

Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *l'Université Paul Sabatier - Toulouse III*
Discipline ou spécialité : *Neurosciences - Ethologie cognitive*

Présentée et soutenue par *David MACQUART*
Le mardi 30 septembre 2008

Titre :

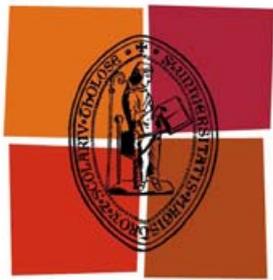
*Cognition spatiale chez la fourmi *Gigantiops destructor*
(Hymenoptera, Formicidae) : étude expérimentale du suivi de route*

JURY

Prof. Martin Giurfa, Président
Prof. Ludovic Dickel, Rapporteur
Prof. Alain Lenoir, Rapporteur
Dr. Stéphane Chameron, Examineur
Dr. Guy Beugnon, Examineur

Ecole doctorale : *CLESCO*

Unité de recherche : *Centre de Recherches sur la Cognition Animale (UMR CNRS 5169)*
Directeur(s) de Thèse : *Dr. Guy BEUGNON*



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *l'Université Paul Sabatier - Toulouse III*
Discipline ou spécialité : *Neurosciences - Ethologie cognitive*

Présentée et soutenue par *David MACQUART*
Le *mardi 30 septembre 2008*

Titre :

*Cognition spatiale chez la fourmi Gigantiops destructor
(Hymenoptera, Formicidae) : étude expérimentale du suivi de route*

JURY

*Prof. Martin Giurfa, Président
Prof. Ludovic Dickel, Rapporteur
Prof. Alain Lenoir, Rapporteur
Dr. Stéphane Chameron, Examineur
Dr. Guy Beugnon, Examineur*

Ecole doctorale : *CLESCO*

Unité de recherche : *Centre de Recherches sur la Cognition Animale (UMR CNRS 5169)*
Directeur(s) de Thèse : *Dr. Guy BEUGNON*

”

Not that the story need be long, but it will take a long while to make it short.

Henry David Thoreau

REMERCIEMENTS *

Commençons, comme il se doit, par remercier Guy Beugnon sans qui, selon la formule consacrée, cette thèse n'aurait pas été possible. Et soulignons la grande liberté dont bénéficient, pour reprendre ses mots, les impétrants travaillant sous sa direction.

J'adresse des remerciements tout particuliers à Martin Giurfa. Son soutien dans les moments difficiles m'a permis de me tirer de plus d'un faux pas, et son investissement personnel a grandement contribué à la réussite de cette thèse.

Point de soutenance possible sans l'avis de rapporteurs : un grand merci, donc, à Alain Lenoir et à Ludovic Dickel, qui ont manifesté un sincère intérêt pour ce travail de recherche, ont accepté de se joindre au jury, et surtout n'ont pas hésité à rédiger leurs rapports en pleine période de repos estival... Je remercie également Stéphane Chameron, dont la compétence en matière de navigation animale a idéalement trouvé sa place au sein du jury.

Gérard Latil a joué un rôle non négligeable dans cette aventure, en effet nul thésard côtoyant des fourmis ne saurait se passer longtemps de ses talents en élevage de troupes myrmécéens et en bricolage de dispositifs expérimentaux en tous genres.

Je remercie sincèrement les personnes qui ont rendu possible mon séjour à Petit Saut en Guyane à la recherche de *Gigantiops destructor*, à savoir Philippe Cerdan, Alain Dejean et Jérôme Orivel.

Les statistiques figurant dans cette thèse ont pu être conduites, en grande partie, grâce à l'aide substantielle d'Eric LeBourg, Vincent Fourcassié, Maud Combe et Christian Jost. Merci à eux pour leurs avis experts et pour leur disponibilité.

J'adresse également des remerciements aux membres du laboratoire dont la constante bonne humeur et les conseils avisés ont été particulièrement précieux, en particulier Monique Gauthier, Michel Lambin, Jean Christophe Sandoz et Jean Paul Lachaud.

Impossible de ne pas mentionner ici les autres aspirants scientifiques qui m'ont témoigné leur amitié tout au long de mon séjour au CRCA, en particulier Sébastien Daly-Schveitzer, Patrice Déglise Jr., Guillaume Barbara, Matthieu Dacher, Vincent Hok, Abel Bernadou, Antoine Wystrach et, ségrégation sexuelle oblige, Nadège Roche

Labarbe, Ludivine de Menten, Julie Benard, Edith Roussel et Aurore Avargues Weber.

Enfin, je ne saurais conclure sans adresser mes remerciements les plus chaleureux à tous les membres de ma famille, pour le soutien inconditionnel et sans faille, sur tous les plans, que j'ai reçu au long de ces années. Je leur dédie cette thèse.



*L'auteur présente, par avance, ses plates excuses à l'encontre des personnalités qui seront en mesure de prouver que leur situation relève *de la totalité* des conditions suivantes :

- (1) participation substantielle à l'avancement de la présente thèse de doctorat ;
- (2) aucune mention des nom et/ou prénom(s) dans la partie "Remerciements" en page 3 ou 4 du présent manuscrit ;
- (3) la condition n°2 est toujours satisfaite après relecture attentive et scrutatrice de la partie "Remerciements" en question.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE :

Représentation spatiale et navigation chez les hyménoptères.....9

1. Cadre théorique..... 12

1.1. Du mentalisme au cognitivisme : bref historique 12

1.2. Cognition spatiale chez l'insecte 13

1.3. La représentation spatiale 13

2. Orientation et navigation..... 14

2.1. Les taxies 14

2.2. L'orientation directe 15

2.3. La navigation 16

3. Suivi de routes idiosyncratiques..... 16

3.1. L'intégration de trajet 17

3.2. Le repérage visuel terrestre 20

3.2.1. Conditions d'utilisation des repères 20

3.2.2. Format de représentation des repères visuels 20

3.2.3. Le modèle du snapshot 21

3.2.4. Le modèle du sketchmap 23

3.3. Dynamique d'apprentissage des routes familières 24

3.4. Stratégie de suivi de route : segmentation du trajet et vecteurs locaux 25

3.5. Interaction entre les repères familiers et le vecteur global d'intégration du trajet 26

3.6. Le cas complexe des barrières 27

4. Problématique et objectifs..... 30

MODÈLE BIOLOGIQUE ET CONDITIONS D'ÉLEVAGE..... 32

1. Présentation du modèle biologique..... 33

1.1. Carte d'identité de *Gigantiops destructor* 33

1.2. Une réputation usurpée	35
1.3. Comportement social	35
1.4. Exocrinologie de l'espèce	35
1.5. Anatomie fonctionnelle et implications pour la navigation	36
1.5.1. <i>Caractéristiques anatomiques du système visuel</i>	36
1.5.2. <i>Implications pour la navigation</i>	38
2. L'élevage.....	40
2.1. Conditions d'élevage	40
2.2. Avantages et inconvénients de l'élevage	41
2.2.1. <i>Composition des nids</i>	41
2.2.2. <i>Température et humidité</i>	41
2.2.3. <i>Parasites et maladies</i>	41
CHAPITRE 1 : APPRENTISSAGE DE RÈGLES DE DÉPLACEMENT SENSORIMOTRICES.....	42
1. Problématique et objectifs.....	43
2. Matériel et méthodes.....	45
2.1. Matériel biologique	45
2.2. Dispositif expérimental	45
2.3. Protocole expérimental	46
2.3.1. <i>Mesure des performances</i>	46
2.3.2. <i>Tâches de répétition</i>	46
2.3.3. <i>Tâches d'alternance simple</i>	47
2.3.4. <i>Tâches d'alternance double</i>	47
2.3.5. <i>Séquences irrégulières</i>	47
2.3.6. <i>Extension des labyrinthes</i>	47
2.3.7. <i>Contrôles</i>	48
3. Résultats.....	49
3.1. Tâches de répétition	49
3.2. Tâches d'alternance	51
3.3. Séquences irrégulières	53
3.4. Contrôles	54
4. Discussion.....	56

CHAPITRE 2 : APPRENTISSAGE D'ASSOCIATIONS VISUOMOTRICES..... 59

1. Problématique et objectifs.....	60
2. Matériel et méthodes.....	62
2.1. Matériel biologique	62
2.2. Dispositif expérimental	62
2.3. Protocole expérimental	64
2.3.1. Mesure des performances	64
2.3.2. Tâche n°1 : conditions de référence	64
2.3.3. Tâche n°2 : entraînement latéralisé et tests	65
2.3.4. Contrôles	66
2.3.5. Tests de modification de la largeur des bandes	67
3. Résultats.....	68
3.1. Tâche n°1 : conditions de référence	68
3.2. Tâche n°2 : entraînement latéralisé et tests	69
3.3. Temps d'exécution des tâches	70
3.4. Contrôles	70
3.5. Cibles de largeur intermédiaire	71
4. Discussion.....	73

CHAPITRE 3 : APPRENTISSAGE DE ROUTES FAMILIÈRES..... 76

1. Problématique et objectifs.....	77
2. Matériel et méthodes.....	78
2.1. Matériel biologique	78
2.2. Dispositif expérimental	78
2.3. Principe de fonctionnement du système de trajectométrie	79
2.4. Méthodologie	81
2.4.1. Déroulement des expériences	81
2.4.2. Expérience 1	81
2.4.3. Expérience 2	83
2.5. Traitement des données	84
3. Résultats.....	86
3.1. Trajets exploratoires	86
3.2. Routes familières	86

3.3. Directions de départ	87
3.4. Utilisation des repères visuels	89
3.4.1. Tests de suppression des repères	89
3.4.2. Tests de rotation des repères	91
3.4.3. Utilisation des premiers repères	91
3.4.4. Utilisation du dernier repère	92
3.4.5. Utilisation des repères intermédiaires	93
4. Discussion.....	95

DISCUSSION GÉNÉRALE : Cognition spatiale et navigation chez *Gigantiops destructor*..... 99

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... 110

ANNEXES..... 128

Annexe 1 : reproduction de la publication **Macquart D., Garnier L., Combe M., & Beugnon G.** (2006). Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *Journal of Comparative Physiology A* **192**, 221-234.

Annexe 2 : reproduction de la publication **Macquart D., Latil L. & Beugnon G.** (2008). Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*. *Animal Behaviour* **75**, 1693-1701.

Annexes électroniques : à l'instar d'un nombre croissant de périodiques scientifiques, la présente thèse est complétée de documents additionnels (fichiers vidéo) disponibles en ligne à l'adresse suivante : <http://web.mac.com/davidmacquart/> (cette adresse est rappelée dans les parties correspondantes du corps de la thèse).

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Représentation spatiale et
navigation chez les hyménoptères



La fourmi du désert saharien *Cataglyphis fortis* (Hymenoptera, Formicidae).
Photo R. Wehner.

Dès la première phrase de son ouvrage intitulé *Animal Navigation* (1989), T. H. WATERMAN rapporte une observation simple : ‘Notre vie quotidienne est faite d’une foule d’animaux et de personnes en mouvement’. WATERMAN rappelle que “la plupart des animaux (les humains y compris) passent beaucoup de temps à se déplacer - nageant, volant, marchant, rampant, creusant, trottant, courant, galopant ou se propulsant d’un endroit à l’autre.” Une telle mobilité animale découle de l’interaction entre un environnement hétérogène et des besoins spécifiques (nourriture, abris) : afin de satisfaire ces besoins, les espèces animales doivent se déplacer. En d’autres termes, l’habitat d’un animal mobile se compose d’un certain nombre de sous-habitats entre lesquels il se trouve en mouvement. Selon les espèces, ces lieux familiers incluent les nids et autres abris (permettant de stocker de la nourriture, d’élever les jeunes, de survivre aux prédateurs et aux agressions climatiques), les sites de fourragement (sources de nourriture ou de matériaux de construction), et les sites d’accouplement. Diverses formes d’apprentissage spatial, facilitant la localisation de ces sous-habitats, ont été mises en évidence chez la plupart des groupes animaux : mollusques, poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères (revues de CAPALDI *et al.*, 1999 ; GOLLEDGE, 1999 ; SHERRY, 1998).

Les arthropodes n’échappent pas à cette règle, beaucoup menant une vie complexe au cours de laquelle ils sont amenés à se déplacer régulièrement entre des lieux-clés de leur environnement (COLLETT & ZEIL, 1998). Pour de nombreux hyménoptères, les déplacements revêtent la forme de trajets stéréotypés entre leur nid et un site alimentaire familier (on emploie l’expression *central place foraging* pour désigner les allers-retours entre un nid unique et plusieurs sites de nourriture situés à la périphérie). Les distances parcourues étant souvent importantes (plusieurs dizaines,

voire centaines de mètres pour les fourmis, souvent plusieurs kilomètres pour les abeilles¹), comment ces insectes parviennent-ils à retrouver leur nid après de telles excursions ? Ou, pour paraphraser HEALY (1998), comment perçoivent-ils et mémorisent-ils leurs mouvements dans l'espace, autrement dit *comment se représentent-ils l'espace* ?

C'est à cette étude de la représentation spatiale chez l'insecte que nous avons voulu contribuer au cours de ce travail de thèse. L'étude d'une stratégie de navigation élaborée, à savoir le suivi de routes familières individuelles chez la fourmi, a été entreprise dans le but de mieux appréhender ces modalités de représentation spatiale. Ce chapitre introductif débute par une présentation du cadre théorique de nos travaux, après quoi nous précisons les principaux mécanismes d'orientation connus chez les fourmis. Enfin, nous ferons le point sur nos connaissances concernant les stratégies de suivi de route chez les fourmis, ce qui fournira les concepts nécessaires pour comprendre les enjeux de notre travail expérimental sur *Gigantiops destructor*.

¹ Lors de la collecte de nectar et de pollen, une abeille de l'espèce *Euplusia surinamensis* peut parcourir plus de 10 kilomètres dans la forêt costaricaine (JANZEN, 1971).

1. Cadre théorique

1.1. Du mentalisme au cognitivisme : bref historique

Comme le rappelle HEALY (1998), notre compréhension de la représentation spatiale chez l'animal s'est considérablement accrue au cours des dernières décennies, grâce aux travaux de nombreux chercheurs portant sur des modèles très variés. Parmi ces modèles, les fourmis ont occupé une place de choix dès le début du XX^{ème} siècle (PIÉRON, 1904 ; SANTCHI, 1911). Comme nous allons le voir, l'approche scientifique du comportement animal a considérablement évolué depuis les études de ces pionniers, et la notion de représentation spatiale ne s'est imposée que relativement tardivement, en particulier chez l'invertébré. Nous nous limiterons à mentionner ici les principales étapes de cette évolution épistémologique.

L'historique retracé par VAUCLAIR (1995) nous indique ainsi que DARWIN (1871) et ROMANES (1882) sont à l'origine de l'approche dite *mentaliste* du comportement animal. Selon ces auteurs, il existe une continuité entre le fonctionnement mental de l'homme et de l'animal, et il est possible d'appréhender le second en procédant par analogie avec le premier (notion d' "inférence subjective").

En réaction à cette approche mentaliste, et dans la lignée de THORNDIKE (1911), WATSON (1919) fonde le *behaviorisme*. Inspirés du célèbre "canon de Morgan" (également dénommé "principe de parcimonie"), les behavioristes se refusent à en référer à des processus supérieurs (analogues à ceux de l'homme) lorsqu'il est possible d'expliquer un comportement de façon plus simple. L'étude du comportement se limite alors à l'établissement des relations directement observables entre une stimulation (S) et une réponse (R) de l'animal ("relation S-R"). Toute activité mentale, en raison de l'impossibilité d'en faire des observations, est considérée comme une "boîte noire" et se voit donc exclue du champ de recherche behavioriste.

La contestation du schéma behavioriste, notamment par TOLMAN dès 1923, permet l'émergence de l'approche *cognitivist*e de l'étude du comportement, qui domine aujourd'hui. La notion-clé de la théorie cognitiviste est celle de représentation, définie par GALLISTEL (1990) comme "*une correspondance fonctionnelle entre des aspects de l'environnement et des processus dans le système nerveux, permettant à l'animal de s'adapter à ces aspects de l'environnement.*" Une représentation implique "*l'action de calculs ou de processus combinatoires et transformationnels, opérant sur le résultat des entrées sensorielles.*" Loin d'associer simplement une réponse motrice à une stimulation, l'animal est donc capable d'effectuer des opérations mentales complexes sur les entrées sensorielles afin de produire une réponse adaptée. Pour reprendre la formulation de LACHMAN *et al.* (1979, in VAUCLAIR, 1995), on considère en psychologie cognitive que l'animal "*recueille des informations, (...) les code et les mémorise, (...) prend des décisions et transforme ses connaissances en actions.*"

1.2. Cognition spatiale chez l'insecte

La présente thèse se veut une contribution à l'étude de la représentation spatiale chez la fourmi *Gigantiops destructor*. CHAMERON (1999), note que la notion de représentation spatiale chez l'insecte "aurait suffi à provoquer l'indignation de nombreux scientifiques au début du siècle"², ce que l'on comprend aisément à la lecture de l'historique ci-dessus. Traduisant ensuite la pensée de BEUGNON (1987), l'auteur note que la notion de représentation chez l'insecte s'est imposée avec difficulté, certaines conceptions anthropocentriques dans la communauté scientifique discréditant les capacités cognitives d'animaux phylogénétiquement très éloignés de l'Homme. Les stratégies de navigation employées par les hyménoptères ne peuvent pourtant s'expliquer sans recourir au concept de représentation, comme nous allons le voir dans les paragraphes suivants.

Ces insectes constituent aujourd'hui des modèles prisés pour l'étude de la cognition animale, notamment en raison de leur richesse comportementale, comme le démontrent MENZEL & GIURFA (2006) à propos de l'abeille *Apis mellifera*. Cette richesse comportementale inclue d'importantes facultés d'apprentissage et de mémorisation, concernant entre autres des indices visuels (repères terrestres avoisinant le nid ou un site de nourriture, repères célestes tels que la position du soleil et la lumière polarisée) et olfactifs permettant d'optimiser le fourragement et de naviguer efficacement dans un environnement complexe. Comme nous allons le voir, les fourmis disposent de stratégies de navigation comparables, ce qui les désigne comme des modèles invertébrés tout aussi adaptés à l'étude de la cognition spatiale.

1.3. La représentation spatiale

L'étude des déplacements animaux fait aujourd'hui appel au concept de représentation spatiale, dans le cadre duquel l'animal établit des relations plus ou moins élaborées entre sa position dans l'espace et la position du ou des lieux vers lesquels il se dirige.

Si l'on considère que ces positions s'inscrivent dans un système de référence polaire (dans lequel tous les points sont définis par une distance à l'origine et une orientation par rapport à un axe de référence), alors on peut distinguer un système de représentation spatiale *égocentré* (ou autocentré) et un système de représentation spatiale *géocentré* (ou allocentré).

Dans le système égocentré, l'origine est centrée sur l'individu et l'axe de référence correspond à l'axe d'orientation de la tête : les relations spatiales sont encodées par rapport à l'animal, ce dernier ne se représente que des relations entre lui-même et des points de son environnement. Les principaux modèles de navigation développés chez l'insecte s'inscrivent dans le cadre de ce système égocentré (*cf.* § 3.2.2 p. 20).

² Cette citation étant extraite d'un mémoire datant de 1999, le siècle en question est bien entendu le XX^{ème} siècle.

Dans le système géocentré, l'origine est centrée non pas sur l'animal mais sur n'importe quel point connu de l'environnement ; l'axe de référence est également indépendant de l'orientation de l'animal. Les relations spatiales sont encodées entre différents points de l'environnement, et l'animal se représente un espace fixe dans lequel il se déplace. C'est entre autres le système de représentation spatiale de l'Homme. L'insecte ne semble pas capable de former des représentations géocentrées, les études supportant cette thèse (par exemple GOULD, 1986, 1990 ; GOULD & GOULD, 1988 ; GOULD & TOWNE, 1989 ; MENZEL *et al.*, 2005) étant particulièrement controversées (voir par exemple CAMPAN & BEUGNON, 1989 ; COLLETT & COLLETT, 2006 ; DYER, 1991 ; WEHNER & MENZEL, 1990 ; WEHNER *et al.*, 2006). L'aptitude des hyménoptères à suivre des routes inédites vers leur but après des déplacements expérimentaux pourrait en effet s'expliquer par l'utilisation de repères distants, dont le rôle a été démontré lors du suivi de routes familières (revue de COLLETT *et al.*, 2007).

2. Orientation et navigation

Il est possible de classer les déplacements animaux en trois catégories, reflétant des niveaux croissants de complexité : les taxis, l'orientation directe et la navigation. Ces trois modes de déplacement peuvent être attribués aux hyménoptères, et nous en exposerons les principes dans cette partie.

2.1. Les taxis

Les taxis constituent les comportements d'orientation et de locomotion les plus élémentaires. Ces comportements sont déclenchés et entretenus par des stimuli externes (lumière, température, gravité, champ magnétique, substance chimique...). Les taxis peuvent conduire un animal à s'approcher (taxie positive) ou à s'éloigner (taxie négative) d'un stimulus (pour une revue détaillée *cf.* CAMPAN, 1997). Deux comportements taxiques sont particulièrement répandus chez les arthropodes grégaires :

Le *thigmotactisme positif* (observé chez les cloportes, araignées sociales, blattes, hyménoptères sociaux...) consiste à rechercher le contact d'un congénère ou d'un support. Chez les fourmis, y compris *G. destructor*, le thigmotactisme peut également se traduire par un comportement locomoteur de suivi des discontinuités (*wall following behaviour* : *cf.* CREED & MILLER, 1990).

Le *suivi de piste* constitue une seconde taxie remarquable intervenant dans l'orientation chez les fourmis et les termites : un individu en quête de nourriture se déplace le long d'une piste odorante préalablement déposée par un ou plusieurs congénères. Il s'agit ici d'une taxie positive vis-à-vis d'une phéromone de piste.



Figure 1. Une ouvrière de *Novomessor sp.* abaissant son abdomen afin de déposer les sécrétions de la glande à poison. La piste chimique ainsi déposée permet le recrutement de congénères (Modifié, d'après WATERMAN, 1989).

Le nombre, l'origine glandulaire et la formule chimique des molécules reconnues comme phéromones de piste sont extrêmement variables selon les espèces (pour une revue détaillée cf. HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Il est important de souligner le fait que les pistes chimiques ne sont pas toujours utilisées comme le moyen exclusif d'orientation, de nombreuses espèces complétant l'information chimique par d'autres indices, notamment des indices visuels terrestres (cf. § 3.2.1 p. 20). Surtout, les pistes ne sont pas employées par toutes les espèces de fourmis : il existe plusieurs types de fourrageant, du groupe de chasse constitué d'individus fourrageant de façon collective en suivant une piste, au fourrageant individuel sans coopération ni communication entre les individus fourrageurs (BECKERS *et al.*, 1989). Cette thèse étant consacrée aux stratégies d'orientation chez une formicine fourrageant individuellement sans recourir aux pistes chimiques, nous ne détaillerons pas davantage ce mode de déplacement. Rappelons simplement, à l'instar d'EDELSTEIN-KESHET *et al.* (1995), que le comportement de suivi de piste n'est pas l'apanage des hyménoptères sociaux, et s'avère au contraire très répandu au sein du règne animal.

2.2. L'orientation directe

L'orientation directe est définie par BRUN (1914) comme "*la capacité d'un organisme à positionner son corps (ou une partie de celui-ci) par rapport à un stimulus ou à établir une relation, de quelque façon que ce soit, entre son déplacement et ce stimulus*". D'après cette définition, une stimulation sensorielle directe est nécessaire pour permettre à l'animal de s'orienter : le déplacement s'effectue vers un but immédiatement perceptible. Toutefois, à la différence d'une taxie positive, l'orientation directe vers un but implique une représentation de ce dernier (mais pas nécessairement une véritable représentation spatiale). Selon CHAMERON (1999), l'orientation directe ne s'applique pas seulement à des déplacements sur de courtes distances, mais également au guidage sur de grandes distances grâce à une balise proche du but, précédant un comportement de recherche du but proprement dit.

2.3. La navigation

La navigation diffère de ce simple concept d'orientation, étant définie comme une stratégie d'orientation permettant à des animaux de se déplacer entre des endroits donnés, *avec lesquels ils ne sont pas en contact sensoriel direct*. Le but n'est donc pas directement perceptible (les animaux recherchent un emplacement connu), et les distances parcourues sont généralement importantes si on les rapporte à la taille des animaux en déplacement.

MENZEL & GIURFA (2006) précisent que, malgré l'existence dans la littérature de plusieurs classifications et dénominations des stratégies de navigation, reflétant différents cadres conceptuels, deux stratégies de base peuvent être distinguées :

- la stratégie de type route (ou suivi de route), associée au concept de “boîte à outils” (*toolbox model*, parfois *toolkit*), qui traduit l'utilisation par les animaux d'une série de routines visuo-motrices, à savoir des déplacements vectoriels (choix d'une direction et d'une distance à parcourir) associés à des repères visuels, et dérivés d'un mécanisme d'intégration du trajet. Cette stratégie est actuellement la plus en vogue pour expliquer les déplacements des fourmis fourrageant en solitaire ; elle fait l'objet du paragraphe suivant.
- la stratégie de type carte (ou cartographie cognitive) qui, rappelons-le, ne semble pas être employée par les insectes (*cf.* § 3.5 p. 26).

3. Suivi de routes idiosyncratiques

Nous avons vu au paragraphe 2 que l'étude des routes idiosyncratiques (ou routes familières individuelles, **Figure 2**) suivies par les hyménoptères fournit l'opportunité de mieux appréhender les modalités de représentation de l'espace chez ces insectes. Le suivi de routes constitue en effet une stratégie de navigation nécessitant des facultés d'apprentissage et de mémorisation complexes. Nous nous intéresserons ici aux processus d'intégration de trajet et de mémorisation de repères visuels permettant aux hyménoptères de suivre ces routes familières ; nous détaillerons nos explications à propos des fourmis et évoquerons plus succinctement le cas des abeilles.

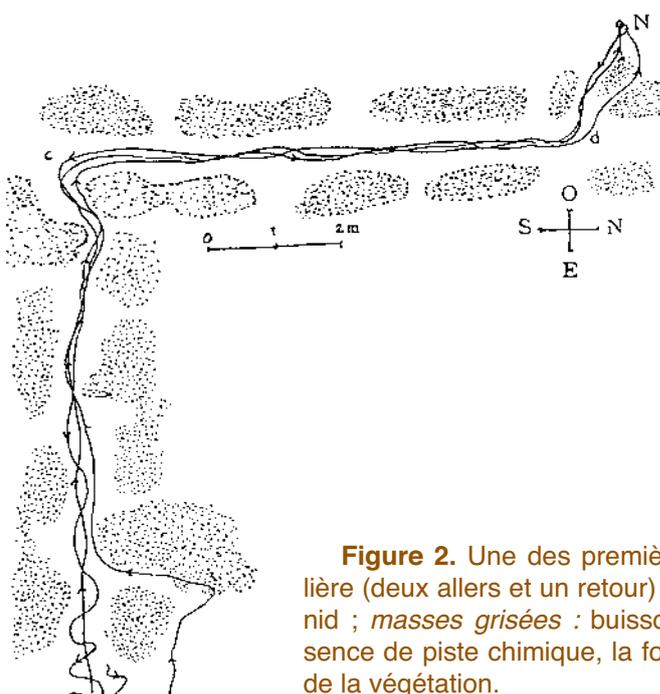


Figure 2. Une des premières représentations d'une route familière (deux allers et un retour) chez la fourmi *Cataglyphis bicolor*. *N* : nid ; *masses grisées* : buissons (d'après SANTCHI, 1913). En l'absence de piste chimique, la fourrageuse semble guidée par l'aspect de la végétation.

3.1. L'intégration de trajet

Certaines fourmis fourrageant en solitaire, comme la fourmi du désert *Cataglyphis fortis*, se déplacent sur de longues distances (plusieurs centaines de mètres) sans utiliser de pistes chimiques. Ces fourmis disposent pour naviguer d'un mécanisme d'intégration de trajet (COLLETT & COLLETT, 2000 ; WEHNER *ET AL.* 2002 ; WEHNER & WEHNER, 1986) : lors d'un déplacement, l'individu estime continuellement la distance parcourue (translation) et la direction prise (rotation) par rapport à son point de départ.

Les directions sont estimées principalement grâce à un compas céleste : les fourmis utilisent la position du soleil (SANTSCHI, 1911) ou les propriétés de la lumière polarisée (SANTCHI, 1923 ; WEHNER & MÜLLER, 2006 ; revues de HOMBERG, 2004 ; MENZEL *et al.*, 1996 ; WEHNER & WEHNER, 1990 ; WEHNER *et al.*, 1996). Dans une moindre mesure, la direction du vent peut également fournir une information de type compas (MÜLLER & WEHNER, 2007). L'utilisation des propriétés du soleil et de la lumière polarisée comme compas céleste est commune à tous les arthropodes (WATERMAN, 1981 ; pour une revue chez l'abeille voir WEHNER & ROSSEL, 1985). En effet, la lumière solaire se propageant dans l'atmosphère subit une polarisation de ses vecteurs électromagnétiques (**Figure 3A**) lors de sa réflexion par les molécules d'O₂ et de N₂. Ce gradient de polarisation de la lumière, fixe et symétrique par rapport au soleil, est capté par une zone spécialisée de l'œil composé, la zone POL (**Figure 3B**, pour une revue *cf.* WEHNER, 1997) : ce groupe de photorécepteurs situé en région dorsale de l'œil stimule des neurones spécialisés du cerveau

(neurones POL) selon un schéma dépendant de l'orientation de l'insecte par rapport au soleil.

