimination par des mâles et des femelles de *Bombus impatiens* entre des couleurs différentes ainsi qu'entre des patterns différents. Ils obtiennent de meilleurs résultats en utilisant des couleurs différentes. Voilà qui va dans le même sens que nos observations relatives à la discrimination des formes et des contours par *M. sabuleti*. A la suite du présent travail, nous avons évalué le seuil de perception d'une forme, par ces fourmis, sous différentes intensités lumineuses (CAMMAERTS, 2005), nous avons constaté et précisé leur vision des couleurs, compris leur perception de la perspective, mesuré leur seuil chromatique et achromatique de vision, et précisé la morphologie de leurs yeux. Les résultats de ces travaux (en préparation) confirment et expliquent les difficultés des *M. sabuleti* à distinguer certaines formes l'une de l'autre.

Notre travail sur le conditionnement spatial chez *M. sabuleti* (CAMMAERTS, 2004d) révèle une discrimination par ces fourmis entre les éléments | et — (qui diffèrent par une rotation de 90°) ainsi qu'entre les éléments + et x (dont les orientations diffèrent de 45°). Ces deux observations concordent avec celles, réalisées dans le présent travail, de la perception, par les ouvrières de *M. sabuleti*, d'une rotation de 90° ainsi que de 45° d'un élément.

La plus grande sensibilité des *M. sabuleti* à une rotation par rapport à l'horizontale qu'à une rotation par rapport à la verticale est sans doute due à la morphologie de leurs yeux. Ceux-ci ne sont pas sphériques (observation personnelle). Nous ignorons si cela entraîne une vision anisotrope de la part des fourmis.

VOSS (1967) a montré que les *Formica* détectent une rotation de 10° par rapport à la verticale. Nous montrons ici que les *M. sabuleti* sont sensibles à une rotation d'au moins 20° par rapport à la verticale, et de 10° environ par rapport à l'horizontale. Les *Formica* ont de plus grands yeux et une meilleure vision que les *Myrmica*. Il est donc logique qu'elles aient une meilleure discrimination visuelle.

WEHNER étudia l'aptitude des abeilles à différencier des positions différentes d'un demi disque noir et d'un demi disque blanc sur le disque complet (travaux relatés dans WEHNER, 1981). Il montra que ces Hyménoptères discriminent des positions ne différant que de 20° . Bien que, lors des expériences de WEHNER, il ne s'agisse pas d'une rotation sensu stricto d'un élément, on peut néanmoins admettre que nos résultats sur la perception visuelle de l'orientation d'un élément par les ouvrières de *M. sabuleti* sont compatibles avec ceux de WEHNER sur l'abeille.

HORRIDGE (2003a,b) étudia notamment la discrimination par l'abeille entre des sigles différemment orientés. Bien que les techniques utilisées par ce dernier auteur soient plus complexes que les nôtres, ses résultats et les nôtres concordent généralement.

Remerciements

Nous remercions vivement Roger et David CAMMAERTS qui, tous deux à leur manière, nous ont beaucoup aidée à réaliser ce travail. Nous sommes aussi redevable à l'éditeur et au referee anonyme dont les remarques nous permirent d'améliorer la présentation de notre travail.

Références

- CAMMAERTS M.-C., 2004a. - Some characteristics of the visual perception of the ant *Myrmica sabuleti*. *Physiological Entomology*, 29: 472-482.
- CAMMAERTS M.-C., 2004b. - Operant conditioning in the ant *Myrmica sabuleti*. *Behavioural Processes*, 67: 417-425.
- CAMMAERTS M.-C., 2004c. - Classical conditioning, temporal learning and spatial learning in the ant *Myrmica sabuleti*. *Biologia*, 59: 243-256.
- CAMMAERTS M.-C., 2004d. - Visual cue generalisation and spatial conditioning in the ant *Myrmica sabuleti*. *Biologia*, 59: 257-271.
- CAMMAERTS M.-C., 2005. - Sensitivity and adaptation of *Myrmica sabuleti* workers (Hymenoptera : Formicidae) to light. *Myrmecologische Nachrichten*, 7: 77-86.
- CHURCH D., PLOWRIGHT C. & LOYER D., 2001. - Discrimination of color and pattern on artificial flowers by male and female bumble bees, *Bombus impatiens* (Hymenoptera : Apidae). *Great Lakes Entomology*, 34: 85-96.
- COLLETT T.S., DILLMANN E., GIGER A. & WEHNER R., 1992. - Visual landmarks and route following in desert ants. *Journal of Comparative Physiology*, 170: 435-442.
- DUELLI P. & WEHNER R., 1973. - The spectral sensitivity of polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of Comparative Physiology*, 86: 37-53.
- EHMER B. & GRONENBERG W., 2004. - Mushroom body volumes and visual interneurons in ants: comparison between sexes and castes. *Journal of Comparative Neurology*, 469: 198-213.
- HORRIDGE A., 2003a. - Visual resolution of the orientation cue by the honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Insect Physiology*, 49: 1145-1152.
- HORRIDGE A., 2003b. - The effect of complexity on the discrimination of oriented bars by the honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Physiology A*, 189: 703-714.
- LAND M.F., 1997. - Visual acuity in insects. *Annual Review of Entomology*, 42: 147-177.
- MC LEMAN M.A., PRATT S.C. & FRANKS N.R., 2002. - Navigation using visual landmarks by the ant *Leptothorax albipennis*. *Insectes Sociaux*, 49: 203-208.
- SIEGEL S. & CASTELLAN N.J., 1988. - Non parametric Statistics for the Behavioural Sciences. Mc Graw-Hill International Editions, Singapore, 396 pp.
- VOSS C., 1967. - Über das Formennschen der roten Waldameise (*Formica rufa* -Gruppe). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 55: 225-254.
- WEHNER R., 1981. - Spatial Vision in Arthropods. In: Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates. C : Invertebrate Visual Centers and Behavior II, ed : AUTRUM H., Handbook of Sensory Physiology Vol VII/6B. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 663 pp.
- WEHNER R. & RÄBER F., 1979. - Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis fortis* (Hymenoptera, Formicidae). *Experientia*, 35: 1569-1571.
- ZOLLIKOFER C.P.E., WEHNER R. & FUKUSHI., 1995. - Optical scaling in conspecific *Cataglyphis* ants. *Journal of Experimental Biology*, 198: 1637-1646.

Received 04 November 2005; accepted 09 May 2006