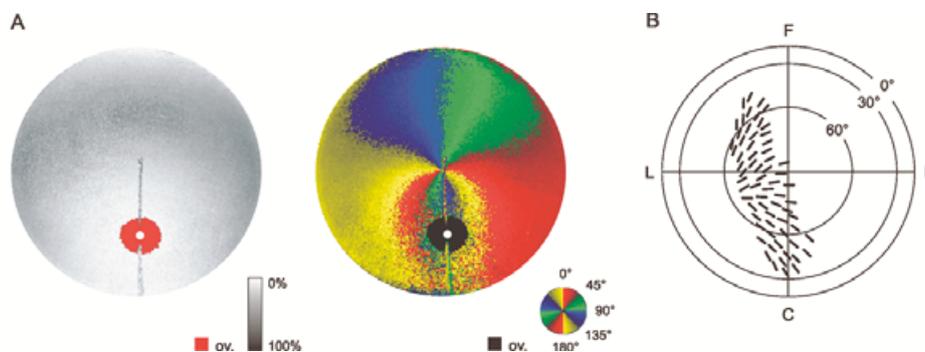
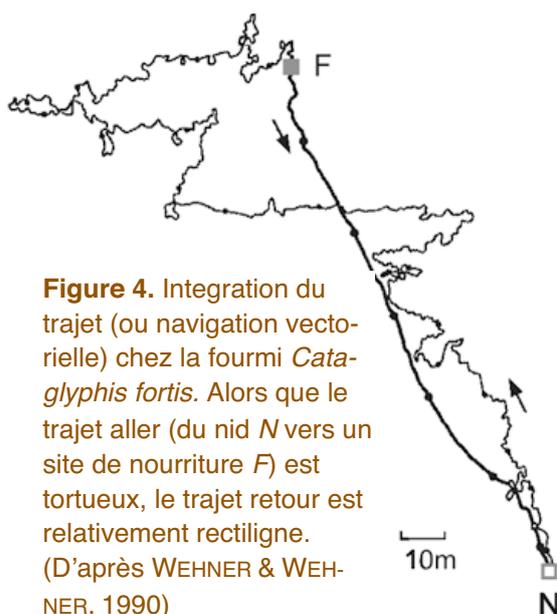


Figure 3. (A) Polarisation de la lumière solaire mesurée le 26 août 1999 à Chott-el-Djerid en Tunisie. Elévation du soleil : 41° . Degré (disque de gauche) et angle (disque de droite) de polarisation de la voûte céleste (180°) enregistrés par polarimétrie dans le bleu (450 nm). (B) Projection zénithale des récepteurs d'ultra-violet de l'oeil droit (situés en région dorsale de l'oeil, ou *POL area*) de *Cataglyphis bicolor*. Ces récepteurs jouent le rôle d'analyseurs de polarisation lumineuse. 0° représente l'horizon ; C, F, L et R représentent, respectivement, l'hémisphère visuel caudal, frontal, gauche et droit. In WEHNER (2003), modifié d'après (A) POMOZI *et al.* (2001) et (B) WEHNER (1982).

Contrairement à l'estimation des directions, l'estimation des distances parcourues varie selon les hyménoptères : les mécanismes odométriques semblent liés au mode de déplacement. Si les abeilles en vol exploitent le flux optique (ESCH & BURNS, 1995 ; 1996 ; SRINIVASAN *et al.*, 1996 ; 1997 ; 2000 ; WEHNER & SRINIVASAN, 2003), c'est à dire la perception d'images en mouvement induite par le déplacement individuel (défilement du paysage), ce type d'indice visuel jouerait un rôle mineur chez les fourmis, qui se déplacent au sol (RONACHER & WEHNER, 1995 ; RONACHER *et al.*, 2000 ; 2006). THIÉLIN-BESCOND & BEUGNON (2005) ont en outre démontré que les fourmis *Cataglyphis cursor* sont capables d'estimer les distances dans l'obscurité, en l'absence d'informations visuelles. Un odomètre indépendant de la vision a été mis en évidence chez d'autres insectes se déplaçant en marchant dans des environnements sombres, telles les blattes (DURIER & RIVAULT, 1999) ou les bourdons au nid (CHITTKA *et al.*, 1999). Dès le début du XX^{ème} siècle, PIÉRON émet l'hypothèse d'un odomètre basé sur une forme de décompte des pas des fourmis, ou podomètre kinesthésique (PIÉRON, 1904 ; 1912). Cette hypothèse, vraisemblable étant donné que la vitesse de déplacement et la longueur des pas sont constantes chez les fourmis du désert (WEHNER & SRINIVASAN, 1981 ; ZOLLIKOFER, 1994), a été démontrée récemment (WITTLINGER *et al.*, 2006 ; 2007 ; revue de RONACHER, 2008) : l'allongement ou le raccourcissement expérimentaux des pattes de fourmis du désert (entraînant une augmentation ou une diminution de la "foulée") sont à l'origine, respectivement, d'une surestimation ou d'une sous-estimation de la distance à parcourir pour rejoindre le nid.

Plusieurs études expérimentales ont également démontré la capacité des fourmis du désert à prendre en compte une troisième dimension spatiale lors de l'es-

timination des distances parcourues. Si ces fourmis empruntent une gouttière bosselée, décrivant une série de montées et de descentes entre leur nid et un site de nourriture, elles ne surestiment pas la distance à parcourir lors du retour au nid *via* une gouttière horizontale. L'estimation des distances est également correcte dans la configuration inverse (aller dans une gouttière horizontale et retour au nid dans une gouttière bosselée (WOHLGEMUTH *et al.*, 2001; 2002). Il semble que les fourmis intègrent leurs trajets dans le plan horizontal, tout en prenant en compte des informations procédurales concernant les extensions de leurs trajets dans le plan vertical (GRAH *et al.*, 2007 ; GRAH & RONACHER, 2008).



Lors de l'intégration du trajet, on considère que les fourmis "mettent à jour un accumulateur" (MITTELSTAEDT, 1983 ; COLLETT *et al.*, 1999), le processus responsable de cette accumulation restant méconnu malgré plusieurs modélisations théoriques (voir par exemple HARTMANN & WEHNER, 1995 ; MAURER & SÉGUINOT, 1995 ; WITTMAN & SCHWEGLER, 1995). Le résultat de cette intégration peut être assimilé à un vecteur pointant vers le nid, dit "vecteur global", permettant à l'animal d'y retourner directement (Figure 4) malgré la sinuosité de la trajectoire de fourrageage (WEHNER & SRINIVASAN 1981 ; MÜLLER & WEHNER, 1988).

Depuis leur nid, les fourmis peuvent également utiliser ce type de vecteur global pour retourner vers un site de nourriture précédemment visité (SCHMIDHEMPEL, 1984 ; COLLETT *et al.*, 1999 ; WOLF & WEHNER, 2000). On parle de "navigation vectorielle" pour désigner cette stratégie d'orientation (allers-retours entre le nid et un ou plusieurs sites de nourriture) fondée sur l'intégration de trajet. Toutefois, plusieurs études (WEHNER & SRINIVASAN, 1981 ; MÜLLER & WEHNER, 1988 ; SOMMER & WEHNER, 2004) insistent sur un défaut de la navigation vectorielle : l'accumulateur accumule également des erreurs, et ce d'autant plus que la distance parcourue est importante (BENHAMOU & SÉGUINOT, 1995 ; BENHAMOU *et al.*, 1990). Sans compter qu'un déplacement passif des fourmis, notamment par une bourrasque de vent, est susceptible de créer un important décalage entre la position réelle des insectes et leur position estimée d'après le vecteur d'intégration. Malgré l'existence de mécanismes de compensation de ces erreurs (recherche systématique du nid *via* un déplacement en spirale autour de sa position supposée : WEHNER & SRINIVASAN, 1981 ; MÜLLER & WEHNER, 1994), il est risqué de ne s'en remettre qu'à la navigation vectorielle, l'accumulation d'erreurs rendant le processus trop imprécis pour localiser un lieu donné (COLLETT & ZEIL, 1998). La navigation vectorielle est donc souvent complétée par une autre stratégie : la reconnaissance de repères visuels terrestres, qui constituent une information géocentrée stable.

3.2. Le repérage visuel terrestre

3.2.1. Conditions d'utilisation des repères

Si les compas des hyménoptères font appel à divers repères visuels célestes (lumière polarisée, position du soleil), ces insectes peuvent également s'appuyer sur des indices visuels terrestres pour naviguer avec précision. En milieu naturel, ces indices visuels sont constitués par des repères saillants de l'environnement, tels des buissons ou des arbres, et de nombreuses espèces de fourmis y ont recours.

Comme nous l'avons mentionné au *paragraphe 2.1* (p. 14), plusieurs espèces complètent les informations chimiques par des informations visuelles : BEUGNON & FOURCASSIÉ (1988) ont démontré que les fourmis *Formica nigricans* privilégient les repères visuels durant la journée, et les pistes chimiques durant la nuit. En mettant en conflit informations chimiques et visuelles, HARRISON *et al.* (1989) ont montré que les fourmis *Paraponera clavata* utilisent les deux types d'indices, mais que les fourrageuses expérimentées préfèrent s'orienter sur la base de repères visuels. Les ouvrières de *Camponotus modoc* utilisent aussi des repères visuels pour palier l'interruption expérimentale d'une piste chimique (DAVID & WOOD, 1980). Enfin, les fourmis des bois *Formica rufa*, bien qu'utilisant des pistes chimiques lors de la mise en place de trajets familiers, mémorisent des repères visuels au cours de leurs allers-retours successifs entre le nid et un site alimentaire (DURIER *et al.*, 2003 ; GRAHAM *et al.*, 2007 ; JUDD & COLLETT, 1998 ; NICHOLSON *et al.*, 1999 ; ROSENGREN, 1971). Dans tous les cas, la vitesse de déplacement augmente substantiellement lorsque le guidage visuel est utilisé préférentiellement (KOHLER & WEHNER, 2005).

Chez certaines espèces n'utilisant pas de pistes, la mémorisation de repères visuels facilite également la navigation le long de routes familières individuelles. C'est le cas chez plusieurs fourmis du désert comme *Cataglyphis fortis* (COLLETT *et al.*, 1992), *Cataglyphis bicolor* (WEHNER & FLATT, 1972 ; WEHNER & RÄBER, 1979) ou *Melophorus bagoti* (KOHLER & WEHNER, 2005 ; NARENDRA *et al.*, 2007b). Cette dernière espèce fourrage au sein de réseaux labyrinthiques de buissons similaires en forme, taille et couleur dans le désert australien, et utilise des repères visuels en complément des informations fournies par son système d'intégration de trajet.

D'autres espèces fourrageant en forêt tropicale sont capables de s'orienter en utilisant des informations visuelles en provenance de la canopée. C'est le cas de *Pachycondyla tarsatus* (HÖLLDOBLER, 1980) et d'*Odontomachus bauri* (OLIVEIRA & HÖLLDOBLER, 1989). Bien que les branches des arbres constituent, au sens strict, des repères visuels terrestres, leur localisation dans le champ visuel dorsal des fourmis implique plutôt une utilisation sous forme de compas (les fourmis ne se dirigent pas vers ces repères mais utilisent l'orientation générale du panorama visuel afin de déterminer une direction de déplacement).

3.2.2. Format de représentation des repères visuels

Nous avons évoqué la capacité des insectes à former des représentations spatiales, de façon égocentrée dans le cadre de leurs déplacements, c'est-à-dire à repré-

senter des relations spatiales entre eux et différents éléments de l'environnement. Comme nous venons de le voir, ces différents éléments environnementaux sont souvent des repères visuels, et l'élaboration des représentations spatiales passe donc par la représentation de ces repères visuels, assimilable à la formation d'images mentales. Deux grands formats de représentation visuelle ont été proposés chez l'insecte, supposant un encodage des informations visuelles différent : le format paramétrique et le format imagé, ou iconique.

De nombreuses études, menées principalement chez l'abeille, indiquent qu'une forme peut être reconnue grâce à l'utilisation d'un ou plusieurs paramètres visuels, tels que sa fréquence spatiale (rapport du périmètre sur la surface ; voir par exemple FREE, 1970), son orientation générale (revues de SRINIVASAN, 1994 ; SRINIVASAN *et al.*, 1994), la présence de symétrie, la couleur, la géométrie (pour ces trois derniers paramètres, voir la revue de HORRIDGE, 1999).

Le format imagé suppose quant à lui une représentation des objets de l'environnement sous la forme d'images en couleurs (CHENG *et al.*, 1986) mais dont la résolution ($3,5^\circ$) serait moindre que celle de l'image rétinienne perçue en temps réel (1° à $1,5^\circ$) (GOULD, 1988), correspondant donc à une image transformée de la réalité perçue, tout en autorisant des performances complexes d'orientation spatiale (BEUGNON & LACHAUD, 1992). Ce format imagé de représentation visuelle est à la base de deux modèles de représentation spatiale chez l'insecte, les modèles dits du *snapshots* et du *sketchmap* (cf. §§ 3.2.3 et 3.2.4 ci-dessous).

Comme le rappelle CHAMERON (1999), la communauté scientifique a longtemps été divisée entre les tenants des formats paramétrique et iconique, notamment au sujet de l'abeille (voir par exemple HORRIDGE, 1999 ; EFLER & RONACHER, 2000). CHAMERON (1999) estime que le débat devrait être clos (puisque de nombreuses études supportent l'existence des deux modes de représentation) en faveur d'un consensus considérant que le format de représentation visuelle des insectes varie selon la nature de la stimulation et de la tâche concernée par la représentation. Chez la fourmi, la coexistence des deux formats est également envisagée. Ainsi on considère que les repères visuels sont mémorisés selon un format iconique (*snapshot* ou *sketchmap* - cf. §§ 3.2.3 et 3.2.4), et que le rappel de ces mémoires peut être déclenché par la reconnaissance d'un ou plusieurs paramètres des repères (HARRIS *et al.*, 2007).

3.2.3. Le modèle du *snapshot*

Plusieurs études chez les hyménoptères suggèrent que les repères visuels terrestres sont mémorisés sous forme d'images bidimensionnelles rétinotopiques (*snapshots*) : le codage des repères visuels consiste en la mémorisation de leurs positions sur la rétine. C'est notamment le cas chez l'abeille (CARTWRIGHT & COLLETT, 1983) et chez la fourmi (WEHNER & RÄBER, 1979 ; WEHNER *et al.*, 1996). Les fourmis des bois *F. rufa* peuvent ainsi mémoriser l'image d'un ou plusieurs repères artificiels (cylindres) environnant le but de leur déplacement, à savoir un site de nourriture (DURIER *et al.*, 2003 ; GRAHAM *et al.*, 2004). Afin de retrouver ce site, l'insecte s'oriente de façon à aligner le *snapshot* mémorisé avec les repères, puis se déplace jusqu'à ce que l'image projetée par les repères sur ses rétines atteigne la même taille que le(s)

snapshot(s) mémorisé(s). En d'autres termes, les fourmis se rapprochent des repères dont la taille apparente est moindre que celle du *snapshot* mémorisé sur le site alimentaire. D'après COLLETT *et al.* (2003b) et DURIER *et al.* (2003), ceci suggère que le rappel des *snapshots* intervient "bien avant" que l'insecte n'atteigne son but.

Cet appariement du *snapshot* et de l'environnement illustre bien la notion de système égocentré de représentation spatiale : dans ce système, comme nous l'avons vu au § 1.3 (p. 13), l'espace n'est défini que par les relations entre l'animal et les repères environnants ; pour employer une image simple, on peut considérer que "l'animal cherche à positionner le monde autour de lui".

Une expérience de JUDD & COLLETT (1998) suggère que les fourmis des bois *F. rufa* mémorisent plusieurs *snapshots* d'un même repère artificiel : plusieurs vues seraient mémorisées à différentes distances d'un cône marquant l'emplacement d'un site de nourriture. Lors de l'approche du cône, le comportement de fixation des fourmis suggère qu'une séquence de vues de plus en plus rapprochées intervient dans le guidage. DURIER *et al.* (2004) suggèrent que ces "*snapshots en route*" attirent moins efficacement les fourmis vers le but que le *snapshot* mémorisé au niveau de ce but, mais permettent la mise en place d'un "*paysage attractif*" permettant aux insectes de se diriger vers leur but depuis un large éventail de directions d'approche.

Selon DURIER *et al.* (2003), les *snapshots* s'étendraient sur une large portion des rétines : ils pourraient occuper au moins 120° d'angle visuel chez les fourmis des bois. Cela implique que plusieurs repères visuels peuvent être inclus dans un même *snapshot* et que les fourmis peuvent mémoriser, en plus des tailles apparentes des repères vus depuis le but, les relations spatiales entre ces différents repères. Cette caractéristique des *snapshots* permettrait de faciliter la localisation précise du but d'un déplacement. Des conclusions similaires avaient été tirées par CARTWRIGHT & COLLETT (1983) chez l'abeille, les *snapshots* embrassant au moins 60° de champ visuel.

Les *snapshots* peuvent concerner des repères environnant un site de nourriture comme nous venons de le voir dans les exemples ci-dessus, mais également des repères situés à proximité de l'entrée du nid. Dans cette situation, ÅKESSON & WEHNER (2002) ont montré les fourmis *C. fortis* utilisent leur compas céleste afin d'aborder la zone des repères selon une direction constante. Cela leur permettrait de percevoir l'arrangement des repères sous le même angle que lors de la mémorisation du *snapshot* correspondant, facilitant ainsi le processus d'appariement. L'approche de repères familiers selon une direction constante grâce à un compas céleste ou magnétique a également été mise en évidence chez l'abeille et la guêpe (pour une revue cf. COLLETT *et al.*, 2006).

Enfin, si les *snapshots* permettent de localiser un but avec précision (site de nourriture ou entrée du nid), nous verrons au paragraphe 3.4 (p. 26) qu'ils peuvent également guider les fourmis le long de leurs routes. GRAHAM & COLLETT (2002) ont ainsi montré que les fourmis *F. rufa* maintiennent constante la hauteur perçue d'un mur afin de se déplacer parallèlement à ce dernier (l'augmentation expérimentale de la hauteur du mur conduit les fourmis à s'en éloigner afin de retrouver une projection rétinienne conforme à celle acquise durant l'entraînement).

3.2.4. Le modèle du *sketchmap*

Développé dans les années 90 (PASTERGUE *et al.*, 1992 ; PASTERGUE-RUIZ, 1995 ; PASTERGUE-RUIZ *et al.*, 1995), ce modèle est issu de l'analyse critique du modèle du *snapshot*, et suppose pour l'insecte un mode d'utilisation de l'espace différent. Le tableau suivant permet d'appréhender rapidement les divergences des deux modèles :

Tableau 1. Principales divergences entre le modèle du *snapshot* et celui du *sketchmap* (modifié d'après CHAMERON *et al.*, 1997).

	<i>Snapshot</i>	<i>Sketchmap</i>
<i>Format de la représentation visuelle</i>	imagée	imagée
<i>Cadre de référence</i>	système autocentré rétinotopique	système allocentré local
<i>Principales caractéristiques de la représentation spatiale</i>	valeurs métriques entre les repères et l'insecte (angles, distances)	relations topologiques entre les repères et le but
<i>Identification détaillée des repères</i>	oui	non
<i>Mécanisme opérationnel</i>	obtenir le meilleur appariement possible entre l'image perçue et l'image mémorisée	atteindre l'endroit d'où la configuration des repères est compatible avec celle mémorisée
<i>Opération effectuée</i>	règle de déplacement par calcul vectoriel	localisation dans l'espace du but du déplacement
<i>Conséquences fonctionnelles</i>	utilisation de routes stéréotypées	utilisation flexible de l'espace

Tout comme le modèle du *snapshot*, le modèle du *sketchmap* est fondé sur un mode de représentation visuelle imagé. Toutefois, cette représentation imagée s'inscrit dans un référentiel allocentré : les travaux de Pastergue indiquent qu'en conditions de laboratoire, les fourmis *Cataglyphis cursor* confrontées à plusieurs repères visuels différents (une croix, un triangle, un carré et un disque) n'encodent pas seulement la position angulaire et la taille apparente des repères (comme le suppose le modèle du *snapshot*), mais également les relations entre les repères et leurs positions relatives (BEUGNON *et al.*, 1996). Le modèle du *sketchmap* correspond donc à un mode d'utilisation topologique de l'espace, quand le modèle du *snapshot* décrit un mode d'utilisation rétinotopique.

3.3. Dynamique d'apprentissage de routes familières

COLLETT *et al.* (1992) ont montré que les fourmis du désert *Cataglyphis fortis* reconnaissent visuellement des repères jalonnant leur routes et les contournent systématiquement du même côté (*biased detours* : **Figure 5**). Selon COLLETT *et al.* (2003b), ce guidage visuel des routes constitue un comportement complexe, précédé par l'emploi d'outils de navigation simples nécessitant peu ou pas d'apprentissage (pistes chimiques et intégration du trajet). Au cours des trajets individuels successifs, ces outils sont progressivement supplantés par la stratégie de guidage visuel, sollicitant davantage la mémoire.

Par exemple, comme nous l'avons vu au paragraphe 3.2.1 (p. 20), chez les fourmis *Formica rufa*, les fourrageuses naïves suivent, lors de leurs premiers trajets hors du nid, des pistes chimiques déposées par leurs congénères. Les déplacements le long des pistes permettent la mémorisation progressive de repères visuels situés à proximité, et les fourrageuses expérimentées finissent par abandonner les pistes au profit d'un guidage visuel (WOLF, 2008).

Chez les fourmis du désert, qui ne déposent jamais de pistes chimiques, c'est l'intégration de trajet qui guide les fourrageuses lors de leurs premières sorties hors du nid. Nous avons vu que cet outil permet, grâce à l'élaboration d'un vecteur, de retourner au nid suite à la découverte d'un site de nourriture, mais aussi de retourner vers ce site lors des sorties suivantes. Au fur et à mesure des trajets successifs, et de la même façon que certaines fourmis suivant des pistes chimiques, l'aspect visuel de repères jalonnant la route est mémorisé. Les fourmis finissent par s'affranchir du vecteur liant le nid et le site de nourriture, utilisant pour se guider ces repères visuels mémorisés (COLLETT *et al.*, 1992, 2001). GRAHAM *et al.* (2003) ont montré que ces repères visuels exercent également une influence sur la forme des routes pendant leur apprentissage : si un repère visuel cylindrique est placé sur le chemin de fourrageuses inexpérimentées de l'espèce *Formica rufa*, se déplaçant de leur nid vers une source de nourriture dans une arène, les fourmis incurvent significativement leurs trajets vers le repère (*beacon aiming* : **Figure 6**). Cette tendance naturelle à se diriger vers des objets saillants de l'environnement a également été observée chez l'abeille (CHITTKA *et al.*, 1995 ; VON FRISCH, 1967).

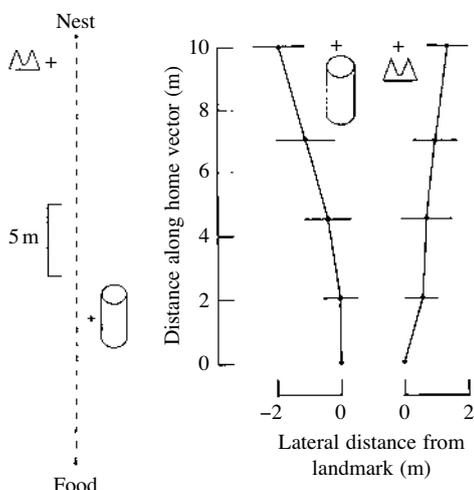


Figure 5. Suite à l'apprentissage d'une route rectiligne (pointillés de gauche), des fourmis sont relâchées à 10 mètres de l'un des repères familiers (cylindre ou triangles). Elles se détournent afin de passer à gauche du cylindre ou à droite des triangles, comme lors de l'entraînement (d'après COLLETT *et al.*, 1992).

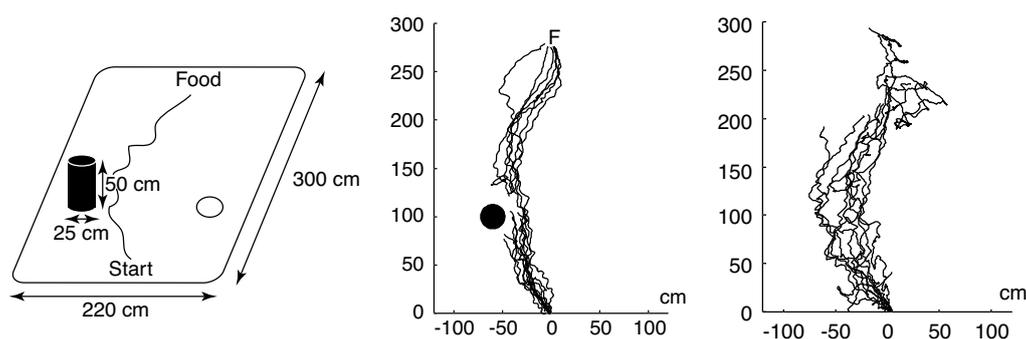


Figure 6. (Gauche) Un grand cylindre noir est placé sur le côté du chemin employé par des fourmis des bois pour atteindre une source de nourriture éloignée de trois mètres du point de départ. (Milieu) Les trajectoires des fourmis sont significativement incurvées vers le cylindre, dénotant l'attraction spontanée exercée par ce repère visuel. (Droite) Suite à la suppression du cylindre, la courbure des routes est maintenue, ce qui suggère que d'autres indices visuels continuent à guider les fourmis (modifié, d'après GRAHAM & COLLETT, 2002).

Des simulations menées par COLLETT (1996b) suggèrent qu'une combinaison de ces trois mécanismes (intégration du trajet, *biased detours* et *beacon aiming*) est suffisante pour rendre compte du suivi de route chez les fourmis du désert. Plusieurs "outils cognitifs" interagiraient donc lors de la phase d'apprentissage d'une route : COLLETT *et al.* (2003b) expriment cette idée en considérant que l'influence combinée de l'intégration de trajet et de l'attraction spontanée par les repères constitue une trame à partir de laquelle les routes familières sont mises en place.

Les trajets aller et retour d'une fourrageuse donnée peuvent être différents (KOHLER & WEHNER, 2005 ; WEHNER *et al.*, 1983, 2006), ou identiques (*cf.* la **Figure 2** p. 17 d'après SANTSCHI, 1913). Dans le second cas, selon GRAHAM & COLLETT (2006), les fourmis *F. rufa* seraient capables, lors du trajet aller du nid vers un site de nourriture, de mémoriser certains repères utilisés pour guider le retour au nid, en plus des repères balisant l'aller. Ce serait également le cas chez *Cataglyphis bombycina*, cette fourmi effectuant fréquemment des rotations à 360° lors de ses trajets allers (WEHNER *et al.*, 1992). Selon HARRIS *et al.* (2005), il existerait une ségrégation de ces deux ensembles mnésiques, modulée par la motivation des fourmis : les images des repères associés à l'aller seraient rappelées lorsque les fourmis sont en quête de nourriture ; inversement, les images des repères associés au retour seraient rappelées lorsque les fourmis ont trouvé de la nourriture.

3.4. Stratégie de suivi de route : segmentation du trajet et vecteurs locaux

Plusieurs études suggèrent que les différents repères visuels mémorisés le long d'une route constituent des buts intermédiaires de déplacement, qui segmentent cette route en tronçons. Ces derniers seraient mémorisés sous la forme de *vecteurs locaux* associés aux repères (COLLETT *et al.*, 1998 ; BISCH-KNADEN & WEHNER,

2003a) : lorsqu'un repère donné est reconnu, le vecteur local correspondant est évoqué, spécifiant la direction à suivre pour rejoindre le repère suivant (cette direction étant dérivée du compas céleste décrit précédemment). En d'autres termes, les fourmis mémorisent l'aspect visuel de repères de l'environnement, et les directions reliant ces repères. Chez l'abeille, CHITTKA *et al.* (1995), COLLETT *et al.* (1993, 1996) et SRINIVASAN *et al.* (1997) ont démontré la mémorisation de vecteurs locaux fournissant des informations directionnelles et odométriques ; chez la fourmi seule la composante directionnelle serait présente.

Ces vecteurs locaux seraient utilisés préférentiellement au vecteur global d'intégration : chez l'abeille, le déplacement d'un repère visuel entraîne celui du vecteur local associé (COLLETT *et al.*, 1996 ; SRINIVASAN *et al.*, 1997), même si la longueur totale du trajet en est diminuée (SRINIVASAN *et al.*, 1997). Chez la fourmi, les vecteurs locaux sont également suivis préférentiellement au vecteur global, au moins temporairement (COLLETT *et al.*, 1998).

Notons que les vecteurs locaux n'ont été mis en évidence que lors des trajets retour des fourmis ; bien que leur utilisation ne soit pas exclue lors des trajets aller (du nid vers un site de nourriture), BISCH-KNADEN & WEHNER (2003a) indiquent que cette hypothèse est difficile à tester, notamment parce que cela induirait une perturbation des trajets aller des fourmis, compromettant leur activité de fourrage.

Suite à leur étude des routes familières suivies par la formicine *Melophorus bagoti*, KOHLER & WEHNER (2005) suggèrent que les fourmis mémorisent une séquence de *snapshots* liés par des vecteurs locaux, ils précisent que des repères distants (tels des arbres) sont susceptibles de constituer des indices visuels panoramiques renseignant les insectes sur la direction générale de déplacement à adopter (le rôle des repères distants a également été démontré chez la fourmi *Formica japonica* (FUKUSHI, 2001) et chez l'abeille (COLLETT & KELBER, 1988 ; COLLETT *et al.*, 1997)). SOMMER *et al.* (2008) rapportent qu'une même fourrageuse de *M. bagoti* est capable de mémoriser plusieurs routes familières guidées visuellement vers différents sites de nourriture, et que les mémoires associées à chacune de ces routes sont préservées toute sa vie durant.

3.5. Interaction entre les repères familiers et le vecteur global d'intégration du trajet

COLLETT & COLLETT (2004) formulent la question suivante : étant donné qu'il existe une association entre vecteurs locaux et repères familiers, peut-on mettre en évidence un lien similaire entre un vecteur global et ces repères ? Plusieurs études montrent que la mémoire des repères familiers et le processus d'intégration du trajet (vecteur global) sont des systèmes bien distincts, n'interagissant pas entre eux. (COLLETT *et al.*, 1998, 2003a ; SASSI & WEHNER, 1997 ; KNADEN & WEHNER, 2005). Par exemple, les fourmis *Melophorus bagoti* peuvent suivre des routes familières sans posséder un vecteur global mémorisé (KOHLER & WEHNER, 2005). Selon les termes de Collett, les repères mémorisés "n'ont pas de coordonnées dans le système d'inté-

gration” : ils “renseignent les insectes sur une action à entreprendre, et non pas sur leur position par rapport au nid” (COLLETT *et al.*, 2003b). Autrement dit, les repères fournissent une information procédurale plutôt que positionnelle, ce qui reflète, comme le rappellent WEHNER *et al.* (2006), un système de représentation de l’espace égocentré. Les fourmis ne semblent pas capables d’utiliser les repères qu’elles rencontrent pour “mettre à jour” leur système d’intégration. Pour une discussion très approfondie des relations entre repères familiers et vecteur global, le lecteur pourra se référer à la revue de COLLETT & COLLETT (2004) citée en début de paragraphe.

Comme nous l’avons vu, le principe même du système global d’intégration du trajet est propice à l’accumulation d’erreurs de distance et de direction, d’autant plus que la distance parcourue est longue. COLLETT *et al.* (2006a) remarquent que le suivi de routes guidées visuellement constitue une stratégie plus précise, chaque repère familier rencontré en route permettant de réorienter correctement (s’il y a lieu) les fourmis. Cela semble expliquer pourquoi le suivi de route est employé préférentiellement à l’intégration de trajet lorsque l’environnement est suffisamment riche en repères visuels.

3.6. Le cas complexe des barrières

Les repères visuels artificiels (cylindres, cônes...) utilisés dans de nombreuses études de la navigation chez les fourmis (dénommés “*beacons*”) doivent être différenciés des barrières, également appelées repères étendus (“*extended landmarks*”). Ces derniers ne peuvent pas être escaladés et doivent donc être longés et/ou contournés. Plusieurs études montrent que les fourmis mémorisent des informations visuelles fournies par les barrières afin de guider leurs routes (COLLETT *et al.*, 2001 ; PRATT *et al.*, 2001). Ces images seraient encodées rétinotopiquement sous forme de *snapshots* (GRAHAM & COLLETT, 2002).

Les deux études présentées ci-dessous montrent que les changements de direction effectués par les fourmis aux extrémités de ces repères étendus ne découlent pas uniquement du suivi de vecteurs locaux, ce qui révèle la complexité des stratégies de navigation. Etant donnée la complémentarité de ces études, nous en donnons ici une description relativement détaillée.

COLLETT *et al.* (2001) ont placé, sur le trajet de fourmis (*C. fortis*) retournant au nid après avoir visité un site de nourriture, une repère visuel de type barrière à contourner (**Figure 7a**). En situation de test, les fourmis capturées au nid et redéposées à l’extrémité de la barrière rejoignent le nid en décrivant une trajectoire dont l’orientation *par rapport à la barrière* est la même qu’en situation d’entraînement (**Figure 7b**), même lorsque la barrière est orientée différemment (**Figure 7c**). Ce résultat indique que les fourmis s’orientent sur la base des indices visuels fournis par la barrière.

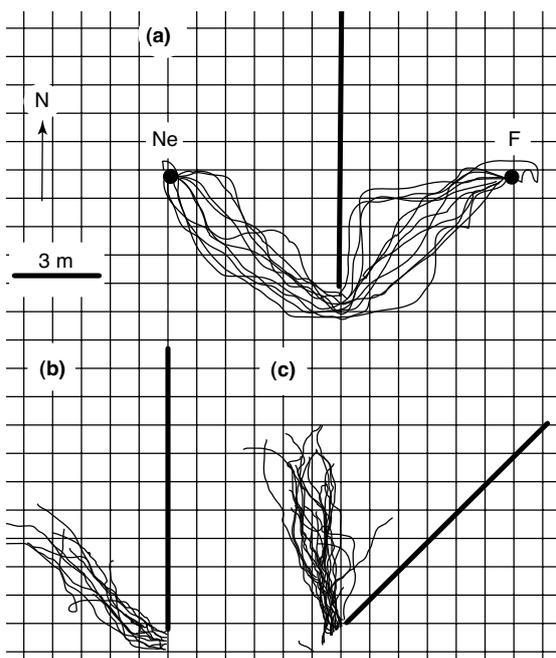


Figure 7. (a) Les fourmis contournent une barrière (longueur : 10 mètres) lors du retour au nid (Ne) après avoir visité un site de nourriture (F). (b) Lors d'un test, les fourmis capturées à l'entrée du nid et déplacées à l'extrémité d'une barrière identique suivent un trajet similaire au trajet d'entraînement. (c) Même lorsque la barrière a subi une rotation de 45°, l'orientation des trajets suit celle de la barrière, suggérant une orientation grâce aux caractéristiques visuelles de l'obstacle plutôt que grâce au compas céleste, insensible à ce changement d'orientation (d'après COLLETT *et al.*, 2003).

Une seconde étude permet d'illustrer la complexité des stratégies d'orientation employées par les fourmis lors du contournement d'obstacles : BISCH-KNADEN & WEHNER (2001) se sont également intéressés à la façon dont les fourmis *C. fortis* négocient une barrière placée entre leur nid et un site de nourriture. Si le principe des expériences est le même que dans l'étude de COLLETT *et al.* (2001) décrite ci-dessus, la barrière en revanche est conçue de façon à ne pouvoir constituer un repère visible depuis le site de nourriture, et elle est notamment invisible aux yeux des fourmis qui viennent d'en contourner une extrémité (Figure 8).

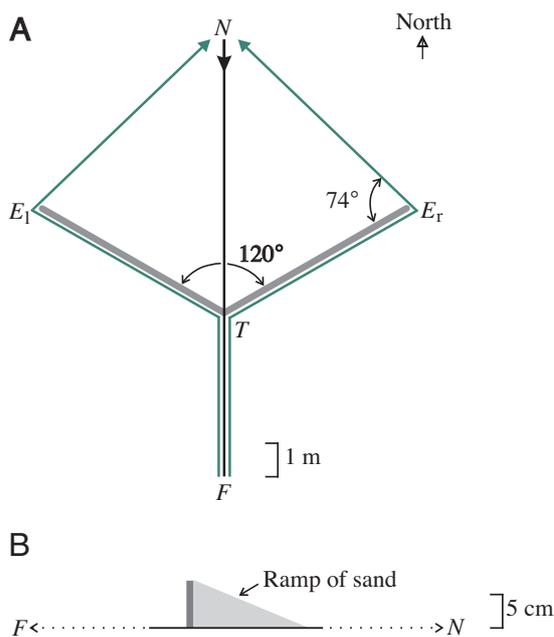


Figure 8. (A) Lignes grises : barrière en forme de V. Flèche noire : trajet aller des fourmis. Flèches vertes : trajets retour. (B) Section transversale de la barrière, montrant la pente sablonneuse qui rend la barrière invisible après son contournement. (d'après BISCH-KNADEN & WEHNER, 2001).

Les tests de rotation de la barrière à 45° donnent le même résultat que dans l'étude précédente, les trajectoires des fourmis suivant la rotation imposée à l'obstacle. La barrière ne constituant pas ici un repère visuel, les auteurs concluent que le choix directionnel est dicté par des informations "égocentriques" (idiothétiques), les fourmis utilisant un système de référence autocentré. Les auteurs indiquent que l'hypothèse de l'*apprentissage moteur* développée par STAMPS (1995) pourrait fournir de telles informations idiothétiques, les fourmis exécutant une *routine motrice* les conduisant du site de nourriture jusqu'au nid (L'hypothèse de l'apprentissage de routines motrices pourrait également expliquer en partie les résultats de l'expérience de GRAHAM & COLLETT (2002) présentée sur la **Figure 6** : la forme incurvée des trajets suivis en l'absence du cylindre pourrait être due à une routine motrice indépendante de ce repère visuel).

Bien que COLLETT *et al.* (2001) aient démontré l'utilisation de données visuelles pour l'orientation relativement à une barrière saillante, on ne peut donc exclure, au vu des conclusions de BISCH-KNADEN & WEHNER (2001), une utilisation concomitante d'indices idiothétiques. Ces études illustrent donc la variété des outils d'orientation dont disposent les fourmis du désert (vecteur global, vecteurs locaux, repérage visuel et apprentissage moteur), et la complexité des processus de navigation issus de la combinaison de ces outils.

4. Problématique et objectifs

Nous avons passé en revue, dans cette introduction générale, les différentes stratégies de navigation connues chez les hyménoptères et plus particulièrement chez les fourmis des genres *Cataglyphis*, *Formica* et *Melophorus*. Ces insectes mettent en place des routes familières guidées visuellement entre leur nid et des sites alimentaires auxquels ils sont fidèles. Si des investigations menées sur le terrain permettent d'acquérir relativement rapidement des connaissances sur leurs modes de déplacement, les expériences de laboratoire (dans des arènes ou des labyrinthes) fournissent des conditions contrôlées autorisant des études plus fines des capacités d'apprentissage de ces fourmis.

De par ses caractéristiques anatomiques et comportementales remarquables (que nous détaillerons au chapitre suivant), *Gigantiops destructor* constitue un modèle de choix pour les travaux portant sur la cognition spatiale, mais reste peu étudiée au regard des fourmis citées ci-dessus. En effet, les nids sont longtemps restés difficiles à localiser (WHEELER trouve deux colonies en 1922, suivi par KEMPF & LENKO en 1968, puis TOBIN en 1989) et à élever en laboratoire, les reines n'ayant pu être capturées. Les travaux de CHAGNÉ & BEUGNON (2001) nous apportent toutefois plusieurs éléments. Lors du fourragement, cette espèce suit des routes familières individuelles dans l'environnement visuel très complexe des lisières des forêts néotropicales. Tant qu'une source localisée de nourriture est disponible, une même fourrageuse peut la fréquenter pendant au moins cinq semaines d'affilée. Mais les stratégies de navigation employées pour retrouver une source donnée restent relativement mal connues. L'espèce n'utilise ni pistes chimiques, ni informations visuelles en provenance de la canopée, contrairement à d'autres fourmis tropicales (HÖLLDOBLER, 1980 ; OLIVEIRA & HÖLLDOBLER, 1989 ; BAADER, 1996 ; EHMER, 1999). Nous savons en revanche qu'elle utilise des repères visuels situés dans son champ de vision frontal (CHAGNÉ *et al*, 2001).

Etant donnée la complexité du milieu de fourragement de *G. destructor*, et compte-tenu du nombre important de repères visuels potentiels, il semble peu probable que les routes soient représentées sous la forme d'une séquence ordonnée de *snapshots*, ainsi qu'on le suppose généralement chez les fourmis du désert. En effet, rappelons que ce type de représentation imagée iconique requiert vraisemblablement une charge mnésique importante (SRINIVASAN, 1994), et n'a été mise en évidence de façon convaincante qu'à proximité immédiate du but des déplacements. Nous avons vu que des indices idiothétiques peuvent jouer un rôle important dans l'orientation, en particulier lors du contournement d'obstacles (§ 3.6 p. 27). Leur rôle éventuel dans le suivi de trajets plus complexes demeure toutefois peu connu. Dans un environnement visuellement complexe, il est probable que ces informations motrices jouent un rôle facilitateur lors de la navigation visuelle. Le Chapitre 1 présentera donc une expérience d'apprentissage en labyrinthe destinée à tester les capacités d'utilisation de diverses instructions motrices chez *G. destructor*.

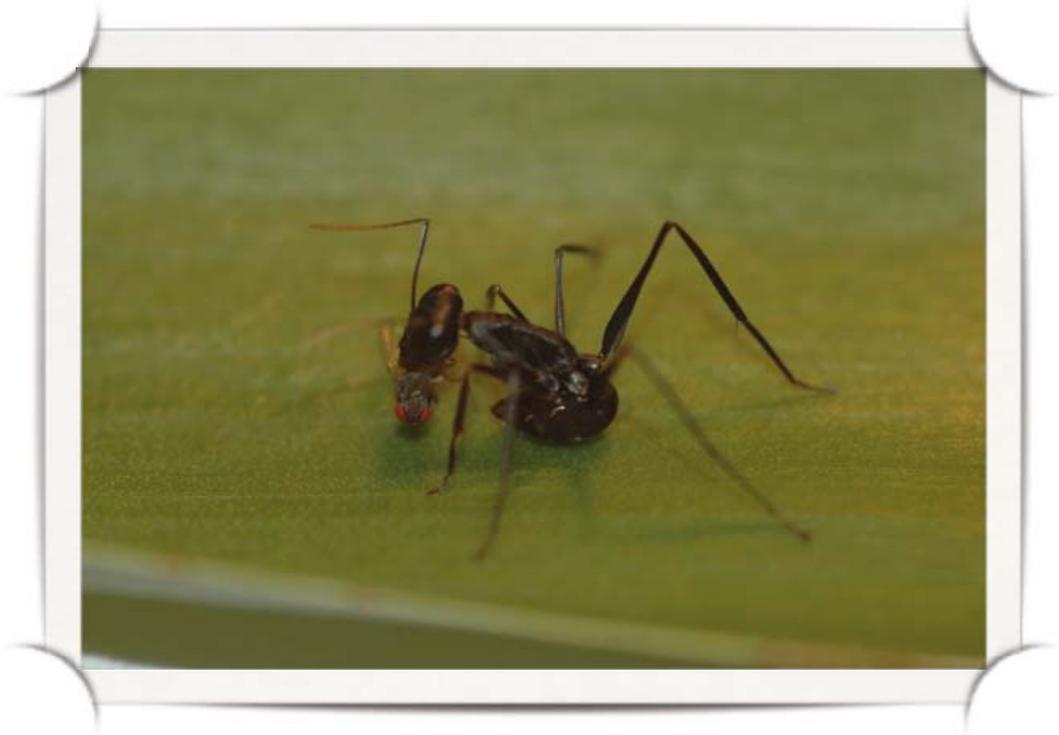
Dans le Chapitre 2, nous étudierons la capacité de *G. destructor* à utiliser des cibles visuelles bidimensionnelles pour se déplacer de façon efficace en labyrinthe. A la lumière des résultats obtenus au chapitre précédent, nous tenterons de décrire les

interactions fonctionnelles entre les stratégies d'orientation de type moteur et de type visuel chez cette formicine.

Enfin, la dernière partie expérimentale de ce mémoire (Chapitre 3) présente nos travaux sur l'apprentissage de routes familières dans un dispositif contenant des repères tridimensionnels et permettant l'établissement de routes sur 360°, c'est-à-dire dans un cadre spatial moins contraint que celui imposé par un labyrinthe linéaire. La manipulation de ces repères permettra de préciser leur rôle dans l'orientation en fonction de leur position le long des routes familières (début, milieu ou fin de route).

Nous concluons cette thèse par une discussion générale, dans laquelle nous verrons comment nos résultats s'inscrivent au sein des théories actuelles de la navigation chez les fourmis, ainsi que les nouvelles pistes de recherche qu'ils appellent.

MODÈLE BIOLOGIQUE & CONDITIONS D'ÉLEVAGE



Une ouvrière de *Gigantiops destructor* projetant de l'acide formique sur sa proie.
(Photo A. Wystrach).

“Gigantiops may be neither an insatiable assassin nor a humble anchorite, but a harmless and perhaps rather frivolous creature, that may have become permanently goggle-eyed through an age-long endeavor to enjoy to the full the riotous beauties of its environment.”

W. M. WHEELER, *Observations on Gigantiops destructor Fabricius and other leaping ants.*

1. Présentation du modèle biologique

1.1. Carte d'identité de *Gigantiops destructor*

Afin d'éviter une description indigeste de l'espèce et de son mode de vie, les informations essentielles sont présentées ci-après de façon synthétique, à la manière d'une "carte d'identité" de *Gigantiops destructor*. Pour davantage de précisions concernant la structure des colonies et le comportement de fourragement, on pourra se référer à l'article de BEUGNON *et al.* (2001), qui constitue la seule étude détaillée dans ce domaine.

Taxinomie	<p>Première description : <i>Formica destructor</i> FABRICIUS, 1804 (Figure 9)</p> <p>Deuxième description (involontaire) : <i>Formica solitaria</i> SMITH, 1858</p> <p>En 1863, ROGER établit la synonymie des noms <i>Formica destructor</i> et <i>Formica solitaria</i> et classe l'espèce dans un genre qu'il crée à cet effet : <i>Gigantiops destructor</i> Fabricius (genre monotypique : il ne comprend que cette espèce)</p>	<p>Classification actuelle :</p> <p><i>Animalia</i> <i>Arthropoda</i> <i>Hexapoda</i> <i>Insecta</i> <i>Pterygota</i> <i>Neoptera</i> <i>Hymenoptera</i> <i>Apocrita</i> <i>Vespoidea</i> <i>Formicidae</i> <i>Formicinae</i> <i>Gigantiopini</i> <i>Gigantiops</i></p>
Biotope	Forêts pluviales d'Amérique du Sud, entre 10 degrés de latitude nord et 15 degrés de latitude sud (WHEELER, 1922; KEMPF & LENKO, 1968; TOBIN, 1989).	
Nidification	Colonies monogynes et polycaliques (BEUGNON <i>et al.</i> , 2001). Installation dans des cavités préexistantes, épigées (souvent bois mort de <i>Cecropia spp.</i>) ou hypogées (WHEELER, 1922 ; BEUGNON <i>et al.</i> , 2001), principalement en lisière de forêt.	
Organisation sociale	Absence de différenciation de castes. <i>Cf.</i> § 2.1.3. pour des observations récentes concernant l'activité intracoloniaire.	
Rythme d'activité	Exclusivement diurne (07h00 à 18h00, avec un maximum d'activité entre 09h30 et 11h30). (BEUGNON <i>et al.</i> , 2001).	
Mode de déplacement	Pas de recrutement ni de pistes chimiques. Comportement de fuite émaillé de bonds en avant en cas de poursuite par un observateur humain (SMITH, 1858 ; EMERY, 1893 ; MANN, 1916 ; WHEELER, 1922 ; HÖLDOBLER & WILSON, 1990).	
Mode de fourragement	Fourragement en solitaire le long de routes familières, principalement au sol, plus rarement dans des arbres (longueur typique des routes : 2 à 20 mètres, BEUGNON <i>et al.</i> 2005). Fidélité individuelle durable (plusieurs semaines) à un site de nourriture familier. Exploitation simultanée de différentes sources de nourriture par un même individu : nectar extrafloral, proies vivantes (termites principalement). (Toutes informations concernant le fourragement : BEUGNON <i>et al.</i> , 2001 sauf mention contraire)	

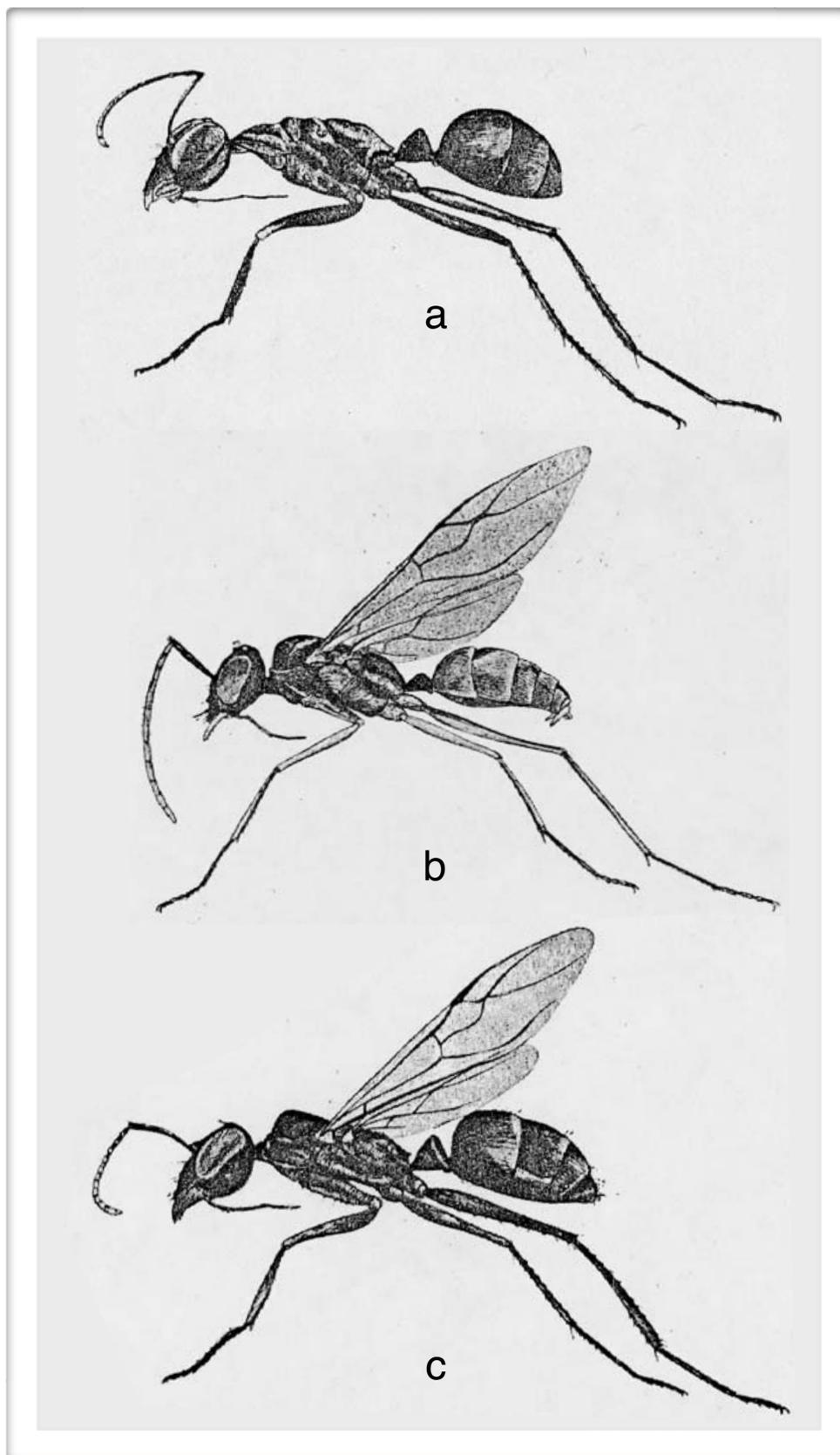


Figure 9. *Gigantiops destructor*, ouvrière (a), mâle (b) et femelle (c). Modifié, d'après KEMPF & LENKO (1968).

1.2. Une réputation usurpée

Les données comportementales présentées au paragraphe 2.1.1. ne manqueront pas de souligner le caractère inapproprié du nom spécifique “*destructor*”, comme l'avait fait WHEELER dès 1922. Selon lui, FABRICIUS devait tout ignorer du comportement de cette espèce pour la nommer de façon si peu réaliste (le nom évoquant un “*assassin insatiable*” ou un “*genre d'insecte-jaguar Cyclopéen*”), et a vraisemblablement été inspiré par sa taille (environ un centimètre de long). Il est probable que ROGER ne disposait pas de davantage de données comportementales que Fabricius concernant le comportement de l'espèce, sans quoi il aurait vraisemblablement retenu le nom *solitaria* et non *destructor* lors de l'établissement de la synonymie des espèces et la création du genre *Gigantiops*.

Le lecteur pourra se forger sa propre opinion en consultant la vidéo disponible en ligne à l'adresse suivante :

 <http://web.mac.com/davidmacquart/iWeb/Site/Gigantiops%20destructor.html>

1.3. Comportement social

Comme nous l'avons vu, *G. destructor* se distingue au sein de la sous-famille des Formicinae par un ensemble de traits relativement archaïques (structure peu élaborée des nids, taille réduite des colonies, faible polymorphisme de caste entre la reine et les ouvrières, faible degré de coopération entre les individus). Nos récentes observations (LACHAUD *et al.*, 2007) ont permis de mettre en évidence un autre aspect particulier du comportement social de l'espèce : la réalisation collective par une grande partie de la colonie de certaines tâches habituellement très spécialisées chez les autres espèces de fourmis. En effet, l'approvisionnement (fourrage + chasse), l'alimentation des larves et les soins actifs au couvain mobilisent respectivement, en moyenne, 70%, 81% et 93% des membres de la colonie, des valeurs très supérieures à celles relevées chez la plupart des espèces de fourmis. Par ailleurs, nous avons relevé un comportement de “malaxage” des proies, auquel participent en moyenne 97% des effectifs des nids. Ce comportement inédit chez les fourmis, très comparable au “chewing” réalisé par les guêpes, présente la particularité de faire intervenir les ouvrières en chaîne, depuis l'apport dans le nid, par une fourrageuse, d'une proie plus ou moins malaxée, jusqu'au dépôt d'une boulette de bouillie sur les larves par d'autres ouvrières. De nombreuses ouvrières se spécialisent dans cette activité, mais le taux d'élitisme (nombre de spécialistes élités/nombre d'individus participant à la tâche) est très faible voire nul, contrairement à ce qui se passe pour d'autres tâches spécifiques réalisées dans la colonie.

1.4. Exocrinologie de l'espèce

Selon BLUM *et al.* (1983), les extraits des glandes mandibulaires (principalement du 3-octanone) et de la glande de Dufour (principalement du 2-tridecanone) n'ont aucun effet notable sur les ouvrières de *G. destructor* (ni attraction ni répulsion

particulières), alors que chez de nombreuses espèces de Formicines ces mêmes molécules agissent comme des phéromones d'alarme. Pour les auteurs, cette non-réactivité des ouvrières, ainsi que le profil de sécrétion atypique des glandes mandibulaires (le profil de sécrétion de la glande de Dufour reste typique des Formicines), confirment la position très particulière qu'occupe *G. destructor* parmi les Formicines (les autres caractères atypiques (pour une Formicine), considérés comme archaïques, ont été cités au début du paragraphe précédent). BLUM *et al.* (1983) suggèrent que ce sous-développement de la communication chimique est compensé par un important recours à des indices visuels.

En guise de conclusion de ces éléments d'exocrinologie, rappelons que BEUGNON *et al.* (2001) rapportent que *G. destructor* n'utilise pas de pistes chimiques et ne recrute pas de congénères au cours du fourragement (l'étude de BLUM *et al.* (1983) ne nous renseigne pas à ce sujet puisqu'elle n'aborde pas l'organe sécrétant généralement les phéromones de piste chez les formicines, à savoir la glande rectale).

1.5. Anatomie fonctionnelle et implications pour la navigation

1.5.1. Caractéristiques anatomiques du système visuel

Très tôt, la taille imposante des yeux frappe les entomologistes s'attachant à décrire l'espèce. Pour WHEELER (1922), les yeux de *Gigantiops* paraissent “*continuellement dilatés, comme sous l'effet de la surprise et de la contrariété à la vue du comportement indécent d'autres insectes.*” Bien que rédigé dans un style souvent poétique, l'article de WHEELER constitue probablement la première revue détaillée des travaux antérieurs menés sur *G. destructor* (la version originale de cette citation est la suivante : “*(...) its huge eyes, perpetually dilated as if in astonishment and chagrin at the indecent behavior of other insects.*”). Selon cet auteur, l'espèce “*pourrait avoir acquis des yeux saillants dans un effort immémorial afin de goûter pleinement les beautés tapageuses de son environnement.*”¹

Une description et une explication plus scientifiques sont fournies par GROENBERG & HÖLLDOBLER (1999). Des mesures morphologiques comparatives ont été effectuées chez plusieurs espèces de fourmis (**Tableau 2**). Le classement de ces mesures place *G. destructor* en première position (rang 1) pour :

- les yeux : avec plus de 4000 ommatidies par œil et un rapport de 0.71 entre les surfaces des yeux et de la tête, *Gigantiops destructor* est l'espèce de fourmi dotée des yeux les plus développés ;

- les lobes optiques (medulla et lobula) : *G. destructor* a les plus gros lobes optiques par rapport aux lobes antennaires, et par rapport à l'ensemble du cerveau ;

- le calice des corps en champignon : chez *G. destructor*, le rapport volumique entre la partie de ces corps dévolue à l'olfaction (lèvre + anneau basal) et celle dédiée à la vision (collet) est le plus faible.

G. destructor illustre bien une tendance soulignée par les auteurs : le développement des yeux est généralement associé à une hypertrophie des lobes optiques (*cf.*

¹ Le lecteur trouvera la version originale de cette seconde citation sur la page de titre du présent chapitre.

Tableau 2 : les espèces avec un rang élevé pour les yeux ont également un rang élevé pour les lobes optiques).

Tableau 2. Caractéristiques morphologiques de différentes espèces d'hyménoptères (Modifié, d'après GRONENBERG & HÖLLDOBLER, 1999).

	Rang pour les yeux	Œil (mm ²)	Omm.	Œil /tête	Rang pour les lobes optiques	Lobes opt./cerveau	Lobes ant./lobes opt.	Rang pour le calice	Lèvre + anneau basal/collet
<i>Gigantiops destructor</i> (Formicinae)	1	1.12	4137 ±252	0.71	1	0.33 ±0.03	0.20 ±0.02		1.72 ±0.18
<i>Harpegnatos saltator</i> (Ponerinae)	2	0.77 ±0.05	1632 ±241	0.32 ±0.02	2	0.24 ±0.03	0.28 ±0.04		5.23 ±1.29
<i>Cataglyphis bicolor</i> (Formicinae)	8	0.16 ±0.02	1059 ±228	0.11 ±0.02	6	0.13 ±0.01	0.94 ±0.22		2.97 ±0.30
<i>Myrmecocystus navajo</i> (Formicinae)	11	0.21 ±0.02	651 ±42	0.21 ±0.02	11	0.04 ±0.001	2.94 ±0.19		3.92 ±1.56
<i>Catantulus sp.</i> (Myrmicinae)	12	0.14 ±0.03	774 ±226	0.12 ±0.02	7	0.08 ±0.01	0.73 ±0.15		3.45 ±0.32
Moyenne ± écart type		0.26 ±0.32	910 ±1071	0.08 ±0.09		0.08 ±0.1	4.14 ±5.81		34 ±72
<i>Apis mellifera</i> (Apinae)					“2”	0.20	0.13	“+1”	0.90

Les valeurs représentent : la surface absolue des yeux (Œil), le nombre d'ommatidies par œil (Omm) et la taille relative des yeux par rapport à la surface frontale de la tête (Œil/tête). La taille relative des yeux et le nombre d'ommatidies sont classés par rang, et la moyenne de ces deux rangs constitue le Rang pour les yeux. De même, le volume relatif des lobes optiques (medulla et lobula) par rapport au cerveau (Lobes opt./cerveau) et aux lobes antennaires (lobes ant./lobes opt.) sont classés par rang, et la moyenne de ces deux rangs constitue le Rang pour les lobes optiques. Les rapports entre les parties olfactive et visuelle du calice (lèvre + anneau basal/collet) sont également classés par rang (Rang pour le calice). La dernière colonne ne concerne pas la vision et indique la taille relative des lobes antennaires par rapport au cerveau (Lobes ant./cerveau).

NB - Ce tableau ne retranscrit que les valeurs relevées sur des ouvrières ; les valeurs relevées par les auteurs sur les mâles (ayant généralement un système visuel plus développé) ont été volontairement omises dans la présente retranscription, dans un souci de simplification. Ne figurent ici qu'une partie des espèces citées dans le tableau original. En revanche, les valeurs des moyennes et des écarts types sont celles fournies dans le tableau original et concernent l'ensemble des espèces étudiées par les auteurs.

JAFFE & PEREZ (1989) fournissent également des mesures morphologiques comparatives du cerveau de différentes espèces de fourmis (**Tableau 2**). Leur données sont comparables à celles de GRONENBERG & HÖLLDOBLER (1999) : il apparaît que *Gigantiops destructor* possède de loin les plus gros lobes optiques, leur volume

représentant 55,8 % du volume de l'ensemble du cerveau². Comme GRONENBERG & HÖLLDOBLER (1999), JAFFE & PEREZ (1989) avaient remarqué qu'il s'agissait d'une tendance générale, les espèces dotées de grands yeux (des genres *Pseudomyrmex* et *Gigantiops*) possédant de gros lobes optiques, sans hypertrophie des autres parties du cerveau.

De plus, les données de JAFFE & PEREZ permettent de calculer, comme l'ont fait GRONENBERG & HÖLLDOBLER, le rapport volumique lobes antennaires/lobes optiques : *G. destructor* apparaît encore comme l'espèce possédant le rapport le plus faible (**Tableau 3**).

Tableau 3. Caractéristiques morphologiques de quatre espèces de fourmis « visuelles » (Modifié, d'après JAFFE & PEREZ, 1989).

	Calices	Lobes antennaires	Lobes optiques	Lobes antennaires/lobes optiques	Volume cérébral/corps	Volume cérébral (μm^3)*	Poids du corps (mg)
<i>Gigantiops destructor</i> (Formicinae)	26.8	4.5	55.8	0.080	13.9	169.5 \pm 25	11 à 13
<i>Pseudomyrmex flavidulus</i> (Pseudomyrmecinae)	24.7	5.5	61.9	0.088	31.0	52.7 \pm 3	2 à 3
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Pseudomyrmecinae)	26.0	5.7	58.5	0.097	20.2	68.7 \pm 6	2 à 4
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Pseudomyrmecinae)	24.2	6.9	65.2	0.105	25.3	93.8 \pm 3	3 à 4

Les valeurs représentent : le volume des calices, des lobes antennaires et des lobes optiques, exprimés en pourcentage du volume total du cerveau. Le rapport entre les volumes des lobes antennaires et des lobes optiques a été calculé (lobes antennaires/lobes optiques), ainsi que le rapport entre le volume cérébral et le poids du corps (volume cérébral/corps).

* Les μm^3 remplacent ici les mm^3 , dont la mention dans l'article original est très vraisemblablement erronée.

1.5.2. Implications pour la navigation

GRONENBERG & HÖLLDOBLER (1999) rappellent qu'étant donné le coût énergétique nécessaire au maintien d'une structure anatomique, celle-ci ne peut être viable (d'un point de vue évolutif) que si elle est vraiment utile à l'animal. Ainsi, la morphologie du système visuel renseigne sur l'importance de la vision chez un animal, les différences volumiques entre les différentes parties du système reflétant des différences fonctionnelles. Le système visuel développé de *G. destructor* (yeux et système neural dédié) reflète donc son comportement de prédateur visuel (de manière générale, on pourra faire une distinction grossière entre les « espèces olfactives », possédant de gros lobes antennaires et de petits lobes optiques, et les « espèces visuelles », dotées de lobes antennaires réduits et de lobes optiques développés).

² D'après le tableau 3, les lobes optiques représentent 55.8% du cerveau, soit un rapport volumique de 0.55, supérieur à celui donné par GRONENBERG & HÖLLDOBLER (1999) dans le tableau 2 (0.33). Le faible nombre de spécimens examinés (4 pour chaque duo d'auteurs) et les écarts types associés aux moyennes (3% pour GRONENBERG & HÖLLDOBLER, 12% POUR JAFFE & PEREZ) expliquent probablement cette différence.

De grands yeux avec de faibles angles interommatidiens (plusieurs ommatidies regardant pratiquement le même point dans l'espace) confèrent une acuité élevée permettant de détecter et de poursuivre les proies. On retrouve d'ailleurs ces caractéristiques chez un autre prédateur visuel, *Harpegnathos saltator* (Tableau 2). De manière générale, les grands yeux ont une importance fonctionnelle, leur surface et le nombre d'ommatidies n'étant pas corrélés à la taille de la tête.

Les lobes optiques hypertrophiés permettraient le traitement rapide de l'information en provenance des yeux, et les volumineux collets seraient impliqués dans les traitements « supérieurs » de l'information visuelle, comme le stockage et le rappel d'images de l'environnement utilisées lors de tâches complexes de navigation. On retrouve en effet des collets particulièrement développés chez les espèces des genres *Cataglyphis*, *Myrmecocystus* et *Catalaucus*, ainsi que chez l'abeille *Apis mellifera* (Tableau 2), qui font largement appel à des indices visuels pour leur orientation spatiale.

Paradoxalement, GRONENBERG & HÖLLDOBLER (1999) remarquent que la taille des lobes optiques (ou des yeux) est inversement corrélée avec celle des collets. Ils émettent l'hypothèse selon laquelle, chez les fourmis avec de gros yeux et lobes optiques, les collets n'ont à traiter qu'une faible partie de l'information visuelle car la navigation ne nécessite pas une acuité particulièrement fine ou une haute résolution temporelle des images. Inversement, les collets seraient bien plus développés chez les fourmis avec des yeux et des lobes optiques plus petits, car ces derniers ne fourniraient que des informations visuelles peu précises nécessitant un traitement lourd pour pouvoir servir à la navigation.

Même si GRONENBERG & HÖLLDOBLER n'abordent pas ce point, il est intéressant de remarquer que *G. destructor* possède à la fois de gros yeux/lobes optiques, et des collets très développés (Figure 10 et Tableau 2 : la valeur du rapport (lèvre + anneau basal)/collet est la plus faible chez *G. destructor*). Il semble donc que le système visuel perfectionné de *G. destructor* n'est pas seulement impliqué dans la prédation, mais aussi dans des tâches spécialisées de navigation.

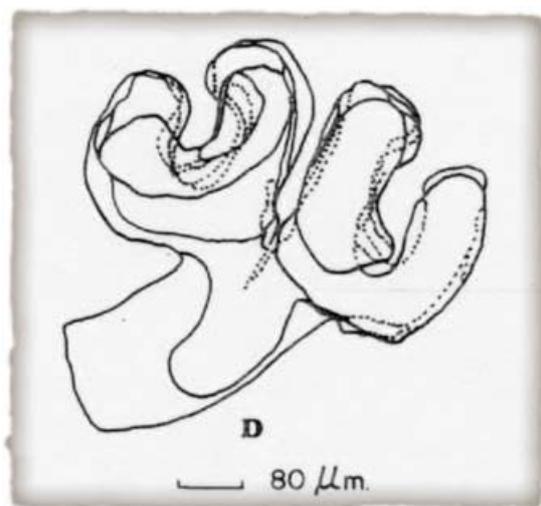


Figure 10. Corps en champignon de *Gigantiops destructor* (ouvrière). Reconstruction tridimensionnelle à partir de dessins de sections cérébrales de 30 µm (Modifié, d'après JAFFE & PEREZ, 1989). Bien qu'il ne permette pas de localiser avec précision des structures telles que les lèvres ou les collets, ce dessin constitue, à notre connaissance, la seule représentation des corps en champignon de *G. destructor*.

2. L'élevage

2.1. Conditions d'élevage

Les nids artificiels utilisés pour l'élevage de *G. destructor* au laboratoire (**Figure 11**) constituent une variante des nids dits “de type Passera” (ainsi nommés d'après leur description par PASSERA, 1969). Les modifications apportées ont pour but d'assurer un important taux d'humidité à l'intérieur du nid, ce qui nous paraît important pour l'élevage d'une espèce néotropicale.

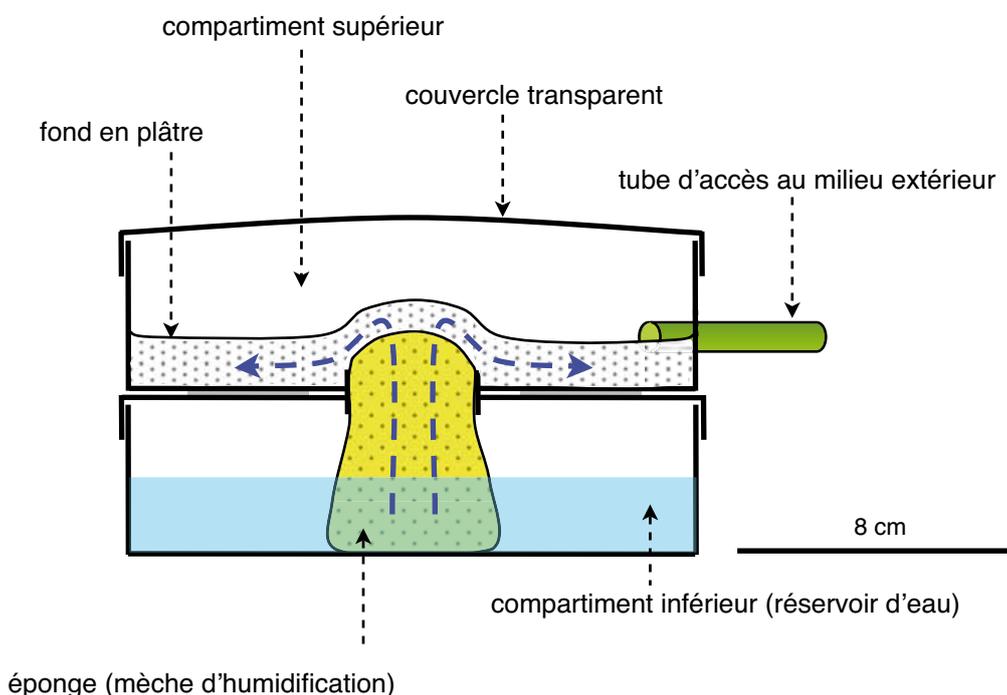


Figure 11. Nid artificiel (coupe transversale) utilisé pour l'élevage de *Gigantiops destructor*. La colonie loge dans le compartiment supérieur, sur un fond en plâtre de Paris maintenu humide au contact d'une éponge imbibée d'eau. Un cache de plastique noir opaque (non représenté) recouvre le nid de façon à assurer une obscurité permanente. Un tube de plastique souple permet aux fourmis de faire des allers-retours entre le nid et le milieu extérieur.

Chaque nid est connecté à un “milieu extérieur”, à savoir une boîte de plastique transparent ($24 \times 24 \times 9 \text{ cm}^3$), aux parois internes enduites de Fluon®³, dans laquelle sont fournis un “abreuvoir” (tube de verre rempli d'eau, bouché par un coton que têtent les fourmis), une coupelle contenant du miel d'acacia dilué ou du “mélange de Bhatkar” (BHATKAR & WHITCOMBS, 1970), et des proies vivantes (dro-

³ Fluon® est une marque déposée. Ce nom commercial désigne un polymère de tétrafluoroéthylène agissant comme un lubrifiant : le fait de recouvrir une paroi verticale de Fluon® empêche les fourmis d'y grimper.

sophiles *Drosophila melanogaster*). Notons qu'il est possible, lorsque l'on dispose d'une colonie particulièrement populeuse, de connecter deux des nids décrits ci-dessus à un même milieu extérieur commun. Les fourmis se répartissent alors de façon équivalente dans les deux nids.

La température des locaux d'élevage est maintenue entre 25 et 30°C, leur taux d'hygrométrie entre 40 et 70%, et la photopériode est de 12 heures, avec un éclairage de 08h00 à 20h00.

2.2. Avantages et inconvénients de l'élevage

2.2.1. Composition des nids

L'espèce étant monogyne mais polycalique, la présence d'une reine dans chaque nid d'élevage n'est pas une nécessité absolue. On pourra ainsi conserver durablement des colonies sans reine, la longévité des ouvrières (environ deux ans) compensant l'absence de leur renouvellement.

L'activité de fourragement, notamment la capture de proies, est maintenue même en l'absence de couvain : des fourrageuses sont donc toujours disponibles pour les expérimentations. Néanmoins, chaque nid n'offre qu'un nombre très limité de fourrageuses (deux ou trois individus effectuant des allers-retours fréquents pour approvisionner l'ensemble de la colonie), ce qui réduit les effectifs expérimentaux.

2.2.2. Température et humidité

Les colonies tolèrent une large gamme de températures. De même, l'humidité des nids de plâtre peut varier ; en effet, en milieu naturel, si les nids se trouvent généralement dans des zones de terre humide, il arrive d'en rencontrer sur des terrains secs et sablonneux (BEUGNON, *comm. pers.*, 2005). L'excès d'humidité est toutefois à proscrire pour deux raisons : les larves semblent incapables de s'y développer et la pourriture des cadavres y est favorisée (chez *G. destructor*, les cadavres ne sont pas expulsés du nid mais stockés dans celui-ci après avoir été partiellement consommés).

2.2.3. Parasites et maladies

L'élevage de *G. destructor* en laboratoire est délicat, et il est difficile de conserver durablement des colonies populeuses. L'espèce s'avère particulièrement sensible aux acariens. Ceux-ci peuvent être introduits par l'intermédiaire des proies vivantes placées dans les aires de fourragement. PASSERA (1969) avait déjà remarqué qu'une humidité excessive des nids était susceptible de favoriser la prolifération d'acariens.

Apprentissage de règles de déplacement sensorimotrices

1



Gigantiops destructor, ouvrière marquée au niveau du thorax
(photo A. Wystrach)

Les résultats expérimentaux présentés dans cette partie font l'objet de la publication suivante :

MACQUART D., LATIL G. & BEUGNON G. (2008). Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*. *Animal Behaviour* 75, 1693-1701.

1. Problématique et objectifs

Nous avons vu dans l'Introduction Générale que les fourmis peuvent employer différentes stratégies de navigation lors du suivi de routes. Le guidage visuel apparaît comme la stratégie la plus étudiée, notamment chez les fourmis du désert des genres *Cataglyphis* et *Melophorus*. Chez ces espèces, les routes pourraient être mémorisées sous la forme d'une série d'images de repères visuels (*snapshots*) associées à des vecteurs locaux encodant les directions de déplacement (BISCH-KNADEN & WEHNER, 2003a ; COLLETT & COLLETT, 2004 ; COLLETT *et al.*, 1998 ; 2003a,b ; GRAHAM *et al.*, 2003 ; KOHLER & WEHNER, 2005 ; WEHNER *et al.*, 2006). Plusieurs *snapshots* pourraient même être mémorisés afin de faciliter le guidage vers un même repère ou vers le but (JUDD & COLLETT, 1998 ; HARRIS *et al.*, 2007). Une telle stratégie de navigation peut donc apparaître complexe d'un point de vue cognitif, ou du moins exigeante vis-à-vis de la charge mnésique des fourmis, si l'on considère que (1) ces dernières suivent généralement des routes de plusieurs dizaines de mètres de long, bordées de nombreux repères (dans certains cas, ceux-ci peuvent même former un réseau labyrinthique de buissons relativement identiques en taille et en forme, selon la description donnée par KOHLER & WEHNER, 2005) et (2) un même individu peut mémoriser plusieurs routes (une route aller et une route retour (WEHNER *et al.*, 2006), ou plusieurs routes allers (SOMMER *et al.*, 2008)), ce qui augmente d'autant le nombre de repères et de vecteurs associés (COLLETT *et al.*, 2006).

Etant données la longueur des routes de *G. destructor* (jusqu'à au moins 20 mètres d'après BEUGNON *et al.*, 2005) et la complexité visuelle de l'environnement forestier dans lequel elles sont suivies, on peut supposer que la stratégie d'orientation décrite ci-dessus s'avère particulièrement complexe et exigeante d'un point de vue cognitif. En partant de ce principe, il est probable que l'emploi de stratégies entraînant une charge mnésique moindre procure un avantage aux fourmis. Par exemple, l'hypothèse dite de l'apprentissage moteur (*motor learning hypothesis* : STAMPS, 1995 ; SRINIVASAN & ZHANG, 2004) suggère que différents animaux apprennent des programmes moteurs individuels (définis comme un ensemble d'actions motrices ponctuelles ordonnées dans une série temporelle) et spécifiques d'un lieu donné, permettant d'accroître la rapidité, la sécurité et l'efficacité de leurs déplacements au sein de territoires familiers. Dans cette hypothèse, l'aspect moteur prime sur l'aspect sensoriel et cognitif d'un processus d'apprentissage spatial. A titre d'exemple, BISCH-KNADEN & WEHNER (2001) ont démontré l'utilisation d'instructions procédurales égocentriques (routines motrices) par des fourmis lors du contournement d'une barrière placée sur leur route (*cf.* § 1.3.2.4 : "Le cas complexe des barrières") : les fourmis sont capables de faire un choix directionnel fondé sur des indices locomoteurs et non sur les caractéristiques visuelles de l'obstacle.

L'objectif du travail expérimental suivant a donc consisté à tester le rôle éventuel de processus sensorimoteurs lors d'apprentissages spatiaux chez la fourmi *G. destructor*. Nous avons voulu vérifier si ces fourmis étaient capables d'apprendre différents programmes locomoteurs (mouvements algorithmiques), leur permettant de sélectionner les directions appropriées en différents points successifs d'un parcours, sans recourir à des indicateurs visuels. Ces expériences ont été me-

nées dans des conditions contrôlées de laboratoire et ont nécessité l'emploi de labyrinthes, dans lesquels les choix des insectes et l'éventuelle progression de leurs performances d'apprentissage peuvent être relevés avec précision. Selon COLLETT & ZEIL (1998), les résultats obtenus dans ce type de dispositif peuvent être extrapolés afin d'expliquer les comportements d'orientation le long de routes plus longues. Ces labyrinthes consistent en une succession linéaire de chambres identiques et dépourvues de toutes cibles visuelles distinctives. Les fourmis ont été entraînées durant leurs trajets retour, ce qui assure généralement des apprentissages plus efficaces qu'à l'aller (SCHNEIRLA, 1953) ; elles ont été confrontées à des labyrinthes de complexité variable, permettant de tester l'apprentissage de règles de déplacement sensorimotrices plus ou moins complexes, telles que des répétitions, des alternances et des séquences aléatoires.

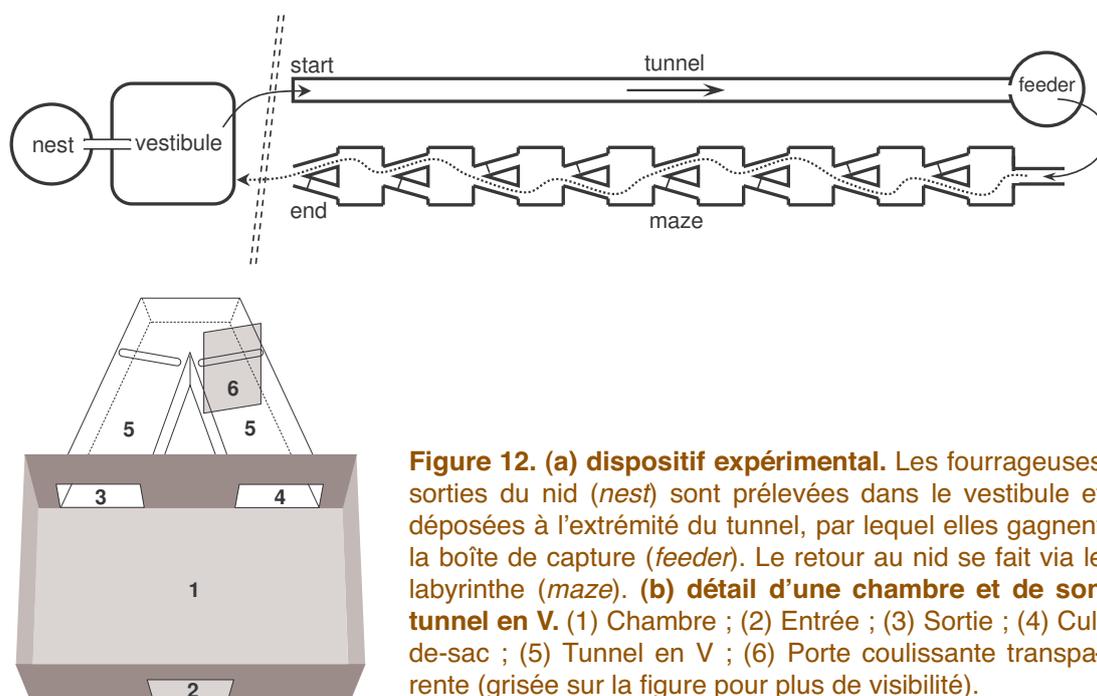
2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel biologique

Des fourmis issues de onze colonies de *G. destructor* ont été utilisées dans ces expériences. Les colonies ont été récoltées en Guyane française en avril 2004 et octobre 2005, et élevées au laboratoire dans les conditions décrites au chapitre *Modèle biologique et conditions d'élevage*.

2.2. Dispositif expérimental

Le labyrinthe dichotomique (**Figure 12a**) est du même type que celui utilisé par CHAMERON *et al.* (1998) dans leur étude sur la fourmi *Cataglyphis cursor*. Quelles que soient les conditions expérimentales, les trajets dans le dispositif sont effectués individuellement (à tout moment, jamais plus d'une fourmi ne peut se trouver dans le dispositif). Les fourmis, prélevées dans le vestibule raccordé au nid, sont transférées manuellement à l'extrémité d'un tunnel rectiligne de 120 cm de long aux parois enduites de Fluon®. Lorsqu'elles atteignent l'autre extrémité du tunnel, les fourmis pénètrent dans une boîte de capture où se trouve la proie (*Drosophila melanogaster*) qui sera ramenée au nid *via* le labyrinthe de Plexiglas, constitué d'une série de chambres identiques. Chaque chambre comporte une entrée et deux sorties, et deux chambres consécutives sont reliées par un tunnel en V équipé de portes coulissantes (**Figure 12b**). Ces dernières permettent de définir, pour chaque chambre du labyrinthe, une sortie menant à la chambre suivante et un cul-de-sac imposant un demi-tour.



Selon les conditions expérimentales, on fera varier le nombre de chambres constituant le labyrinthe (5, 8, ou 10 chambres) ainsi que la position des portes coulissantes dans les tunnels en V. Les fourmis seront donc confrontées à des labyrinthes de complexité variable. Le but de cette étude consiste à déterminer si les fourmis sont capables d'apprendre à s'orienter correctement dans ces labyrinthes, en choisissant de sortir de chaque chambre par la branche ouverte du tunnel (simplement dénommée "sortie"), sans pénétrer au préalable dans le cul-de-sac. Dans tous les cas, les chambres étant identiques, on s'attend à ce que seules des informations de nature idiothétique permettent aux fourmis de choisir la sortie appropriée à chaque étape de leur progression dans le labyrinthe.

2.3. Protocole expérimental

Le suivi individuel des performances requiert que chaque fourmi participante soit marquée avec un "dossard" numéroté collé sur le thorax, ou bien avec une ou plusieurs taches de peinture (sur le thorax et/ou l'abdomen).

Après un passage dans le labyrinthe, chaque fourrageuse regagne le nid (*cf.* **Figure 12a**) et y dépose sa proie. Il faut donc attendre sa sortie spontanée dans le vestibule avant de l'introduire à nouveau dans le dispositif expérimental. Cette méthode permet de respecter le rythme de fourragement de chaque individu.

2.3.1 Mesure des performances

Un score individuel d'apprentissage est calculé à chaque passage dans le labyrinthe. Il s'agit du pourcentage de choix corrects au cours du passage, calculé comme suit :

$$\text{Score} = (\text{nombre de choix corrects} \times 100) / (\text{nombre de boîtes})$$

Ce score peut donc varier de 0% (aucun choix correct) à 100 % (choix corrects dans toutes les chambres). Pour chaque tâche sensorimotrice, une courbe d'apprentissage représentera l'évolution du score moyen (moyenne des scores des fourmis du groupe) au cours des passages successifs dans le labyrinthe (voir par exemple **Figure 13a**).

Le temps passé dans le labyrinthe a également été enregistré pour chaque passage individuel. Le chronomètre est déclenché lorsque la fourmi fait son premier choix (correct ou incorrect) dans la première chambre, et stoppé lorsqu'un choix correct est fait dans la dernière chambre (*i.e.* lorsque la fourmi trouve la sortie). Comme pour les scores d'apprentissage, des courbes représenteront l'évolution des temps moyens de parcours pour chaque tâche (voir par exemple **Figure 13b**).

2.3.2 Tâche de répétition

Le labyrinthe comporte 8 chambres et les sorties se situent toutes du même côté : à droite (D) pour le groupe A (DDDDDDDD, n = 12 fourmis) et à gauche (G) pour le groupe B (GGGGGGGG, n = 12 fourmis).

Après l'entraînement sur un côté donné, 11 fourmis sont entraînées dans la configuration opposée, afin de tester si l'apprentissage de cette nouvelle tâche sensorimotrice est affecté par l'apprentissage de la tâche précédente : 5 fourmis du groupe A sont transférées dans un labyrinthe comportant des sorties sur la gauche (GGGGGGGG), et 6 fourmis du groupe B sont transférées dans un labyrinthe comportant des sorties sur la droite (DDDDDDDD).

2.3.3 Tâche d'alternance simple

Le labyrinthe comporte 8 chambres et les sorties se situent alternativement à gauche et à droite. On distingue deux groupes de fourmis, selon la position (gauche ou droite) de la sortie dans la première chambre : le groupe C (n = 10 fourmis) emprunte un labyrinthe de type GDGDGDGD, et le groupe D (n = 9 fourmis) emprunte son "équivalent miroir", de type DGDGDGDG.

2.3.4 Tâche d'alternance double

Le labyrinthe comporte toujours 8 chambres mais les sorties sont agencées selon une double alternance. Selon la position de la sortie dans la première chambre, on distingue le groupe E (n = 13 fourmis), qui parcourt un labyrinthe de type GGDDGGDD, et le groupe F (n = 11 fourmis), qui parcourt son équivalent miroir, de type DDGGDDGG.

2.3.5 Séquences irrégulières

Contrairement aux tâches précédentes, le labyrinthe ne comporte plus que 5 chambres et l'enchaînement des sorties successives ne comporte aucune régularité. Chaque fourmi du groupe (n = 16) se voit assignée une séquence particulière pseudo-aléatoire, *e.g.* DGDDG, ou DDGGD, GGDGD, GDGGD... (pour éviter une possible simplification de la tâche, aucune séquence ne comporte plus de deux sorties consécutives d'un côté donné, comme DGGGD ou GGDDD...). Aucune règle de déplacement simple ne peut donc permettre à ces fourmis de négocier le labyrinthe sans erreurs, il leur faudra au contraire apprendre une séquence spécifique de changements de direction.

2.3.6 Extension des labyrinthes

Lorsque les scores d'apprentissage atteignent le niveau de saturation (*i.e.* lorsqu'ils ne s'améliorent plus notablement), les fourmis sont testées dans des versions rallongées des labyrinthes.

Les fourmis entraînées sur les tâches de répétition et d'alternance (simple et double) sont testées dans des labyrinthes comprenant deux chambres additionnelles (donc dix chambres au total), et leurs choix dans ces extensions sont analysés : des choix faits dans la continuité logique du labyrinthe indiqueraient l'apprentissage et

l'extrapolation de règles simples de déplacement. Par exemple, les choix attendus pour les tâches de répétition, alternance simple et double, seraient respectivement : **DDDDDDDDDD** (ou **G...GG**), **GDGDGDGDGD** (ou **D...DG**) et **GGDDGGDDGG** (ou **D...DD**).

Les fourmis entraînées sur des séquences irrégulières sont testées dans des labyrinthes comprenant 5 chambres additionnelles, afin de déterminer si les séquences suivies dans les 5 premières chambres sont reproduites dans les extensions, ou si les choix y sont aléatoires.

2.3.7 Contrôles

Les tests suivants sont effectués lorsque les scores d'apprentissage atteignent le niveau de saturation :

- Ouverture (n = 27 fourmis) : toutes les portes coulissantes sont retirées afin de vérifier que les choix des fourmis ne reposent pas sur la présence de ces portes dans l'une ou l'autre branche des tunnels.

- Rotation (n = 27) : les labyrinthes subissent une rotation de 90° dans le sens antihoraire, pour empêcher l'utilisation éventuelle de repères visuels extérieurs aux labyrinthes.

- Mélange (n = 15) : les chambres sont interverties afin d'exclure l'utilisation d'éventuels indices visuels ou odorants à l'intérieur des labyrinthes.

Pour chaque fourmi, le score (pourcentage de choix corrects) obtenu lors de chaque test (S_{test}) est comparé au score précédent, obtenu en conditions d'entraînement ($S_{\text{référence}}$). On calcule la différence entre ces deux scores : $\Delta S = S_{\text{test}} - S_{\text{référence}}$. La comparaison de cette différence avec une différence théorique de 0 erreurs (test t) permettra d'analyser l'effet éventuel de chaque type de test sur les performances des fourmis.

3. Résultats

3.1. Tâches de répétition

Comme le montre la **Figure 13a**, on observe une augmentation significative du score d'apprentissage de la première tâche au fur et à mesure des passages successifs dans le labyrinthe (ANOVA sur mesures répétées, $F_{11,220} = 66,15$; $P < 0,0001$). Au cours du premier passage, les fourmis font des choix aléatoires (score = 54,1 %) puis apprennent rapidement à “tourner du bon côté” dans chaque chambre. Le type de cette première tâche de déplacement latéralisé (répétition à gauche ou répétition à droite) n'a pas d'influence sur les performances ($F_{1,20} = 0,31$; $P = 0,58$).

Durant les premiers trajets, les fourmis explorent le labyrinthe pendant environ 5 minutes (**Figure 13b**), marchant sur toutes les parois de chaque chambre et essayant à plusieurs reprises de forcer le passage à travers les sorties fermées. Après cette phase d'exploration, le temps passé dans le labyrinthe diminue rapidement (moins d'une minute) : les fourmis étant familiarisées avec la configuration spatiale du dispositif, toute erreur (choix d'une sortie fermée) est immédiatement corrigée par un demi-tour menant directement à la sortie ouverte. Ce comportement permet une progression rapide à travers le labyrinthe, et les pertes de temps au niveau des sorties fermées n'ont qu'une influence mineure sur le temps total passé dans le labyrinthe.

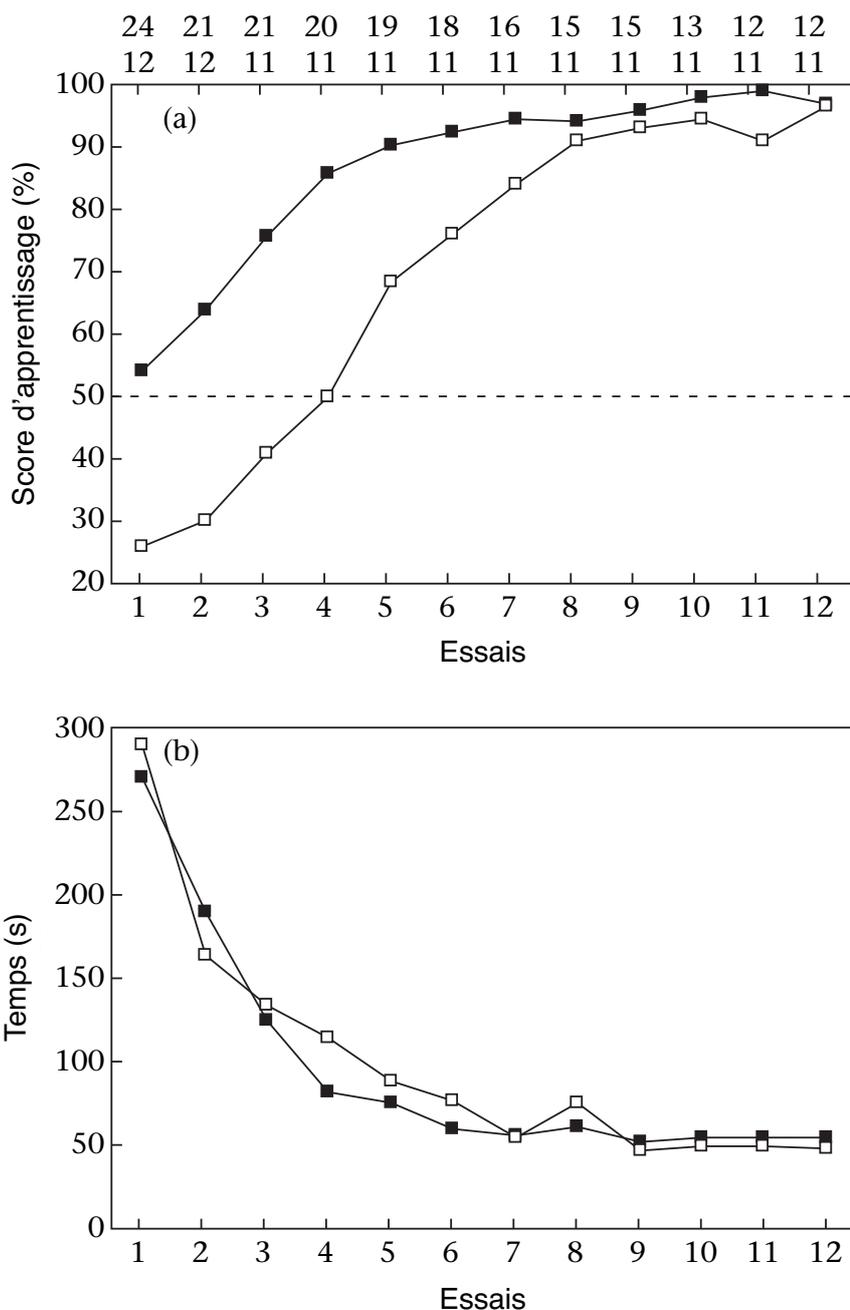


Figure 13. Apprentissage progressif de tâches de répétition. **(a)** Taux d'apprentissage en fonction des passages successifs. *En noir* : taux d'apprentissage des fourmis lors de leur première tâche de répétition (le type de répétition n'ayant pas d'influence significative sur les performances, les groupes A et B sont représentés sur la même courbe). *En blanc* : taux d'apprentissage des fourmis lors de la tâche opposée après inversion de la consigne (groupes A et B représentés sur la même courbe). *Pointillés* : choix aléatoires. Les nombres figurant au-dessus des graphiques indiquent l'effectif pour les deux tâches (ligne supérieure : première tâche ; ligne inférieure : tâche opposée). Comme pour l'ensemble des graphiques, les moyennes obtenues avec moins de 5 individus ne sont pas représentées. **(b)** Temps passé dans le labyrinthe en fonction des passages successifs. *En noir* : temps écoulé lors de la première tâche de répétition (groupes A et B représentés sur la même courbe). *En blanc* : temps écoulé lors de la tâche opposée (groupes A et B représentés sur la même courbe).

Les fourmis testées dans des labyrinthes étendus (comportant deux chambres supplémentaires) font des choix corrects dans les extensions (**Tableau 4** : 95,2 % de choix corrects) : elles choisissent les sorties situées du même côté que dans les huit chambres précédentes. Ce résultat suggère l’extrapolation, dans les extensions, d’une règle motrice (“tourner toujours du même côté”) préalablement apprise pendant l’entraînement.

Lorsqu’elles sont transférées dans un labyrinthe présentant une configuration opposée, les fourmis tournent systématiquement dans la mauvaise direction au cours des premiers passages et obtiennent donc des scores bas (**Figure 13a**). Elles finissent toutefois par apprendre cette nouvelle tâche (accroissement significatif du score d’apprentissage au fur et à mesure des passages : ANOVA sur mesures répétées, $F_{11,220} = 6,09$; $P < 0,0001$), mais significativement moins rapidement que la tâche précédente ($F_{1,20} = 29,07$; $P < 0,0001$). Cela suggère que l’apprentissage préalable d’une règle motrice donnée interfère dans l’apprentissage de la règle opposée.

3.2. Tâches d’alternance

Pour les deux types de tâches (alternance simple et alternance double), les scores d’apprentissage augmentent significativement au cours des passages successifs (**Figure 14a**, $F_{11,264} = 15,60$; $P < 0,0001$), mais les scores les plus élevés (autour de 85 %) sont inférieurs à ceux obtenus sur les tâches de répétition (proches de 100 %).

Aucune différence significative n’a été mise en évidence entre les performances respectives des groupes C, D, E et F, ce qui signifie que ni le type de tâche (alternance simple ou double) ni le côté de départ (gauche ou droite) pour une tâche donnée n’ont eu d’effet sur l’apprentissage.

De même que pour les tâches de répétition, le temps passé dans le labyrinthe décroît rapidement au cours de l’apprentissage (**Figure 14b**), les fourmis se déplaçant environ quatre fois plus vite lorsque la configuration spatiale du dispositif est connue.

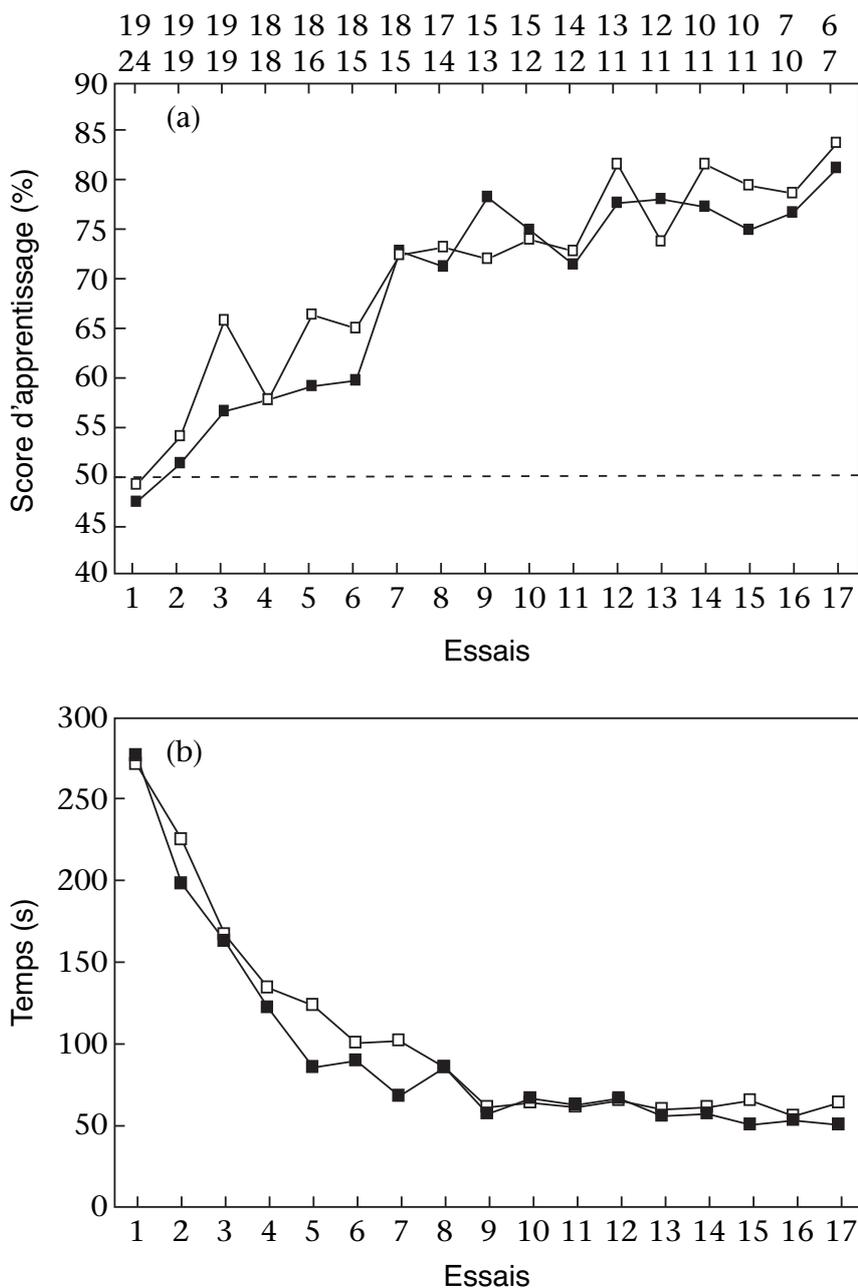


Figure 14. Apprentissage progressif des tâches d'alternance. **(a)** Taux d'apprentissage en fonction des passages successifs. *En noir* : taux d'apprentissage de la tâche d'alternance simple (le côté de départ n'ayant pas d'influence significative sur les performances, les groupes C et D sont représentés sur la même courbe). *En blanc* : taux d'apprentissage de la tâche d'alternance double (groupes E et F représentés sur la même courbe). *Pointillés* : choix aléatoires. Les nombres figurant au-dessus des graphiques indiquent l'effectif pour les deux tâches (ligne supérieure : alternance simple ; ligne inférieure : alternance double). **(b)** Temps passé dans le labyrinthe en fonction des passages successifs. *En noir* : temps écoulé lors de la tâche d'alternance simple (groupes C et D représentés sur la même courbe). *En blanc* : temps écoulé lors de la tâche d'alternance double (groupes E et F représentés sur la même courbe).

Lors des tests dans les labyrinthes rallongés, les fourmis obtiennent de bons scores dans la première des deux chambres supplémentaires (**Tableau 4** : en moyenne, 88,8 % de choix corrects pour l’alternance simple ; 71,4 % pour l’alternance double), mais pas dans la seconde (55,5 % de choix corrects pour l’alternance simple ; 14,3 % pour l’alternance double). Ces résultats suggèrent que les fourmis ont commencé à extrapoler une règle sensorimotrice de déplacement dans la première chambre additionnelle, mais n’ont pas continué dans la seconde.

3.3. Séquences irrégulières

Comme précédemment, le score d’apprentissage moyen au départ est proche de 50 % (ce qui traduit un choix aléatoire de la sortie dans chaque chambre), avant de connaître un accroissement significatif au cours des passages successifs (**Figure 15a**, ANOVA sur mesures répétées, $F_{11,88} = 7,82$; $P < 0,0001$). Cela suggère que les fourmis sont capables d’apprendre un enchaînement particulier de commandes motrices, ne comportant pas de régularité.

Enfin, comme lors des expériences précédentes, les fourmis se déplacent de plus en plus rapidement dans les labyrinthes (**Figure 15b**). On note une division par deux du temps d’exécution de la tâche dès le deuxième passage (plus tôt que dans les autres types de labyrinthes), ce qui s’explique probablement par la longueur réduite (5 chambres au lieu de 8) des labyrinthes irréguliers.

Dans les extensions des labyrinthes (séquence doublée, 10 chambres au total), les fourmis ne reproduisent pas les séquences sensorimotrices apprises dans les 5 premières chambres, et font des choix aléatoires (**Tableau 4** : 52,7% de choix corrects). Ces résultats suggèrent que les fourmis ont appris une séquence précise de 5 choix directionnels (non extrapolable), et non une règle locomotrice générale.

Tableau 4. Pourcentages de choix corrects dans les extensions des labyrinthes. Tâches de répétition (deux chambres additionnelles) : $n = 21$ fourmis ; tâches d’alternance simple (deux chambres additionnelles) : $n = 9$ fourmis ; tâches d’alternance double (deux chambres additionnelles) : $n = 7$ fourmis ; séquences irrégulières (cinq chambres additionnelles) : $n = 11$ fourmis. Toutes les sorties sont ouvertes dans les extensions.

	<i>Répétition (%)</i>	<i>Alternance simple (%)</i>	<i>Alternance double (%)</i>	<i>Séquences irrégulières (%)</i>
Score dans les extensions	95,2	72,2	42,8	52,7
Score dans la première chambre additionnelle	100	88,8	71,4	
Score dans la seconde chambre additionnelle	90,5	55,5	14,3	

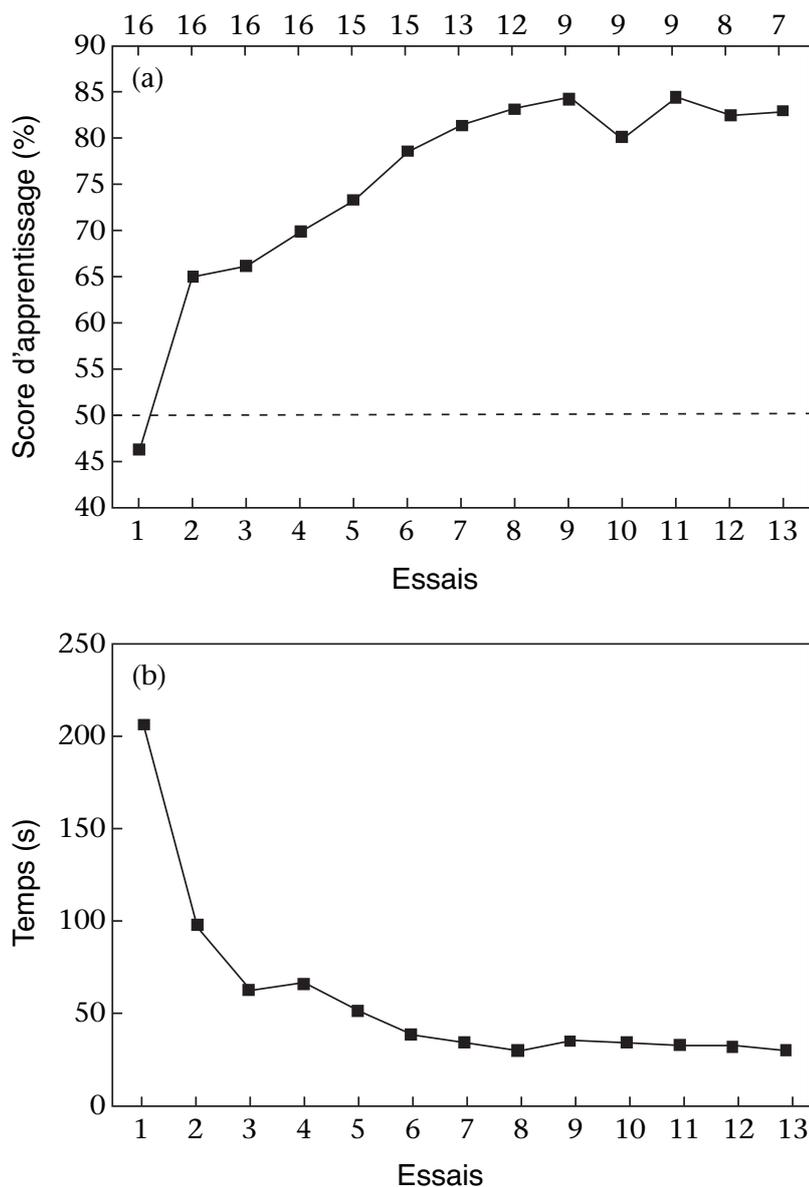


Figure 15. Apprentissage progressif de séquences irrégulières. **(a)** Taux d'apprentissage en fonction des passages successifs. *Pointillés* : choix aléatoires. Les nombres figurant au-dessus des graphiques indiquent l'effectif. **(b)** Temps passé dans le labyrinthe en fonction des passages successifs.

3.4. Contrôles

Pour toutes les conditions expérimentales, ni le type de tâche (répétition, alternance simple, double, séquence irrégulière) ni le type de test (ouverture, mélange ou rotation) n'ont d'effet significatif sur la différence ΔS (rappel : $\Delta S = S_{\text{test}} - S_{\text{référence}}$; cf. § 2.3.7). Ceci permet l'analyse simultanée de tous les résultats des différents tests, quelles que soient les tâches d'apprentissage. Cette analyse indique qu'aucun des trois types de tests pratiqués n'affecte significativement les performances des

fourmis ($\Delta S = -0,01 \pm 0,65$; test t d'une éventuelle différence entre cette valeur et une valeur théorique de 0 erreurs : $t_{68} = -0,18$, n.s.). Cela indique qu'aucun indice visuel (comme une réflexion lumineuse sur les glissières) ou odorant (flux d'air chargé ou non d'odeurs) n'est utilisé pour l'orientation dans les labyrinthes. Ces résultats sont indirectement confirmés par les performances des fourmis entraînées sur une tâche de répétition, puis transférées dans la configuration opposée : les insectes choisissent presque systématiquement les sorties fermées.

4. Discussion

Cette série d'expériences avait pour but de tester la capacité de *G. destructor* à s'orienter dans des labyrinthes dichotomiques lors du retour au nid et à apprendre des règles sensorimotrices de déplacement, sans recourir à des indices visuels lors des choix d'orientation. Nous avons mis en évidence une grande facilité d'apprentissage des règles locomotrices dites de répétition ("toujours choisir la sortie de gauche", ou "toujours choisir la sortie située de droite", selon les cas). Cela rejoint les observations de ZHANG *et al.* (2000), montrant que des abeilles *Apis mellifera* apprennent rapidement à sortir d'un labyrinthe nécessitant le choix répété de toutes les sorties situées d'un côté donné. Les fourmis *Gigantiops* ont également appris les règles sensorimotrices dites d'alternance simple (dans chaque chambre du labyrinthe, choix de la sortie située du côté opposé à la sortie précédente), mais avec davantage de difficultés (tant d'apprentissage que d'exécution) que les règles de répétition. Cela est encore comparable aux résultats de ZHANG *et al.* (2000), montrant que les abeilles apprennent presque aussi bien les règles d'alternance simple que les règles de répétition.

Nos résultats montrent donc que chez *G. destructor*, une tendance à "toujours tourner du même côté" (ou "toujours répéter le même choix") l'emporte nettement sur le comportement dit d'alternance spontanée (nous emploieront pour le désigner le sigle anglo-saxon répandu "SAB", pour "spontaneous alternation behaviour"). Le SAB, répandu tant chez les invertébrés que chez les vertébrés (TOLMAN, 1925 ; HUGHES, 2004), désigne la tendance des animaux à alterner leurs choix dans des labyrinthes dichotomiques en T ou en Y. Chez l'insecte, les études du SAB sont limitées (HUGHES, 1989 ; ZHANG *et al.*, 1996 ; 2000) et contradictoires (*cf.* la revue de LESTER, 1968). Par exemple, la drosophile *D. melanogaster* a une tendance à la répétition lors de déplacements libres dans un labyrinthe en T multiple (MURPHEY, 1965), et une tendance à l'alternance après un tournant forcé (MAY & WELLMAN, 1968). Au contraire, selon DINGLE (1962), les fourmis *Formica subintegra* et *Camponotus noveboracensis*, ne montrent pas de tendance à alterner après un tournant forcé (bien que cela soit en opposition avec les conclusions de SCHNEIRLA, 1929). L'ensemble de ces études suggère donc que la tendance marquée à la répétition observée chez *G. destructor* est commune à plusieurs espèces de fourmis.

Dans les extensions des labyrinthes (deux chambres supplémentaires), les fourmis ont extrapolé les règles sensorimotrices suivies dans les 8 chambres précédentes. Cela rappelle à nouveau les conclusions de ZHANG *et al.* (2000) sur l'apprentissage de règles motrices par les abeilles et leur extrapolation dans des parties nouvelles des labyrinthes. Toutefois, dans le cas de *G. destructor*, les taux de réussite des extrapolations sont plus importants pour les règles de répétition que pour les règles d'alternance (simple et double). Cela nous semble lié au degré de maîtrise des règles de déplacement, les répétitions étant mieux apprises (et donc plus facilement extrapolables) que les alternances. De plus, pour toutes les règles, le taux de réussite est moins élevé dans la seconde chambre des extensions que dans la première. Sachant

que l'estimation des distances peut interagir avec des tâches sensorimotrices chez *G. destructor* (CHEVARIN, 2006), il est possible que la distance supplémentaire à parcourir dans les extensions des labyrinthes perturbe le suivi des règles de déplacement.

Les fourmis ont également été capables d'apprendre des séquences aléatoires de changements de direction dans des labyrinthes irréguliers. Bien que ce type de tâche soit théoriquement plus difficile à maîtriser que les tâches de répétition ou d'alternance (aucune règle simple de déplacement n'étant utilisable), les scores d'apprentissage élevés semblent s'expliquer par la longueur réduite des labyrinthes, comprenant 5 chambres au lieu de 8. Les fourmis confrontées à des extensions de ces labyrinthes (la séquence d'entraînement à 5 chambres étant doublée) ne répètent pas la séquence sensorimotrice suivie dans les 5 premières chambres. Cette absence d'extrapolation semble indiquer que dans le cas des labyrinthes irréguliers, les fourmis mémorisent une séquence sensorimotrice donnée, c'est à dire un enchaînement précis de changements de direction, et non une règle simple de déplacement. Cette capacité à apprendre une séquence ordonnée de commandes sensorimotrices afin de négocier un labyrinthe sans l'aide d'indices visuels a également été démontrée chez l'abeille en vol (COLLETT *et al.*, 1993 ; ZHANG *et al.*, 1996).

Ces expériences accréditent l'hypothèse de l'apprentissage moteur formulée par Stamps (1995) : les fourmis sont capables d'apprendre des commandes motrices simples et de les combiner en une séquence précise, formant un programme moteur associé à un lieu donné (programme moteur leur permettant de se déplacer plus efficacement dans ce lieu). Nos résultats sont également comparables à ceux obtenus chez des abeilles en vol, bien que *G. destructor* n'apprenne pas aussi bien les séquences d'alternance que les séquences de répétition. En revanche, ces fourmis semblent plus aptes que des rats à négocier des séquences d'alternance double (HUNTER *et al.*, 1941). Ce type complexe d'apprentissage sensorimoteur n'a jamais été étudié chez d'autres insectes, à notre connaissance.

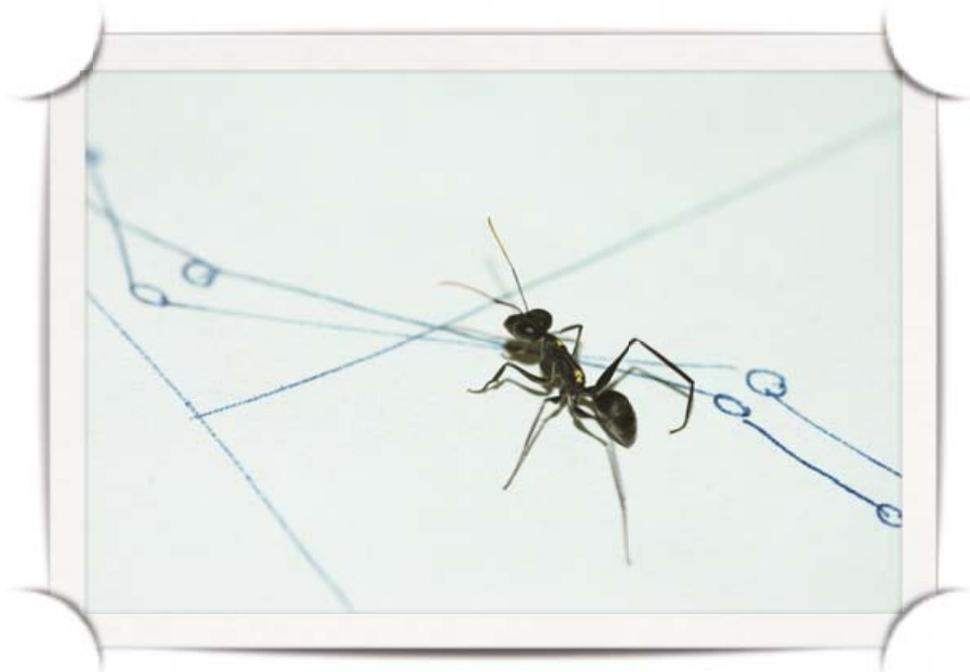
Au cours de leurs expériences, ZHANG *et al.* (2000) ont remarqué que deux des abeilles entraînées dans des labyrinthes irréguliers parvenaient à s'en extraire en appliquant une simple règle de répétition (et non la séquence complexe escomptée), bien que cela implique de choisir un certain nombre de sorties fermées. Bien que cela reste à quantifier, nous avons réalisé les mêmes observations chez *G. destructor* : il est en effet possible de suivre une règle de répétition afin de sortir des labyrinthes requérant des séquences d'alternance ou des séquences irrégulières. Lorsqu'une sortie fermée est rencontrée, un demi-tour permet d'accéder à la sortie ouverte adjacente, sans perte de temps excessive. Ce comportement a été relevé chez un grand nombre de fourmis, toutefois, au niveau individuel, l'emploi de cette stratégie alternative n'est pas constant, l'apprentissage de la règle de déplacement appropriée (minimisant les rencontres avec des sorties fermées) semblant être privilégié. Ces observations confirment toutefois la nette tendance à la répétition des actes moteurs chez *G. destructor*, et montrent, comme l'avait formulé ZHANG pour les abeilles, que les fourmis sont capables de développer des stratégies individuelles simples afin de s'acquitter de tâches de navigation complexes. Etant donné que les règles de répétition sont les plus simples à apprendre, il est probable que ces stratégies alternatives allègent la charge mnésique des fourmis.

Au vu de l'ensemble de ces résultats, il est probable que les capacités d'apprentissage sensorimoteur de *G. destructor* constituent un élément facilitateur du suivi de routes familières dans l'environnement complexe de la forêt néotropicale. Ce type de mémoire procédurale (*procedural knowledge*, cf. KNADEN *et al.*, 2006) pourrait donc jouer un rôle plus important qu'on ne le pense généralement dans les stratégies de navigation des insectes. De tels programmes moteurs, dont l'exécution est indépendante de l'identification de repères visuels, seraient susceptibles de diminuer le coût lié au traitement de l'information visuelle pendant la navigation. Leur emploi pourrait donc fournir un avantage aux insectes qui, à l'instar de *G. destructor*, se déplacent sur de longues distances dans un environnement visuellement complexe. En effet, selon STAMPS (1995), une stratégie de navigation efficace, en réduisant le temps passé dans un environnement hostile (c'est-à-dire tout ce qui se trouve à l'extérieur du nid pour *G. destructor*...), et donc le temps d'exposition aux intempéries ou aux prédateurs, constitue un avantage adaptatif pour les animaux.

Les capacités d'apprentissage procédural que nous avons mises en évidence ne doivent pas faire oublier le rôle des informations visuelles lors du suivi de route chez *G. destructor*. En outre, le dispositif expérimental utilisé se prête idéalement à l'étude des capacités à former des associations visuomotrices chez les fourmis, grâce à l'introduction de cibles visuelles. Cette étude fait l'objet du chapitre suivant.

Apprentissage d'associations visuomotrices

2



Ouvrière de *Gigantiops destructor* explorant un cahier de laboratoire.
Photo A. Wystrach.

1. Problématique et objectifs

Nous avons évoqué à plusieurs reprises l'importance des informations visuelles lors du suivi de route chez les hyménoptères (ROSENGREN, 1971 ; FUKUSHI & WEHNER, 2004 ; KOHLER & WEHNER, 2005 ; HARRIS *et al.*, 2007 ; NARENDRA *et al.*, 2007a, b). De nombreuses études suggèrent que plusieurs repères visuels sont mémorisés sous forme séquentielle le long des routes (voir par exemple COLLETT & COLLETT, 2004 ; WEHNER *et al.*, 2006).

Comme nous l'avons exposé dans la partie *Modèle biologique et conditions d'élevage*, les caractéristiques neuroanatomiques de *Gigantiops destructor* suggèrent l'importance des informations visuelles lors de la navigation chez cette formicine. CHAGNÉ *et al.* (2001) ont confirmé que l'espèce utilise des repères visuels terrestres lors de ses déplacements orientés : sur le terrain, des expériences de masquage de repères visuels naturels indiquent que *G. destructor* utilise des repères situés dans son champ de vision frontal (le masquage de ces repères à l'aide d'un écran perturbe les trajets retours familiers des fourrageuses). En revanche, le masquage de la canopée n'affecte pas les trajectoires, suggérant que *G. destructor* n'utilise pas prioritairement ce type de repères visuels dorsaux, contrairement à d'autres fourmis fourrageant en environnement tropical (HÖLLDOBLER, 1980 ; OLIVEIRA & HÖLLDOBLER, 1989). En laboratoire, des expériences de compensation de détour indiquent que les fourmis utilisent préférentiellement des repères visuels pris dans la pièce d'expérimentation pour localiser leur nid (CHAGNÉ *et al.*, 2001) : lorsque des fourmis sont lâchées dans une arène translucide suite à un détour imposé lors du retour au nid, elles s'orientent préférentiellement dans la direction du nid. La même expérience réalisée avec une arène aux parois opaques, masquant les repères visuels présents dans le champ de vision frontal et latéral, ne permet pas de relever une orientation préférentielle des insectes.

Nous avons voulu poursuivre, dans les conditions contrôlées du laboratoire, l'étude de l'apprentissage de repères visuels frontaux lors d'une tâche de navigation chez *G. destructor*. Plusieurs études montrent que les hyménoptères sont capables d'utiliser de tels repères afin de se déplacer efficacement au sein de labyrinthes. Les abeilles par exemple, sont capables d'associer des commandes motrices (comme "tourner à gauche" ou "tourner à droite") à des cibles visuelles colorées : les abeilles peuvent par exemple suivre une cible placée au-dessus de chaque sortie "correcte" (menant à la chambre suivante), les sorties "incorrectes" (voies sans issue) étant dépourvues de cibles (ZHANG *et al.*, 1996). Les abeilles sont également capables de choisir entre deux sorties en fonction de la couleur d'une cible placée sur la paroi distale de la chambre (COLLETT *et al.*, 1993 ; ZHANG *et al.*, 1996). Les cibles visuelles peuvent être associées à la longueur du trajet à parcourir dans le labyrinthe : selon COLLETT *et al.* (1996), les abeilles peuvent associer une figure donnée avec un trajet court, et une autre figure avec un trajet long.

L'utilisation de labyrinthes en Y simples (moins complexes que les labyrinthes séquentiels comportant une succession de chambres) a permis d'étudier de façon détaillée les capacités de perception et de discrimination de cibles

présentées verticalement chez l'abeille (*cf.* la revue de HORRIDGE, 1999). Comme nous l'avons vu en Introduction Générale (§ 3.2.4), ce dispositif expérimental a également contribué à préciser le type de format de représentation visuelle (paramétrique ou iconique) chez l'abeille. En particulier, l'emploi de barres noires présentées sur un fond blanc (*single bars*) a montré que les abeilles peuvent discriminer deux de ces cibles en se basant sur leur orientation (revues de HORRIDGE, 1999, 2000 et de SRINIVASAN, 1994 ; voir aussi HORRIDGE, 2003) ou sur l'angle visuel qu'elles sous-tendent (c'est à dire leur largeur apparente depuis un point donné de l'espace) (WEHNER, 1968).

Les fourmis sont également capables d'utiliser diverses cibles visuelles lors de tâches de navigation en labyrinthe. VOWLES (1965) a montré que les fourmis *Formica rufa* peuvent négocier un labyrinthe en T en fonction de l'orientation des rayures recouvrant ses parois. PASTERGUE RUIZ & BEUGNON (1994) et CHAMERON *et al.* (1998) ont entraîné des fourmis *Cataglyphis cursor* à parcourir des labyrinthes dichotomiques linéaires en discriminant une paire de cibles visuelles dans chaque chambre. Comme chez l'abeille, des études impliquant des cibles visuelles simples ont permis d'identifier certains des paramètres utilisés par les fourmis lors de la reconnaissance de ces repères. Ainsi, en plus de l'orientation mentionnée ci-dessus, et de la taille angulaire (DURIER *et al.*, 2003 ; HARRIS *et al.*, 2007), les fourmis *F. rufa* étudiées par Voss (1967) peuvent utiliser des paramètres comme le centre de gravité d'une cible noire, mais aussi le contraste entre les bords de la cible et un fond clair (les hyménoptères ne sont pas les seuls insectes à s'orienter en fonction de ces deux paramètres, comme l'ont montré WEHNER (1972) chez la drosophile et VARJU (1976) chez le ténébrion). Plus récemment, HARRIS *et al.* (2007) ont suggéré que *F. rufa* mémorise l'angle visuel d'un rectangle noir mais aussi des informations concernant ses bordures latérales droite et gauche, ces dernières informations jouant un rôle lors du guidage des fourmis vers le repère.

Nous avons donc étudié la capacité de *G. destructor* à utiliser des repères visuels frontaux (cibles bidimensionnelles) afin de parcourir efficacement un labyrinthe similaire à ceux employés dans notre précédente série d'expériences (Chapitre 1). CHEVARIN (2006) a montré que *G. destructor* est capable, dans ce même labyrinthe, de suivre ou d'éviter une cible visuelle achromatique (disque noir) placée au-dessus de l'une des deux sorties dans chacune des chambres. Dans nos expériences décrites ci-après, des cibles achromatiques (barres verticales variables en largeur) ont été placées sur la paroi distale de chaque chambre afin d'étudier la capacité des fourmis à les discriminer (et non plus simplement à les suivre ou à les éviter) et à leur associer une direction de déplacement. Les fourmis ont été soumises à différents types d'entraînements dans le but de vérifier si des routines motrices, telles que nous les avons mises en évidence au Chapitre 1 (en l'occurrence, des règles de répétition) peuvent interagir avec l'apprentissage de directions associées aux cibles visuelles.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel biologique

Des fourmis issues de onze colonies de *G. destructor* ont été utilisées dans ces expériences. Les colonies ont été récoltées en avril 2004 et octobre 2005, et élevées au laboratoire dans les conditions décrites au chapitre *Modèle biologique et conditions d'élevage*.

2.2. Dispositif expérimental

Le labyrinthe dichotomique (**Figure 16**) est du même type que celui utilisé dans notre série précédente d'expériences concernant l'apprentissage sensorimoteur (*cf.* Chapitre 1, § 2.2 p. 45 - *Dispositif expérimental*), à savoir une succession rectiligne de chambres reliées par des tunnels en V. Toutefois, à la différence des expériences réalisées précédemment, une cible visuelle bidimensionnelle occupe l'espace situé entre les deux sorties, sur la paroi distale de chaque chambre. Deux types de cibles sont présentées (**Figure 17**): une bande verticale large (2,4 cm) associée à la sortie ouverte à gauche, et une bande verticale étroite (0,2 cm) associée à la sortie ouverte à droite. Pour la première fois dans ce type de labyrinthe, l'emplacement des cibles visuelles a été choisi de façon à ce qu'elles soient contournées, ce qui tend à reproduire des actions naturelles de contournement de repères tridimensionnels le long d'une route. Dans toutes les études précédentes, les cibles étaient situées au-dessus des sorties des chambres, les fourmis passant donc en-dessous d'elles (voir par exemple CHAMERON *et al.*, 1998 ; CHEVARIN, 2006 ; CHAGNÉ, données non publiées).

Le labyrinthe est constitué de 6 chambres en conditions d'entraînement. Le but de cette étude consiste à déterminer si les fourmis sont capables d'apprendre à se servir des cibles visuelles pour s'orienter correctement dans le labyrinthe, sans pénétrer dans les culs-de-sac.

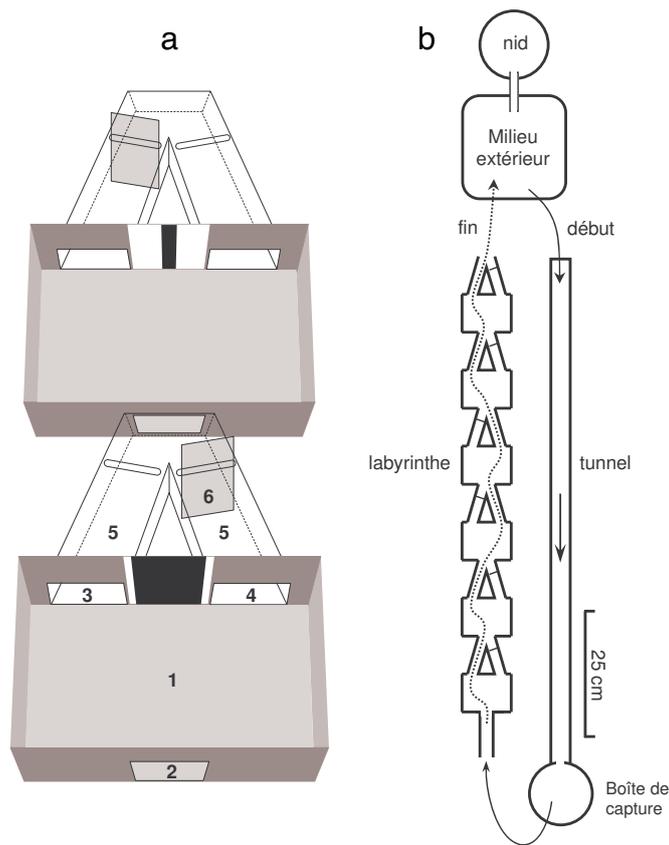


Figure 16. a : détail d'une chambre et de son tunnel en V. (1) Chambre ; (2) Entrée ; (3) Sortie ; (4) Cul-de-sac ; (5) Tunnel en V ; (6) Porte coulissante transparente (grisée sur la figure pour plus de visibilité). Une cible visuelle large est placée sur la paroi distale de la première chambre, entre les sorties 3 et 4. Une cible visuelle fine est représentée dans la seconde chambre. **b : vue d'ensemble du dispositif expérimental.** Les fourrageuses sortent du nid et sont prélevées dans le milieu extérieur et déposées à l'extrémité du tunnel, par lequel elles gagnent la boîte de capture. Le retour au nid se fait via le labyrinthe.

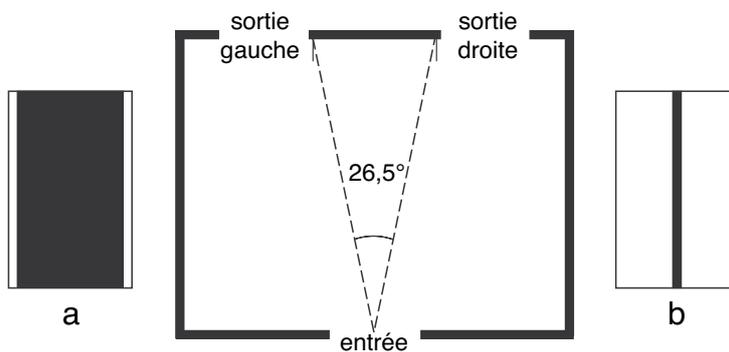


Figure 17. Cibles visuelles utilisées lors de l'entraînement. Les deux cibles ont une largeur totale (bande noire + fond blanc) de 2,8 cm, ce qui représente un angle visuel de $26,5^\circ$ aux yeux d'une fourmi se trouvant à 6 cm de distance, en position médiane dans l'entrée de la chambre (la hauteur des deux cibles est de 4,5 cm, soit toute la hauteur de la chambre). Depuis l'entrée, la bande large (a) et la bande étroite (b) représentent, respectivement, $22,5^\circ$ et 2° d'angle visuel.

2.3. Protocole expérimental

Comme dans les expériences d'apprentissage moteur, nous réalisons un suivi individuel des performances. Chaque fourmi participante est donc marquée avec un "dossard" numéroté collé sur le thorax, ou bien avec une ou plusieurs taches de peinture (sur le thorax et/ou l'abdomen). Les trajets dans le dispositif sont effectués individuellement (à tout moment, jamais plus d'une fourmi ne peut se trouver dans le dispositif). Les fourmis sont prélevées dans le vestibule raccordé au nid et transférées manuellement à l'extrémité d'un tunnel rectiligne de 100 cm de long aux parois enduites de Fluon®. Lorsqu'elles atteignent l'autre extrémité du tunnel, les fourmis pénètrent dans la boîte de capture où se trouve la proie (*Drosophila melanogaster*) qui sera ramenée au nid *via* le labyrinthe. Afin de s'assurer que les fourmis ne seront pas distraites de leur tâche de navigation par d'éventuels mouvements de la drosophile (ce qui entraîne, le cas échéant, un arrêt dans le labyrinthe durant lequel la proie est repositionnée dans les pièces buccales), cette dernière est tuée mécaniquement par l'expérimentateur quelques secondes avant la capture.

Après un passage dans le labyrinthe, chaque fourrageuse regagne le nid (Figure 16a) et y dépose sa proie. Il faut donc attendre sa sortie spontanée dans le vestibule avant de l'introduire à nouveau dans le dispositif expérimental. Cette méthode permet de respecter le rythme de fourragement de chaque individu.

2.3.1. Mesure des performances

Un score individuel d'apprentissage est calculé à chaque passage dans le labyrinthe. Il s'agit du pourcentage de choix corrects au cours du passage, calculé de la façon suivante :

$$\text{Score} = (\text{nombre de choix corrects} \times 100) / (\text{nombre de boîtes})$$

Ce score peut donc varier de 0% (aucun choix correct) à 100 % (choix corrects dans toutes les chambres). Les courbes d'apprentissage représenteront, comme au chapitre précédent, l'évolution du score moyen (moyenne des scores des fourmis du groupe) au cours des passages successifs dans le labyrinthe.

Le temps passé dans le labyrinthe a également été enregistré pour chaque passage individuel. Le chronomètre est déclenché lorsque la fourmi fait son premier choix (correct ou incorrect) dans la première chambre, et stoppé lorsqu'un choix correct est fait dans la dernière chambre (*i.e.* lorsque la fourmi trouve la sortie). Comme pour les scores d'apprentissage, des courbes représenteront l'évolution des temps moyens de parcours.

2.3.2. Tâche n°1 : conditions de référence

Chaque fourmi (groupe A, n = 14) effectue 16 passages dans le labyrinthe. A chaque passage, les fourmis sont confrontées à une séquence de 6 cibles visuelles, comme indiqué ci-dessous :

	<i>Position de la cible (de la boîte de capture vers le nid)</i>					
	1	2	3	4	5	6
1	L	L	E	L	E	E
2	E	E	L	E	L	L
3	L	E	E	L	E	L
4	E	L	L	E	L	E
5	L	E	L	L	E	E
6	E	L	E	E	L	L
7	E	L	L	E	E	L
8	L	L	E	E	L	E
9	L	L	E	L	E	E
10	E	E	L	E	L	L
11	L	E	E	L	E	L
12	E	L	L	E	L	E
13	L	E	L	L	E	E
14	E	L	E	E	L	L
15	E	L	L	E	E	L
16	L	L	E	E	L	E

Essais successifs

(L et E représentent, respectivement, les cibles Larges et Étroites.)

Chacune des 16 séquences comprend 3 cibles larges et 3 cibles étroites, dans un ordre pseudo aléatoire (l'enchaînement des cibles ne comporte pas de logique interne, et une même cible n'est jamais présentée plus de 2 fois consécutives, afin d'éviter toute facilitation de la tâche). De plus, chaque séquence de 6 cibles présente, dans la mesure du possible, une différence maximale avec la séquence précédente (comparer, par exemple, les séquences 1 et 2, ou les séquences 3 et 4, *etc.*). Cette variation permanente de la configuration du labyrinthe permet d'exclure (1) l'apprentissage d'une routine motrice fixe comme moyen efficace de navigation, les cibles visuelles constituant le seul indice "fiable" de direction, et (2) le suivi d'éventuelles traces olfactives laissées au cours du passage précédent.

La seule "régularité" est la suivante : les séquences 9 à 16 sont les mêmes que les séquences 1 à 8 ; la raison en est exposée au paragraphe ci-dessous.

2.3.3. Tâche n°2 : entraînement latéralisé et tests

Cette expérience a pour but de vérifier si l'ordre de présentation des cibles durant l'entraînement a un effet sur les performances des fourmis. Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, les ouvrières de *G. destructor* sont capables d'apprendre des règles motrices de déplacement en labyrinthe, les règles de répétition (choisir les sorties situées d'un même côté tout le long du labyrinthe) apparaissant comme les plus faciles à maîtriser. Nous exploiterons cette caractéristique afin de tenter de faciliter "l'apprentissage des cibles", c'est à dire l'association d'une commande motrice (tourner à gauche ou tourner à droite) à

chaque type de cible (association visuomotrice). Ainsi, au cours d'un même passage dans le labyrinthe, les fourmis seront confrontées à 6 répétitions d'une cible donnée, associée à la répétition de la commande motrice correspondante.

Suite à cet entraînement latéralisé (2 sous-groupes, B1 et B2, de 6 fourmis chacun), constitué de 8 passages dans le labyrinthe, les fourmis sont confrontées à 8 séquences pseudo aléatoires de référence (identiques à celles présentées lors de la tâche n°1). Les séquences présentées au cours de cette expérience sont donc les suivantes :

		Position de la cible (de la boîte de capture vers le nid) →														
		Sous-groupe B1							Sous-groupe B2							
		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6		
1		L	L	L	L	L	L		E	E	E	E	E	E		
2		L	L	L	L	L	L		E	E	E	E	E	E		
3		E	E	E	E	E	E		L	L	L	L	L	L		
4		E	E	E	E	E	E		L	L	L	L	L	L		
5		L	L	L	L	L	L		E	E	E	E	E	E		
6		L	L	L	L	L	L		E	E	E	E	E	E		
7		E	E	E	E	E	E		L	L	L	L	L	L		
8		E	E	E	E	E	E		L	L	L	L	L	L		
9		L	L	E	L	E	E		L	L	E	L	E	E		
10		E	E	L	E	L	L		E	E	L	E	L	L		
11		L	E	E	L	E	L		L	E	E	L	E	L		
12		E	L	L	E	L	E		E	L	L	E	L	E		
13		L	E	L	L	E	E		L	E	L	L	E	E		
14		E	L	E	E	L	L		E	L	E	E	L	L		
15		E	L	L	E	E	L		E	L	L	E	E	L		
16		L	L	E	E	L	E		L	L	E	E	L	E		

↓
Essais successifs

(Sous-groupe B2 : le principe est le même que pour le groupe B1, mais l'entraînement commence par une latéralisation à droite (cibles étroites) et se termine par une latéralisation à gauche (cibles larges)).

2.3.4. Contrôles

16 fourmis (10 dans le groupe A et 6 dans le groupe B) dont les scores d'apprentissage ont atteint un niveau de saturation sont testées dans le labyrinthe en l'absence des portes coulissantes transparentes, les cibles étant disposées selon une séquence pseudo aléatoire différente de la séquence expérimentée précédemment. Ce test permet de vérifier si des indices quelconques liés à la présence des portes coulissantes (réflexion lumineuse sur les portes au niveau des sorties fermées, odeur

ou flux d'air issus des sorties ouvertes) sont susceptibles d'influencer les choix des fourmis.

2.3.5. Tests de modification de la largeur des bandes

Des fourmis dont l'apprentissage est achevé (score atteignant un niveau de saturation après 16 passages) sont confrontées à un nouveau type de cible visuelle, présentant une bande noire de largeur intermédiaire (1,3 cm, soit 12° d'angle visuel à 6 cm de distance) par rapport aux bandes larges et étroites vues précédemment. Cette largeur intermédiaire a été déterminée en moyennant la largeur d'une bande large et d'une bande étroite. La largeur totale de la cible (bande noire + fond blanc) est inchangée, soit 2,8 cm (26,5° d'angle visuel).

Lors des tests, les fourmis sont confrontées à une séquence pseudo aléatoire de 6 choix dans laquelle des cibles intermédiaires (I) remplacent soit les cibles larges, (L) soit les cibles étroites (E) : par exemple E I E I I E ou L L I L I I. Les glissières transparentes sont retirées du dispositif.

Afin de maximiser la fiabilité des résultats, chaque test doit être précédé d'un passage en conditions standard (séquence pseudo aléatoire composée de trois cibles larges et de trois cibles étroites, glissières présentes) comportant au plus une erreur (LS = 83,3 %). Dans ces conditions, si une erreur est notée sur un type de cible (L ou E), c'est l'autre type de cible qui est remplacé par les cibles intermédiaires lors du test.

L'analyse des résultats de ces tests consiste, pour chaque type de cible, à relever le pourcentage de choix corrects à chaque passage dans le labyrinthe, et à comparer la moyenne de ces pourcentages avec une moyenne théorique de 50% représentant des choix aléatoires.

3. Résultats

3.1. Tâche n°1 : conditions de référence

L'évolution des performances globales (score d'apprentissage) des fourmis au cours des passages successifs dans le labyrinthe est représentée sur la **Figure 18** (courbe verte). La décomposition de ces performances globales, c'est à dire les scores d'apprentissage calculés pour chaque type de cible, est représentée sur la **Figure 19**. L'analyse de ces données décomposées indique que les passages répétés dans le labyrinthe ont une influence significative sur les scores d'apprentissage, et pas le type de cible (ANOVA sur mesures répétées, facteur "répétition" : $F_{15,360} = 5,82$; $P < 0,0001$; facteur "type de cible" : $F_{1,24} = 2,35$; $P = 0,14$; n.s. ; interaction : $F_{15,360} = 1,53$; $P = 0,09$; n.s.) : les fourmis apprennent à associer un changement de direction à chaque cible au cours des essais successifs. Les fourmis font des choix aléatoires lors du premier essai (**Figure 18**, LS = 50 %, soit 3 erreurs sur 6 chambres), puis apprennent progressivement à se servir des cibles visuelles pour choisir la sortie ouverte dans chacune des chambres (**Figure 18**, LS = 83,3 % au seizième essai, soit 1 erreur sur 6 chambres). Au cours des 6 derniers essais, les performances sont stables (LS \approx 80 %) malgré les modifications de l'ordre de présentation des cibles, ce qui indique que les fourmis sont capables de reconnaître chaque cible dans un contexte inhabituel (c'est à dire quelle que soit sa position dans la séquence) et ne suivent pas un programme moteur invariable d'un essai à l'autre (l'expression *programme moteur* désignant une séquence spécifique d'instructions motrices - cf. Chapitre 1).

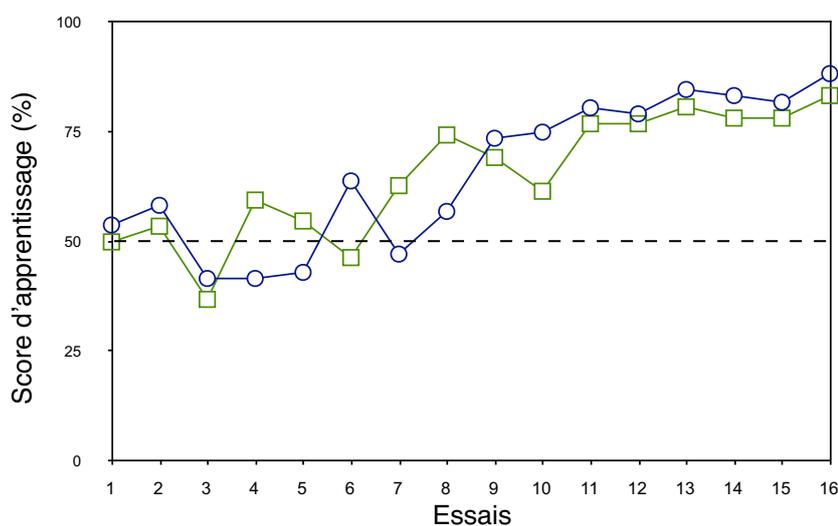


Figure 18. Evolution du score d'apprentissage moyen au cours des passages successifs dans le labyrinthe. **Tracé vert, carrés** : fourmis du groupe A (n =14, entraînement aléatoire). **Tracé bleu, cercles** : fourmis du groupe B (n =12, entraînement latéralisé). **Pointillés** : score théorique pour des choix aléatoires.

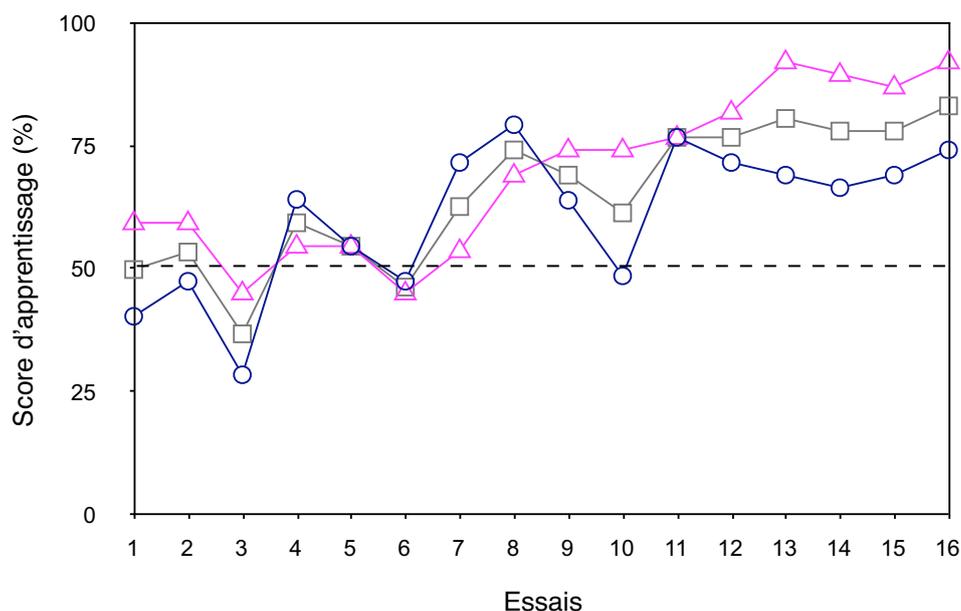


Figure 19. Evolution du score d'apprentissage pour chaque type de cible au cours des passages successifs dans le labyrinthe. **Tracé rose, triangles** : cibles étroites. **Tracé bleu, cercles** : cibles larges. **Tracé gris, carrés** : score global pour les deux types de cibles, identique au tracé vert de la Figure 18. **Pointillés** : score théorique pour des choix aléatoires.

3.2. Tâche n°2 : entraînement latéralisé et tests

Dès les premiers tests (essais n° 9 à 16), les scores d'apprentissage des fourmis ayant suivi un entraînement latéralisé (groupe B) atteignent un niveau comparable à ceux des fourmis entraînées en conditions de référence. L'analyse des données représentées sur la **Figure 18** indique que le facteur "répétition des passages dans le labyrinthe" a une influence significative sur les scores d'apprentissage, mais pas le facteur "groupe" (ANOVA sur mesures répétées, facteur "répétition" : $F_{15,315} = 12,94$; $P < 0,0001$; facteur "groupe" : $F_{1,21} = 0,08$; $P = 0,78$; n.s. ; interaction : $F_{15,315} = 2,02$; $P < 0,05$). Les résultats de ces tests suggèrent donc une importante capacité d'adaptation des fourrageuses à une nouvelle tâche d'orientation. Les fourmis sont en effet capables de répondre correctement aux deux types de cibles lorsqu'elles sont présentées au cours d'un même passage dans le labyrinthe (ce qui implique de fréquents changements de direction), alors qu'elles ont été entraînées sur des tâches de répétition.

3.3. Temps d'exécution des tâches

Pour les deux groupes de fourmis (A et B), l'évolution du temps total passé dans le labyrinthe (**Figure 20**) présente un profil comparable à celui observé lors de l'entraînement de fourmis sur différentes tâches d'apprentissage sensorimoteur (Chapitre 1). Les passages successifs ont une influence significative sur le temps passé dans le labyrinthe, mais pas le groupe (A ou B) d'appartenance des fourmis (ANOVA sur mesures répétées, facteur "répétition" : $F_{15,240} = 36,12$; $P < 0,0001$; facteur "groupe" : $F_{1,16} = 1,01$; $P = 0,32$; n.s. ; interaction : $F_{15,240} = 0,61$; $P = 0,86$; n.s.). Durant les premiers trajets, les fourmis explorent le labyrinthe pendant plusieurs minutes, marchant sur toutes les parois des chambres et s'engageant fréquemment dans les sorties fermées. Après cette phase d'exploration, le temps passé dans le labyrinthe diminue rapidement, les fourmis se familiarisant avec la configuration spatiale du dispositif et apprenant progressivement à utiliser les cibles visuelles pour choisir les sorties ouvertes.

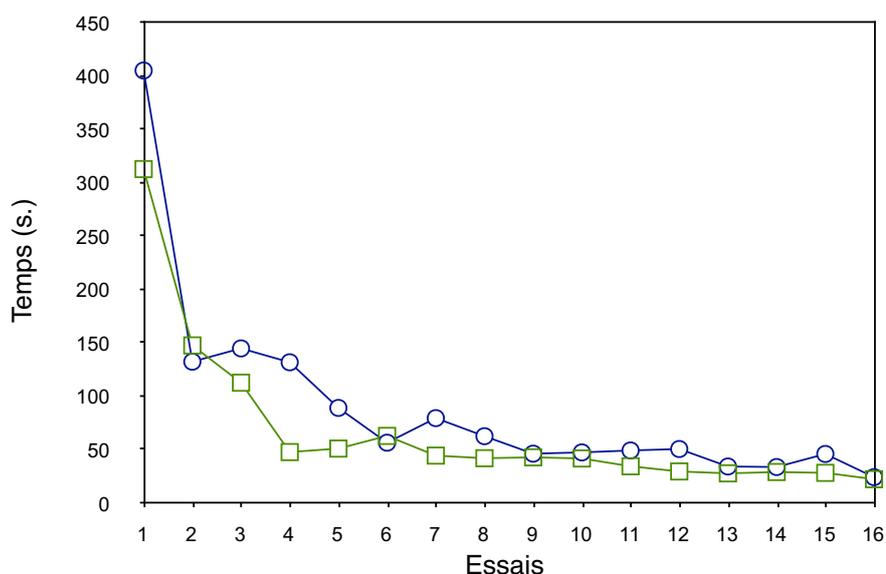


Figure 20. Evolution du temps moyen passé dans le labyrinthe en fonction des passages successifs. **Tracé vert, carrés** : fourmis du groupe A ($n = 14$, entraînement aléatoire). **Tracé bleu, cercles** : fourmis du groupe B ($n = 12$, entraînement latéralisé).

3.4. Contrôles

Sur l'ensemble des 16 fourmis testées, le taux de réussite (LS) moyen est identique avant et après la suppression des glissières ($86 \pm 15\%$; moyenne \pm écart type). Plus informative est la comparaison, individu par individu, du score obtenu lors du passage précédent le test, et du score obtenu lors du test. Cette comparaison indique que la différence moyenne entre ces deux scores individuels est nulle.

L'absence des glissières transparentes n'a donc pas d'effet sur les performances des fourmis. Ceci indique qu'aucun indice visuel (éventuelle réflexion lumineuse sur les glissières) ou odorant (flux d'air) n'influence les choix des fourmis dans le labyrinthe. Ce résultat est en accord avec ceux obtenus dans notre série expérimentale précédente (Chapitre 1) : nous avons montré que (a) le retrait des glissières n'affecte pas les performances de fourmis entraînées à diverses tâches sensorimotrices et que (b) lorsque les glissières sont transférées d'un côté à l'autre, les fourmis préalablement entraînées sur une tâche de répétition choisissent les sorties fermées.

Des vidéos de fourmis *G. destructor* négociant des labyrinthes grâce aux cibles visuelles présentes dans chacune des chambres sont disponibles en ligne à l'adresse suivante :

 <http://web.mac.com/davidmacquart/iWeb/Site/Gigantiops%20destructor.html>

On notera la rapidité d'exécution de ces tâches visuomotrices complexes (20 à 30 secondes en moyenne, cf. **Figure 20**).

3.5. Cibles de largeur intermédiaire

Neuf fourmis ont été utilisées, et soumises à un total de 37 tests (un même individu pouvant être testé plusieurs fois consécutives) impliquant des cibles de largeur intermédiaire.

Vingt tests (8 fourmis) ont consisté à remplacer les 3 cibles étroites des séquences pseudo aléatoires par des cibles intermédiaires, les 3 cibles larges, vues à l'entraînement, demeurant inchangées (**Figure 21a**). Les taux de réussite (calculés de la même façon que les scores d'apprentissage) associés aux cibles intermédiaires et larges sont tous deux significativement supérieurs au seuil de 50 % (choix aléatoires), à savoir, respectivement, $63,3 \pm 26,3$ % ($t = 2,27$; $p < 0,05$) et $91,7 \pm 18,3$ % ($t = 10,16$; $p < 0,0001$).

Dix sept tests (9 fourmis) ont consisté à remplacer les 3 cibles larges des séquences pseudo aléatoires par des cibles intermédiaires, les 3 cibles étroites, vues à l'entraînement, demeurant inchangées (**Figure 21b**). Les taux de réussite associés aux cibles intermédiaires et étroites sont tous deux significativement supérieurs au seuil de 50 %, à savoir, respectivement, $68,6 \pm 27,6$ % ($t = 2,79$; $p < 0,05$) et $98,0 \pm 8,0$ % ($t = 24,50$; $p < 0,0001$).

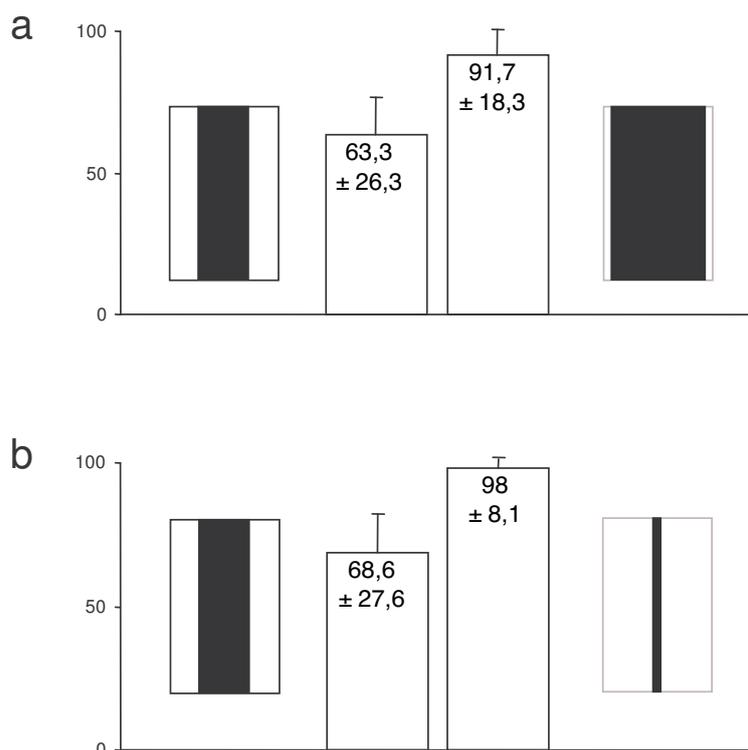


Figure 21. Comparaison des taux de réussite (%) lors de tests consistant à présenter des cibles intermédiaires à la place des cibles étroites (a) ou des cibles larges (b). Les valeurs indiquées sur les barres des histogrammes représentent le taux de réussite moyen (\pm écart type) pour chaque type de cible.

On notera des taux de réussite moins élevés et des écarts types plus importants associés aux cibles de largeur intermédiaire, ce qui traduit une certaine désorientation des fourmis. Ces cibles nouvelles, toutefois, sont généralement contournées du côté attendu, c'est à dire qu'elles sont plutôt contournées par la droite (comme des cibles étroites) lorsqu'elles sont présentées avec des cibles larges, et par la gauche (comme des cibles larges) lorsqu'elles sont présentées avec des cibles étroites. La façon dont les cibles intermédiaires sont négociées semble donc dépendre en partie du contexte dans lequel elles sont présentées.

4. Discussion

Apprentissage d'associations visuomotrices

Comme lors de la série d'expériences consacrée à l'apprentissage de règles de déplacement sensorimotrices (Chapitre 1), nos résultats soulignent l'intérêt méthodologique que représente l'utilisation de labyrinthes (malgré leur taille réduite, cf. COLLETT, 1996a ; COLLETT & ZEIL, 1998) dans l'étude de la cognition spatiale chez les hyménoptères. Il est ici possible d'assimiler les trajets effectués dans le labyrinthe à un suivi de route guidé visuellement, les fourmis associant un choix directionnel (sortie de gauche ou sortie de droite) à chacun des deux types de cible visuelle (large et fine).

Le principe de notre étude présente des points communs avec les travaux de ZHANG *et al.* (1996), dans lesquels des abeilles en vol apprennent à négocier des labyrinthes à l'aide de cibles visuelles. Chez ces auteurs, les cibles se différencient uniquement par leur couleur, alors que nous utilisons des cibles achromatiques de différentes largeurs, mais dans les deux cas les indices visuels indiquent "de façon symbolique", selon l'expression de ZHANG *et al.*, la direction à prendre pour sortir de chaque chambre du labyrinthe. De plus, comme chez ZHANG *et al.* et contrairement à d'autres apprentissages de labyrinthes par des hyménoptères (WEISS, 1953 ; MENZEL, 1981 ; COLLETT *et al.*, 1993), les fourrageuses sont confrontées à des choix (sortie de gauche ou sortie de droite) dès l'entraînement. Ce dernier ne consiste donc pas à apprendre une route fixe, et les choix incorrects aussi bien que les choix corrects participent à l'apprentissage, comme c'est le cas en milieu naturel lors de l'apprentissage de routes complexes.

Les fourmis entraînées à la tâche n°1 (conditions de référence) apprennent progressivement à associer une direction à chaque type de cible. Contrairement à d'autres études précédentes utilisant des dispositifs similaires (CHAMERON *et al.*, 1998 ; CHEVARIN, 2006 ; PASTERGUE-RUIZ & BEUGNON, 1995), la tâche ne consiste pas simplement à choisir, entre deux cibles placées au-dessus des sorties, celle qui indique la sortie ouverte. L'originalité de notre dispositif réside en effet dans la configuration de la paroi distale de chaque chambre : chaque cible est ici placée en position médiane (et non pas au-dessus des sorties) et s'étend sur toute la hauteur de l'espace séparant les sorties. Les fourmis apprennent donc une routine visuomotrice plus complexe que celle consistant à se diriger vers un indicateur visuel, puisqu'elles doivent associer une consigne motrice aux caractéristiques visuelles des cibles. Ces cibles peuvent donc être considérées comme des repères proches qui sont contournés au fur et à mesure de la progression des fourmis, ce qui constitue un processus plus réaliste (comparé aux conditions naturelles) que celui consistant à passer en-dessous des cibles.

Entraînement latéralisé

Comme nous l'avons montré dans notre série d'expériences précédente (cf. Chapitre 1), les fourmis sont capables d'utiliser des règles motrices simples ou des programmes moteurs plus complexes afin de négocier des labyrinthes, en accord

avec les résultats de CHAMERON *et al.* (1998) chez la fourmi *C. cursor*, et de COLLETT *et al.* (1993) et ZHANG *et al.* (1996, 2000) chez l'abeille *A. mellifera*. En particulier, la règle simple de répétition (choix systématique des sorties situées d'un côté donné) est apprise avec une grande facilité et parfois utilisée afin de "résoudre" des labyrinthes nécessitant l'apprentissage de mouvements plus complexes. Nous avons voulu savoir si l'application d'une telle règle motrice de répétition pouvait avoir un effet renforçateur lors de l'apprentissage des règles de déplacement associées aux cibles visuelles (tâche n° 2, entraînement latéralisé). Nos résultats indiquent que suite à cet entraînement latéralisé (essais n° 1 à 8), les performances lors des tests dans les conditions de référence (essais n° 9 à 16) sont comparables à celles des fourmis entraînées dès le début dans ces mêmes conditions (groupe A) : la présentation répétée d'un même type de cible à chaque essai (principe de l'entraînement latéralisé) ne semble donc pas induire un meilleur apprentissage des associations visuomotrices. En revanche, les performances du groupe B traduisent une importante capacité d'adaptation à une nouvelle consigne visuomotrice : lors des tests (essais n° 9 à 16), les fourmis sont capables de répondre correctement aux deux types de cibles au cours d'un même essai, alors que pendant l'entraînement un seul type de cible était présenté à chaque essai.

Pour les deux groupes de fourmis, les performances tendent à s'améliorer lors des tests (essais n° 9 à 16), malgré la modification, à chaque essai, de la séquence des 6 cibles. Cela signifie qu'à l'instar des fourmis *Cataglyphis cursor* testées dans un type presque identique de labyrinthe (CHAMERON *et al.*, 1998), les fourmis *G. destructor* sont capables de reconnaître des cibles visuelles hors de leur contexte habituel, c'est à dire lorsque l'ordre des cibles dans la séquence est bouleversé. Cette plasticité dans l'utilisation d'une séquence de repères (qu'il est peut-être nécessaire de relativiser quelque peu ici, étant donné que les séquences sont composées de deux types de cibles, contre quatre types de cibles doubles dans les travaux de CHAMERON *et al.*, 1998) n'exclut pourtant pas, ainsi que nous le verrons au paragraphe ci-dessous, l'utilisation d'indices contextuels afin de faciliter la reconnaissance des cibles dans certaines circonstances.

Modification de la largeur des cibles

Les cibles de largeur intermédiaire sont traitées de façon significativement identique aux cibles d'entraînement qu'elles remplacent, bien qu'il nous semble nécessaire de confirmer ces résultats en impliquant un effectif supérieur. Quelle que soit la séquence formée, les cibles de largeur intermédiaire sont toujours présentées à partir de la deuxième ou de la troisième chambre du labyrinthe, de sorte que la première cible rencontrée par les fourmis soit une cible d'entraînement large ou étroite. On peut donc émettre l'hypothèse selon laquelle le choix dans une chambre contenant une cible intermédiaire est influencé par le type de cible (large ou étroite) reconnu dans la (ou les) chambre(s) précédente(s). Une mémoire de travail visuelle, comparable à celle mise en évidence chez l'abeille (ZHANG *et al.*, 2005), pourrait permettre aux fourmis de "comparer" la largeur des cibles intermédiaires avec celle des cibles d'entraînement vues dans les chambres précédentes, les premières étant

alors considérées comme plus larges ou plus étroites (et contournées en conséquence) que les secondes.

Si les expériences précédentes, impliquant des cibles larges et étroites, permettent de déduire que les fourmis *G. destructor* sont capables de différencier ces repères, elles ne nous apprennent rien en revanche sur la stratégie employée lors de la discrimination. En revanche, des indices nous sont fournis par le comportement des fourmis suite à la présentation de cibles de largeur intermédiaire. Les performances des fourmis sont affectées (bien que de façon non significative avec l'effectif testé) lorsque la largeur des cibles est modifiée. En conséquence, on peut soupçonner l'utilisation de paramètres simples des cibles tels que l'angle visuel sous-tendu par les barres verticales, ou la position d'une (ou des deux) délimitation(s) noir/blanc par rapport au centre ou au bord des cibles. Rappelons que de tels paramètres sont employés par les abeilles (WEHNER, 1968) et les fourmis *Formica rufa* (DURIER *et al.*, 2003 ; HARRIS *et al.*, 2007).

Remarquons que dans le cadre de nos expériences, en raison de la simplicité des cibles présentées, la mémorisation éventuelle de *snapshots* revient à mémoriser de façon rétinotopique les paramètres cités ci-dessus. Il paraît donc difficile de se prononcer quant à l'emploi par les fourmis de l'une ou de l'autre stratégie (reconnaissance des repères sur la base d'un format de représentation iconique ou paramétrique). Cette ambiguïté est présente dans d'autres études du repérage visuel en laboratoire chez la fourmi (par exemple WEHNER & RÄBER, 1979 ; JUDD & COLLETT, 1998 ; Durier *et al.*, 2003 ; HARRIS *et al.*, 2007) : ces travaux sont fondés sur l'emploi de repères visuels très simples (cônes, barres et cylindres noirs) présentés sur des fonds uniformes. Ces études ont le mérite de réconcilier les deux formats de représentation, leurs auteurs concluant que l'enregistrement de *snapshots* consiste à mémoriser rétinotopiquement des paramètres simples (*cf.* Introduction Générale, § 3.2.2 p. 21). En revanche, il semble difficile de transposer ces résultats en conditions naturelles : les séquences de *snapshots* évoquées pour expliquer le suivi de route (*cf.* p. 43) doivent constituer des scènes visuelles bien plus complexes que celles proposées aux fourmis en laboratoire. Nous avons vu au chapitre précédent qu'une stratégie fondée sur l'emploi de routines motrices était susceptible de faciliter la navigation dans les forêts tropicales en réduisant le coût du traitement de l'information visuelle. Le chapitre suivant nous permettra de discuter davantage cette hypothèse.

Apprentissage et suivi de routes familières

3



Une ouvrière de *Gigantiops destructor* nettoyant sa patte antérieure droite.
(Milieu naturel)
Photo A. Wystrach

La majorité des résultats expérimentaux présentés dans cette partie font l'objet de la publication suivante (disponible en annexe) :

MACQUART D., GARNIER L., COMBE M., & BEUGNON G. (2006). Ant navigation *en route* to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *J. Comp. Physiol. A* 192, 221-234.

1. Problématique et objectifs

Au début du Chapitre 1, nous avons émis l'hypothèse selon laquelle les modèles actuels de suivi de route chez les fourmis du désert pouvaient être difficilement transposables tels quels chez des fourmis naviguant dans des environnements visuellement complexes, comme les lisières des forêts tropicales. Nos expériences en labyrinthe ont montré que *G. destructor* est capable de mémoriser une série d'instructions procédurales en l'absence d'indicateurs visuels, ce qui accrédite l'hypothèse de l'apprentissage moteur (STAMPS, 1995), lequel serait susceptible de faciliter le suivi de routes en milieu naturel. D'autres expériences en labyrinthe (présentées au Chapitre 2) ont démontré que *G. destructor* est aussi capable d'apprendre des associations visuo-motrices spécifiques, c'est-à-dire d'associer une direction de déplacement particulière à une cible visuelle donnée.

Le présent chapitre expose une série d'expériences de laboratoire visant à mieux comprendre comment ces stratégies d'orientation (orientation visuelle, motrice et visuo-motrice) sont employées par *G. destructor* au cours du suivi de route. L'emploi d'une arène de fourragement (un mètre de diamètre) contenant divers repères visuels tridimensionnels, permettra d'étudier la dynamique d'apprentissage des routes familières, et les interactions fonctionnelles entre les différentes stratégies d'orientation mentionnées ci-dessus, dans un cadre spatial moins contraint que celui des labyrinthes. Pour reprendre l'expression de KOHLER & WEHNER (2005), nous essaierons de savoir comment les routes sont "compartimentées", c'est à dire comment différents segments d'une route sont influencés par les repères visuels. En particulier, nous analyserons l'importance allouée aux repères en fonction de leur position le long des routes (début, milieu ou fin de route).

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel biologique

Trois colonies de *G. destructor* ont été utilisées dans ces expériences. Les conditions d'élevage sont décrites dans le Chapitre *Modèle biologique et conditions d'élevage*.

Chez les fourmis, le bon développement des larves nécessite généralement un apport protéique : la présence de larves dans le nid entraîne donc une recherche permanente de protéines sous forme de proies vivantes (toutefois, la présence de larves n'est pas indispensable puisque la capture de proies se maintient même en l'absence de couvain). Ces dernières sont mises à disposition dans le dispositif décrit ci-dessous.

2.2. Dispositif expérimental

Le dispositif utilisé est représenté sur la **Figure 22**. Bien que plusieurs colonies de fourmis soient disponibles, il n'est possible de connecter le dispositif qu'à une colonie à la fois, pour des raisons d'agressivité intercoloniale.

Les fourrageuses en quête de proies empruntent un tube les conduisant du milieu extérieur vers le centre d'une arène (un mètre de diamètre, sol blanc, parois blanches et enduites de Fluon®). L'arène est recouverte d'un dôme de plastique blanc opaque, uniformément éclairé (tube néon circulaire de 32 Watts, positionné à l'aplomb du centre de l'arène), empêchant la prise de repères à l'extérieur du dispositif. Les expériences se déroulent donc dans un environnement visuel contrôlé. Huit sorties placées tous les 45° sur la paroi de l'arène permettent d'accéder à des boîtes de capture (huit centimètres de diamètre) contenant des larves de grillons (*Gryllus assimilis*) ou des drosophiles (*Drosophila melanogaster*).

Selon les expériences, un nombre variable de repères visuels sont disposés à l'intérieur de l'arène. Ces repères sont faits de bois peint et varient en forme, taille et couleur selon les situations expérimentales (cf. **Tableaux 5, 6 et 7**).

Afin de pouvoir effectuer des suivis individuels, les fourmis sont marquées à l'aide de dossards numérotés collés sur le thorax, ou d'une ou plusieurs taches de peinture (sur le thorax et /ou l'abdomen). Leurs trajets aller et retour sont filmés avec une caméra CCD noir et blanc Sony® située au sommet du dôme et équipée d'un objectif grand angle permettant de couvrir l'ensemble de l'arène. Les trajets sont enregistrés avec un magnétoscope S-VHS Panasonic® puis analysés avec le logiciel de trajectométrie Noldus EthoVision Basic® 2.3.¹

¹ Un aperçu du logiciel et de ses applications est disponible sur le site Internet de Noldus Information Technology : <http://www.noldus.com>

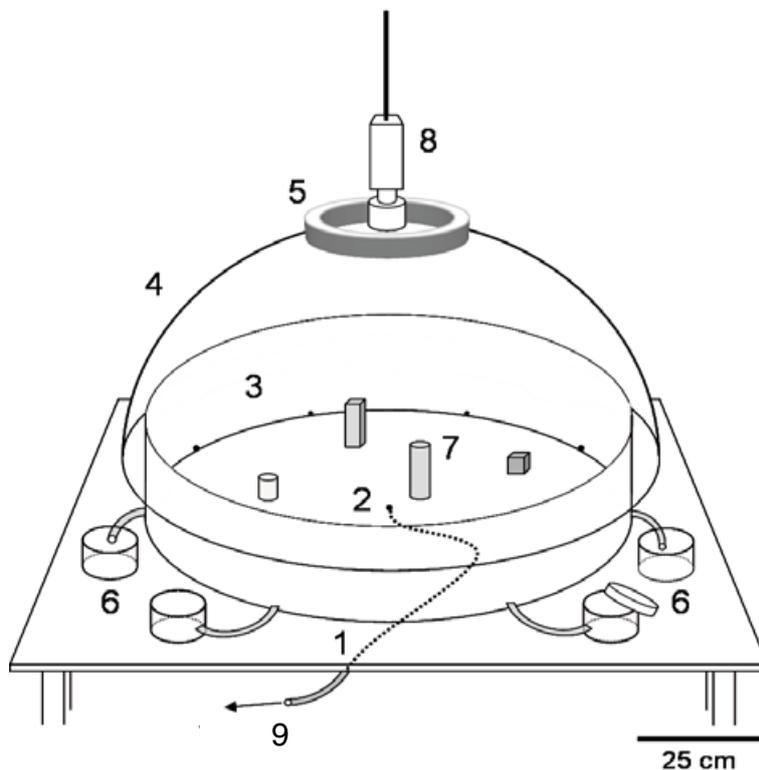


Figure 22. Dispositif expérimental. (1) Tube d'accès, (2) trou central de l'arène, (3) paroi de l'arène, (4) dôme de plastique opaque, (5) tube néon circulaire, (6) sites alimentaires, (7) repères visuels tridimensionnels, (8) caméra, (9) tube d'accès relié au nid.

2.3. Principe de fonctionnement du système de trajectométrie

Cette section technique présente un résumé des informations fournies dans le manuel d'utilisation du logiciel EthoVision, et présente les détails de notre paramétrage du système. EthoVision est un système automatisé de suivi vidéo (*video tracking*), d'analyse de mouvement et de reconnaissance de comportement. Notre étude a exploité les deux premières fonctions : suivi vidéo pour reconstituer les trajets individuels des fourmis dans l'arène, et analyse de mouvement pour extraire certains paramètres de ces trajets (longueur et vitesse de déplacement, cf. § 2.5 (p. 84) - *Traitement des données*).

Comme indiqué au paragraphe précédent, la première étape du processus de suivi consiste à filmer les déplacements des fourmis avec une caméra vidéo noir et blanc. La caméra convertit les scènes filmées en images vidéo (*frames*), à raison de 25 images par seconde (*taux d'échantillonnage* ou *frame rate*).

La deuxième étape est constituée par l'enregistrement des images générées par la caméra sur la bande d'un magnétoscope (enregistrement d'un signal analogique).

La troisième étape permet de transformer ce signal vidéo analogique en un signal vidéo digital exploitable par un ordinateur. Le magnétoscope est connecté à l'ordinateur, et chaque image de la bande est transformée en un *bitmap* (grille de pixels). Dans notre cas, EthoVision pourra analyser un maximum de 25 images par seconde, ce nombre étant la fréquence d'échantillonnage de la caméra. Toutefois il est nécessaire de choisir un taux d'échantillonnage adapté à la vitesse de déplacement de l'animal utilisé : un taux trop élevé conduirait à une sur-estimation des distances parcourues, et un taux trop bas conduirait à une sous-estimation. Le taux utilisé par défaut par le logiciel est de 5 images/seconde et, à titre d'exemple, les valeurs préconisées sont de 2 images/seconde pour les guêpes parasitoïdes, 5 images/seconde pour les rats et 12 images/seconde pour les souris. Nous avons déterminé un taux optimal de 5 images/seconde pour la fourmi *Gigantiops destructor*.

Ce sont ces *bitmaps* qui sont exploités par le logiciel : pour des images en noir et blanc, EthoVision analyse la luminosité des pixels, exprimée en niveaux de gris de 0 (noir) à 255 (blanc). L'objet en mouvement doit être distingué des autres éléments de la scène : EthoVision dispose de plusieurs méthodes de différentiation, et nous avons choisi la technique dite de soustraction, par laquelle le logiciel compare une image de référence (l'arène sans fourmis) avec chaque image de l'enregistrement d'un trajet de fourmi. Tous les pixels adjacents constituant une différence entre les deux images sont identifiés comme un objet en mouvement.

Le logiciel extrait alors des données brutes à partir de ces données : chaque image fournit une série de nombres représentant la taille de l'objet (exprimée en nombre de pixels) et surtout les coordonnées x et y de son "centre de gravité" (ces coordonnées correspondent également à certains pixels de l'image).

EthoVision dispose d'un module d'analyse permettant de calculer jusqu'à 18 paramètres à partir des données brutes. Deux paramètres nous ont été particulièrement utiles dans notre analyse des trajets des fourmis :

- la *longueur de déplacement* (*distance moved*) : définie comme la distance séparant deux positions du centre de gravité de l'objet entre deux images consécutives. Exprimée en pixels dans un premier temps, elle est convertie en unités métriques (des centimètres dans notre cas) par le logiciel.

- la *vitesse* : définie comme la distance (centimètres) couverte par unité de temps (secondes).

2.4 Méthodologie

2.4.1. Déroulement des expériences

Deux expériences ont été réalisées², comportant chacune deux phases : une phase d'entraînement suivie d'une phase de tests.

Phase d'entraînement :

Les repères sont agencés selon une configuration de référence. Les fourmis peuvent effectuer librement des allers-retours entre le nid et l'arène pendant un à deux jours, ramenant des proies pour la colonie. La phase d'entraînement débute par des trajets exploratoires, durant lesquels les fourmis se familiarisent avec le dispositif expérimental, et se termine lorsque des routes familières menant vers les sites de nourriture ont été mises en place. On considère qu'une route familière a été apprise lorsqu'une fourmi décrit des trajets successifs de formes comparables (longueur, sinuosité) entre le centre de l'arène et l'un des huit sites alimentaires. L'expérimentateur surveille « en direct » l'évolution des trajets filmés sur un moniteur. Il peut à tout moment enregistrer les trajets de certaines fourmis. Dans ce cas, les fourmis concernées sont introduites individuellement dans le dispositif, afin que les trajets ne soient pas perturbés par des interactions avec des congénères.

Phase de tests :

Cette phase débute après l'enregistrement de la route familière d'au moins un individu, cette route se composant d'au moins trois trajets similaires. La configuration de référence est alors modifiée de façon plus ou moins prononcée (déplacement ou suppression de repères), et les trajets enregistrés dans ces conditions sont comparés aux trajets familiers. Entre deux tests consécutifs, la configuration de référence est rétablie de façon à ce que les fourmis se réhabituent à l'environnement dans lequel elles ont été entraînées.

Les tests sont répertoriés aux paragraphes 2.4.2 (p. 82) et 2.4.3 (p. 83) mais n'y sont pas décrits en détail, les figures correspondantes étant conçues pour être compréhensibles *per se*.

2.4.2. Expérience 1

Phase d'entraînement – Configuration 1 :

Douze repères visuels différents sont uniformément répartis dans l'arène (**Figure 23**, **Tableau 5**) et les huit sites alimentaires sont approvisionnés de façon équivalente, de sorte que la probabilité de mise en place des routes familières soit identique en tout secteur de l'aire de fourrage.

² Les trajets de l'Expérience 1 – Configuration 1 ont été enregistrés et partiellement numérisés par Laetitia Garnier dans le cadre de son stage de Diplôme d'Etudes Approfondies sous la direction de Guy Beugnon en 2002. La fin de la numérisation des trajets et l'analyse complète des résultats ont été réalisées par l'auteur de la présente thèse.

Phase de tests – Configuration 1 :

- Rotation 90° (comme pour tous les tests de rotation, seuls les repères tridimensionnels sont déplacés, le plan de marche - ou “sol” de l’arène - demeurant toujours fixe)

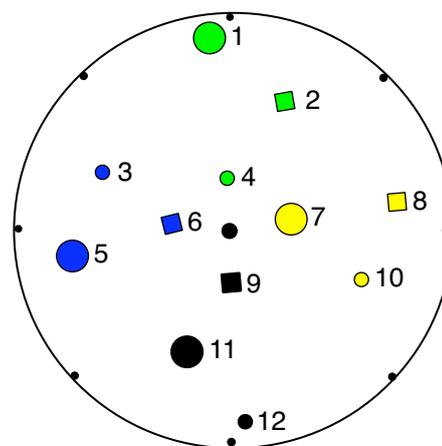
- Déplacement du dernier repère

- Contraste du dernier repère

Tableau 5. Caractéristiques des repères visuels employés dans l’expérience 1-Configuration 1.

Type de repère	Dimensions (cm)	Couleur	Référence sur la figure 2
Demi-sphère	7 x 3,5	vert	1
Demi-sphère	7 x 3,5	bleu	5
Demi-sphère	7 x 3,5	jaune	7
Demi-sphère	7 x 3,5	noir	11
Cylindre	3 x 3	vert	4
Cylindre	3 x 3	bleu	3
Cylindre	3 x 6	noir	12
Cylindre	3 x 6	jaune	10
Cube	3,5 x 3,5 x 3,5	noir	9
Cube	3,5 x 3,5 x 3,5	jaune	8
Cube	3,5 x 3,5 x 3,5	bleu	6
Cube	3,5 x 3,5 x 3,5	vert	2

Figure 23. Emplacement des repères dans l’Expérience 1-Configuration 1.



Phase d’entraînement – Configuration 2 :

Le principe est le même que dans la Configuration 1, mais l’arène ne contient ici que cinq repères visuels (Figure 24, Tableau 6).

Phase de tests – Configuration 2 :

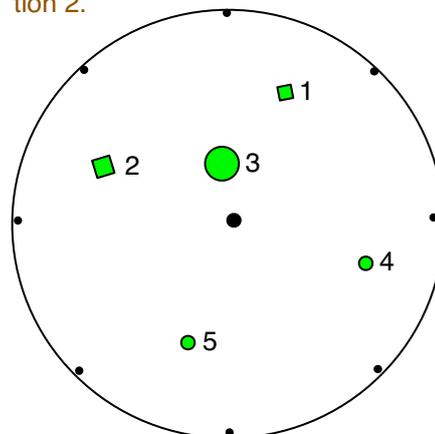
- Rotation 90°

- Rotation 180°

Ces deux tests jouent aussi le rôle de tests “modification des repères intermédiaires”.

Tableau 6. Caractéristiques des repères visuels employés dans l'expérience 1 - Configuration 2.

Type de repère	Dimensions (cm)	Couleur	Référence sur la figure 3
Demi-sphère	7 x 3,5	vert	3
Cylindre	3 x 3	vert	5
Cylindre	3 x 6	vert	4
Cube	3,5 x 3,5 x 3,5	vert	1
Parallélépipède rectangle	3,5 x 3,5 x 7,5	vert	2

Figure 24. Emplacement des repères dans l'Expérience 1-Configuration 2.

2.4.3 Expérience 2

Phase d'entraînement :

Contrairement à l'expérience 1, un seul site alimentaire est accessible, les sorties périphériques menant aux sept autres sites étant condamnées avec un bouchon de coton et dissimulées grâce à une pastille adhésive blanche. Six repères visuels sont alignés entre le centre de l'arène et l'unique sortie périphérique (**Figure 25, Tableau 7**). Les repères sont disposés de façon à ce que le dernier d'entre eux, placé juste devant la sortie, ne soit pas directement visible pour les fourmis qui débouchent au centre de l'arène. Ceci permet d'éviter que les fourmis ne se dirigent directement vers ce repère dès leur arrivée dans le dispositif.

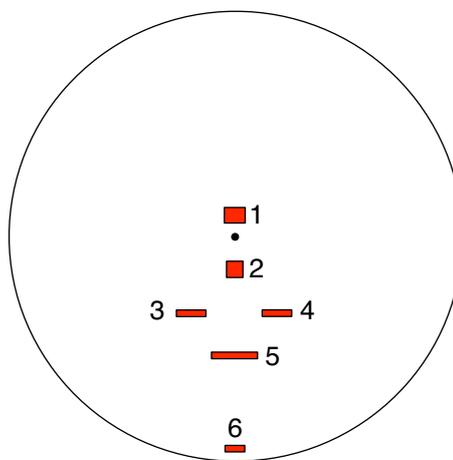
Dans certaines situations (signalées dans la section 3 (p. 86) le cas échéant), les sept sorties périphériques condamnées n'étaient pas dissimulées et pouvaient donc être perçues par les fourmis (comme dans l'Expérience 1).

Phase de tests :

- Suppression des repères
- Rotation 180°
- Premiers repères inversés
- Couleur du dernier repère
- Mélange des repères intermédiaires
- Suppression des repères intermédiaires

Tableau 7. Caractéristiques des repères visuels employés dans l'expérience 2.

Type de repère	Dimensions (cm)	Couleur	Référence sur la figure 4
Prisme	2 x 3 x 4	rouge	1
Cube	3 x 3 x 3	rouge	2
Parallélépipède rectangle	1,5 x 6 x 3	rouge	3 et 4
Parallélépipède rectangle	1,5 x 12 x 6	rouge	5
Parallélépipède rectangle	1,5 x 3 x 12	rouge	6

Figure 25. Emplacement des repères dans l'expérience 2.

2.5. Traitement des données

Les paramètres suivants ont été calculés pour chaque trajet :

Longueur ou distance parcourue (cm) : calculée par le logiciel de trajectométrie Noldus EthoVision® (voir la section 4.2.3).

Vitesse de déplacement (cm/s) : calculée par le logiciel de trajectométrie Noldus EthoVision® (voir la section 4.2.3).

Indice de rectitude ($0 < r \leq 1$) : r est obtenu en divisant le rayon de l'arène (50 cm) par la longueur x du trajet. Ainsi, l'indice de rectitude d'un trajet parfaitement rectiligne entre le centre de l'arène et la périphérie est égal à 1, alors qu'il tend vers 0 lorsque la longueur s'accroît indéfiniment (Batschelet, 1981).

Direction de départ ($^\circ$) : direction initiale du trajet, correspondant à l'orientation de l'axe longitudinal du corps des fourmis au moment de leur émergence hors de l'entrée centrale de l'arène. Pour chaque route familière, la distribution des directions de départ a été analysée par le test V (Batschelet 1981).

Direction au niveau des premiers repères ($^\circ$) : direction d'un trajet relevée à 25 cm de l'entrée centrale de l'arène, au niveau des premiers repères rencontrés par les fourmis. Pour chaque route familière, la distribution de ces directions a été analysée par le test de Rayleigh (Batschelet 1981).

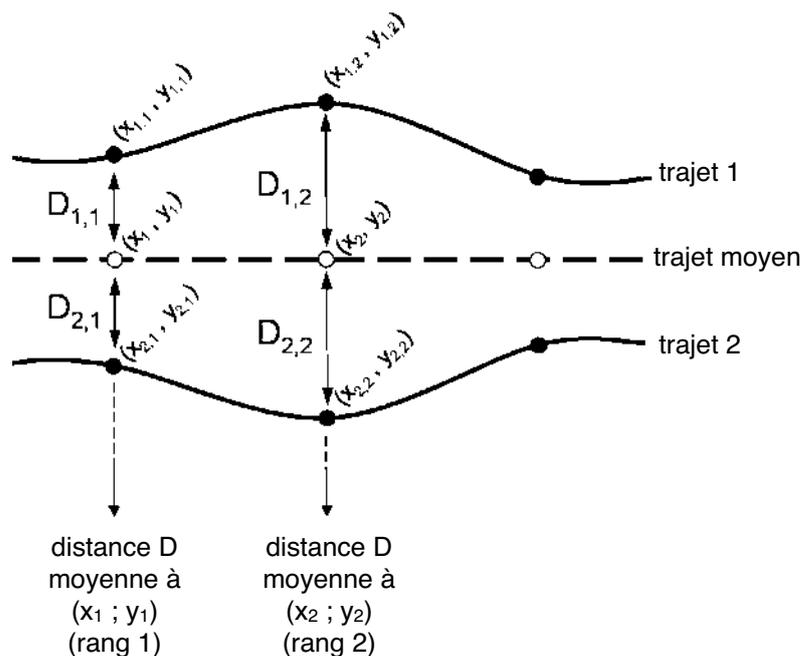
Indice de similarité : nous avons développé cet indice afin de traduire quantitativement la ressemblance entre différents trajets successifs d'un individu donné. L'indice décrit la dispersion spatiale des trajets successifs autour d'un trajet moyen fictif, et est calculé de la façon suivante : pour une fourrageuse donnée, chaque trajet est discrétisé en 100 couples de coordonnées $(x_i ; y_i)$, fournies par le logiciel de trajectométrie EthoVision, et utilisées afin de calculer 100 couples de coordonnées moyennes $(\bar{x}_i ; \bar{y}_i)$, définissant le trajet familial moyen fictif :

$$\bar{x}_i = (\sum x_i) / n \quad \bar{y}_i = (\sum y_i) / n \quad (1 \leq i \leq 100) \quad n = \text{nombre de trajets}$$

La distance (cm) séparant un trajet donné et le trajet moyen est alors calculée de la façon suivante, pour chaque point du trajet :

$$D_i = \sqrt{(x_i - \bar{x}_i)^2 + (y_i - \bar{y}_i)^2} \quad (1 \leq i \leq 100)$$

Cent valeurs de D sont ainsi obtenues entre un trajet donné et le trajet moyen. Cette procédure est répétée pour chaque trajet, puis on calcule cent valeurs D moyennes à partir des valeurs D de même rang (voir ci-dessous).



Ces distances moyennes reflètent la dispersion des trajets individuels successifs (D élevée : trajets dissemblables, D faible : trajets similaires) du début à la fin d'une route familière.

3. Résultats

Les sections 3.1 à 3.4 concernent les résultats obtenus lors des phases d'entraînement des configurations 1 et 2 ; la section 3.5 concerne les phases de tests de ces mêmes configurations.

3.1. Trajets exploratoires

Les premiers trajets des fourmis naïves dans l'arène ont une durée variable mais généralement longue : $86 \pm 50,2$ min (moyenne \pm écart type, $n = 17$ fourmis). Au cours de ces trajets exploratoires, on observe un thigmotactisme marqué, les fourmis faisant de nombreux tours consécutifs à la périphérie de l'arène et ne pénétrant que rarement dans les tubes d'accès aux sites alimentaires. Les repères visuels sont également explorés, mais aucun n'exerce une attraction particulière sur les fourrageuses (**Figure 26**). Au fur et à mesure des visites, le comportement d'exploration s'estompe, les fourmis gagnant rapidement la périphérie et pénétrant dans un ou plusieurs sites alimentaires pour capturer une proie et la ramener au nid (le retour nécessite de regagner le centre de l'arène et de descendre vers le vestibule via le tube d'accès).

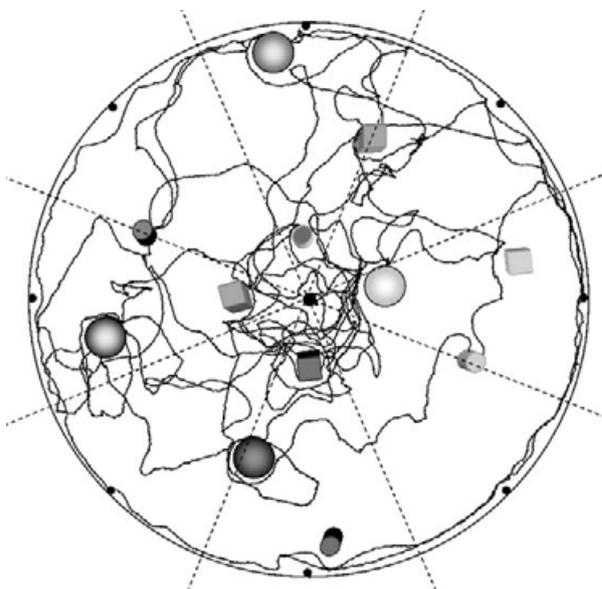


Figure 26. Un trajet exploratoire typique (48 premières minutes) dans la configuration 1 des repères. La distribution des points du trajet (couple de coordonnées x, y) est statistiquement identique dans chacun des 8 secteurs délimités par les pointillés (7 ddl, $\chi^2 = 1,359E-232$, $P = 1$).

3.2. Routes familières

Au cours des visites successives dans l'arène, chaque fourrageuse développe une préférence pour l'un des huit sites alimentaires, bien qu'ils soient tous approvisionnés en nourriture. Les trajets du centre de l'arène vers le site périphérique préféré

ré acquièrent une forme caractéristique, on parle alors de suivi de route familière (**Figure 27**). Ces routes familières acquièrent leur forme définitive après 15.3 ± 6.4 trajets (moyenne \pm écart type, fondée sur l'enregistrement complet de l'activité de fourrage de 7 fourmis). La vitesse moyenne de déplacement le long des routes familières est environ 2 fois supérieure (3.8 cm/s) à celle relevée lors des trajets exploratoires (1,8 cm/s). Les routes ont un caractère idiosyncratique marqué, chaque individu mémorisant un trajet dont la forme et la longueur lui sont propres. Il devient donc possible d'identifier chaque fourrageuse grâce à la forme de la route employée, ce qui nous a conduit à parler de "routes-signatures".

On notera la variabilité des routes suivies à l'aller (en particulier lorsque deux individus se rendent vers un même site alimentaire : comparer les **Figures 27a** et **27b**, $R = 0.94$ et $R = 0.16 \pm 0.003$, respectivement, et les **Figures 27c** et **27d**, $R = 0.52 \pm 0.04$ et $R = 0.29 \pm 0.008$, respectivement), alors que la plupart des trajets retour sont des déplacements directs vers le centre de l'arène. Lors de ces trajets retour, on observe fréquemment des fourmis effectuant des boucles successives autour des repères encadrant le trou d'accès central (**Figure 28a**), avant de quitter le dispositif par cette ouverture.

3.3. Directions de départ

Chaque fourrageuse émergeant de l'entrée centrale a sa propre direction de départ (ce paramètre est défini à la section 4.4 - Traitement des données). Cette direction initiale est constante au cours des trajets successifs d'un même individu, quelle que soit la configuration des repères visuels (configuration d'entraînement ou configuration altérée). Nous avons émis l'hypothèse d'une prise d'informations spatiales lors du passage dans le tube d'accès à l'entrée centrale, ce tube restant fixe par rapport à l'arène quelles que soient les conditions expérimentales. Il est probable que l'information directionnelle soit donnée par l'orientation du segment distal du tube (à savoir la partie où il s'abouche à l'arène).

Des rotations à 180° du tube d'accès permettent de tester cette hypothèse. Dans cette configuration, on observe une quasi-inversion des directions de départ (test V : $\Phi = 172^\circ$, $r = 0.88$, $u = 2.47$, $P < 0.005$, $n = 4$). Un indice directionnel est donc bien fourni par le tube d'accès à l'arène, et il faudra tenir compte de ce paramètre dans l'interprétation des résultats.

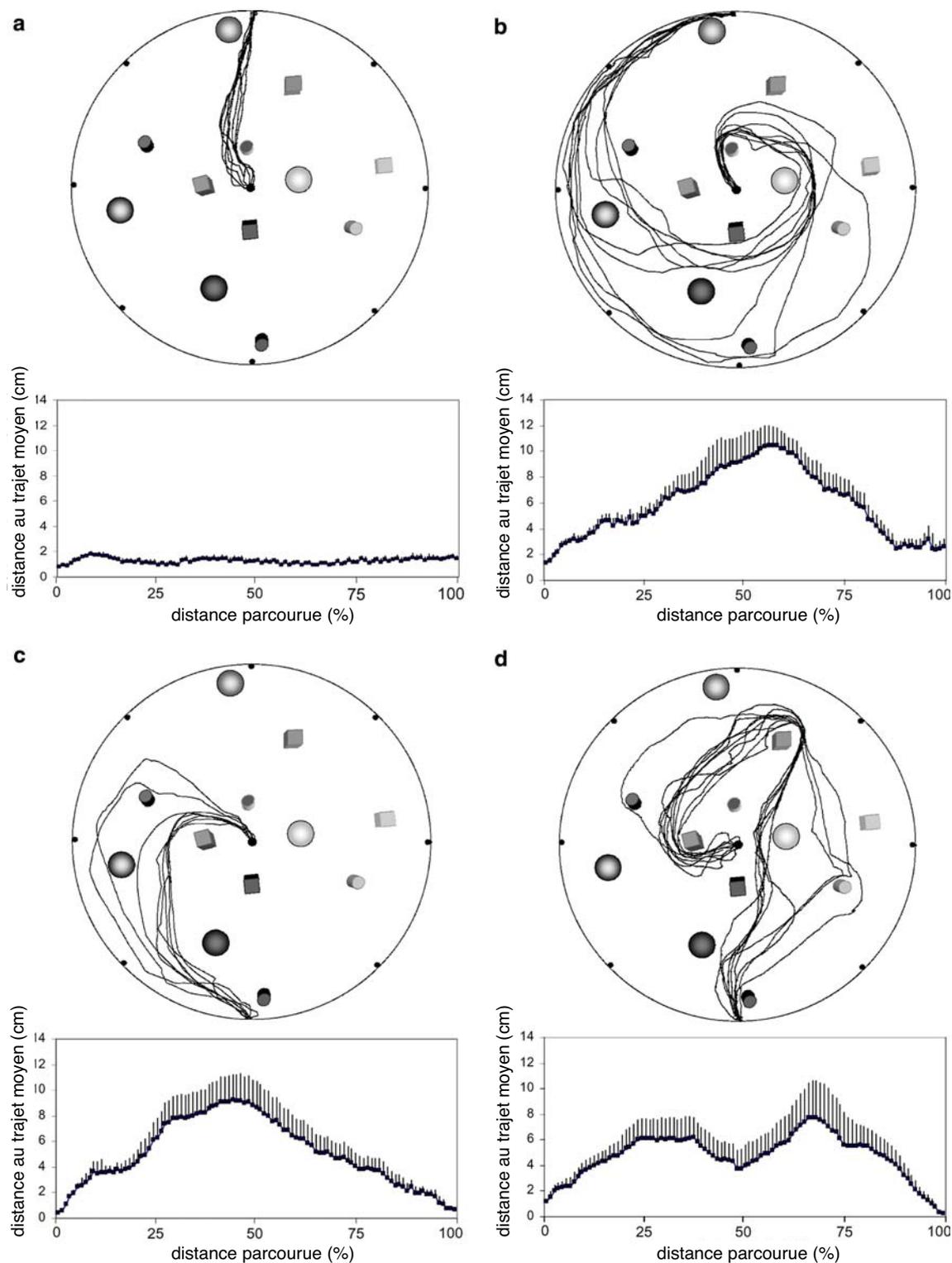


Figure 27. Routes familières de quatre fourmis (Expérience 1 - Configuration 1). Chaque fourrageuse est fidèle à un site de nourriture donné, et suit une route dont la forme caractéristique constitue une sorte de signature individuelle. Les courbes figurant en-dessous de chaque route familière représentent la distribution des distances (cm) entre le trajet moyen fictif et les trajectoires enregistrées, en fonction de la distance couverte. (*barres verticales* : déviation standard)

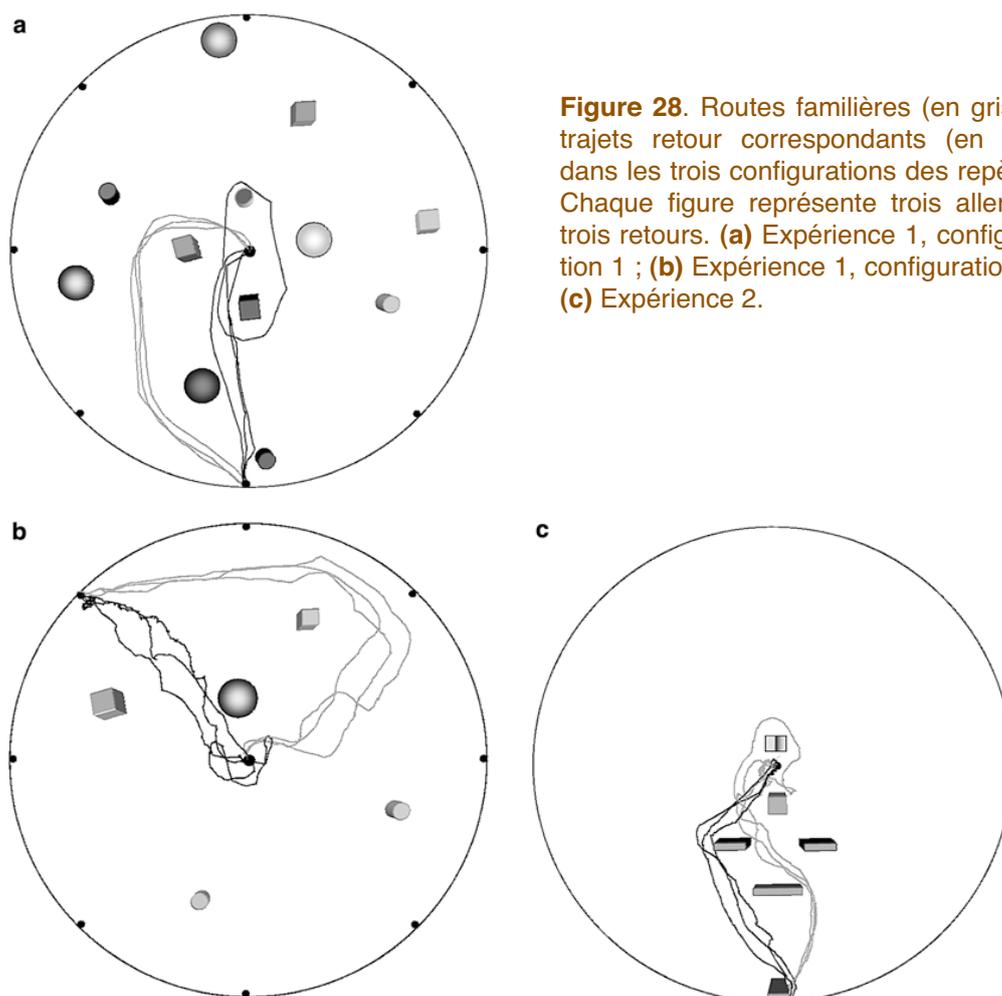


Figure 28. Routes familières (en gris) et trajets retour correspondants (en noir) dans les trois configurations des repères. Chaque figure représente trois allers et trois retours. **(a)** Expérience 1, configuration 1 ; **(b)** Expérience 1, configuration 2 ; **(c)** Expérience 2.

3.4. Utilisation des repères visuels

3.4.1. Tests de suppression des repères

Lorsque l'on supprime les repères disposés dans l'arène, certaines fourmis sont capables, lors de leur premier passage dans ces conditions, de retrouver leur site alimentaire familier en se guidant grâce aux sorties périphériques visibles (*cf.* légende de la **Figure 29a** pour davantage de détails). Il est également probable que l'orientation du tube d'accès permette de prendre la direction de départ habituelle au centre de l'arène (*cf.* § 3.3 (p. 87) – *Directions de départ*). Cette stratégie d'orientation apparaît peu fiable : le risque d'erreur est élevé étant donné que les sorties périphériques sont a priori indiscernables entre elles. Ce fait est illustré par la désorientation totale des fourmis au cours de leurs passages suivants (**Figure 29c**). Ce résultat montre que les repères placés dans l'arène sont nécessaires pour guider les déplacements.

Les trajets retour sont également très perturbés en l'absence des repères visuels, les fourmis se montrant réticentes à pénétrer dans l'ouverture centrale pour quitter l'arène (**Figure 29d**).

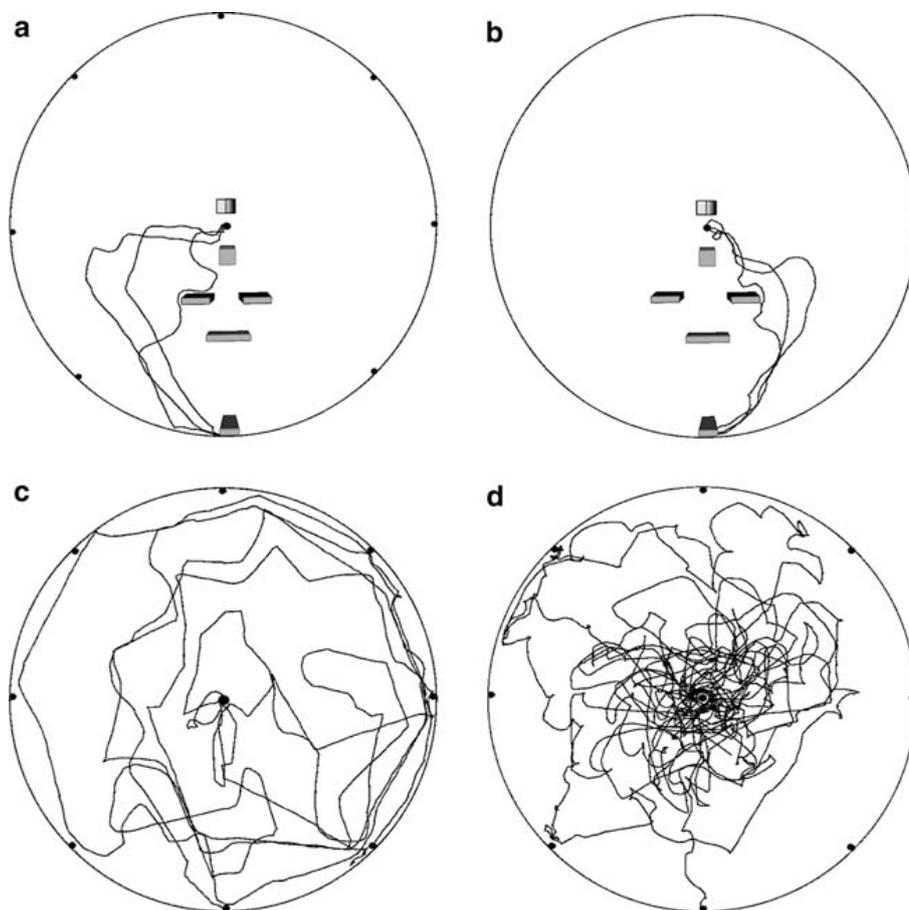


Figure 29. Tests de suppression des repères (expérience 2). **(a)** Trois trajets aller d'une même fourmi avec les repères et **(c)** un trajet retour de la même fourmi sans les repères. **(b)** et **(d)** Même test réalisé avec une autre fourmi. Remarquer que les routes représentées sur le graphe **(a)** comportent des segments relativement rectilignes orientés en direction des sorties périphériques, indiquant que ces dernières peuvent intervenir dans le guidage. Cela explique pourquoi cette fourmi a réussi à retrouver son site de nourriture familial lors d'un premier test de suppression des repères (non représenté). Cette stratégie de repérage des sorties périphériques n'est toutefois pas fiable, comme l'indique le second test de suppression des repères (graphe **(c)**) : bien que de nombreux segments rectilignes de trajectoire soient orientés en direction des sorties périphériques, la fourmi est désorientée en l'absence des six repères tridimensionnels. Noter que lorsque les sorties sont masquées (graphe **(b)**), les trajectoires ne comportent plus de segments rectilignes, et la fourmi n'utilise pas les sorties pour se guider lorsqu'elles sont visibles **(d)**, vraisemblablement car elle n'a pas pu développer cette stratégie durant l'apprentissage des routes.

3.4.2. Tests de rotation des repères

Les fourmis amorcent leur trajet dans la direction habituelle (influence du tube d'accès) puis se réorientent et suivent la rotation des repères (**Figure 30**), ce qui les amène vers des sites alimentaires différents du site familier. Cela confirme l'utilisation des repères visuels lors du suivi de route (lors de ces tests, la rotation des repères est indépendante du plan de marche, qui reste en position fixe).

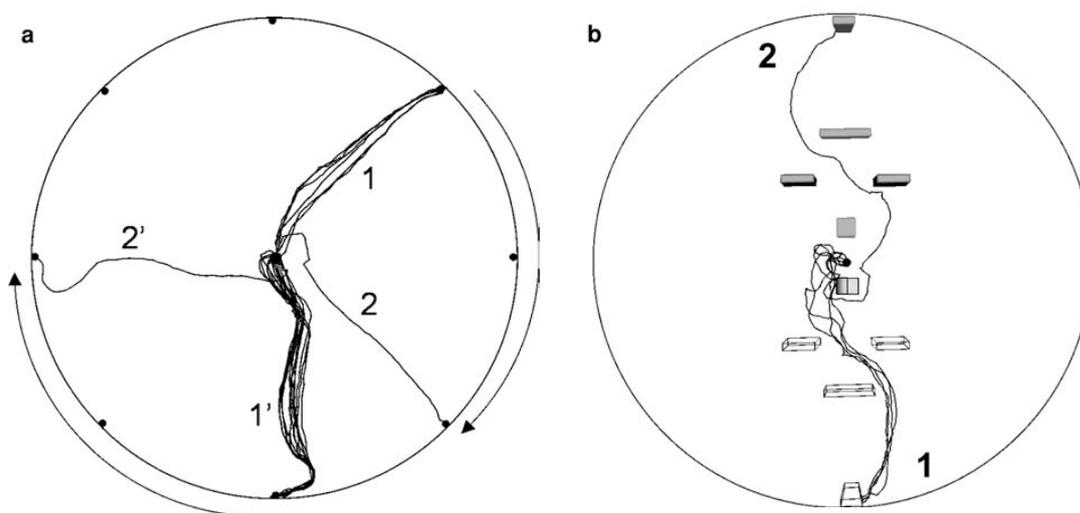


Figure 30. Tests de rotation des repères. (a) Routes familières de deux fourmis (expérience 1 - configuration 1) avant la rotation des repères (1 et 1'), et trajets réalisés suite à la rotation de l'ensemble des repères à 90° (2 et 2'). Les repères ne sont pas représentés. (b) Route familière d'une fourmi (expérience 2) avant la rotation des repères (1, repères représentés en blanc) et après une rotation à 180° (2, repères représentés en gris).

Dans l'Expérience 1 – Configuration 2, certains trajets ne suivent pas la rotation des repères. Leur disposition obéissant à une symétrie centrale (sauf pour le repère n°3), suite à une rotation de 90° ou de 180° les emplacements relatifs des repères dans l'arène demeurent inchangés, chaque repère se trouvant positionné en lieu et place d'un autre. En conséquence, une fourmi débouchant au centre de l'arène dans sa direction initiale retrouve des repères aux emplacements habituels, et s'oriente par rapport à ces repères bien que leur aspect visuel ne soit plus le même. Cela suggère que la composante motrice de la navigation a une grande importance chez *G. destructor*, la discrimination visuelle de chaque repère n'étant pas indispensable lors de l'accès dans le monde extérieur, au moins dans cette configuration expérimentale.

3.4.3. Utilisation des premiers repères

Les trajets successifs de chaque fourmi ont une orientation constante au niveau des premiers repères rencontrés (Expérience 1, test d'uniformité de Rayleigh : **Figure 27a** : $\mu = 330^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$, $n = 8$; **Figure 27b** : $\mu = 336^\circ$, $r = 1.00$, $P < 0.001$, $n = 9$; **Figure 27c** : $\mu = 306^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$, $n = 8$; **Figure 27d** : $\mu = 249^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$, $n = 10$; **Figure 30a1** : $\mu = 24^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$, n

= 6 ; **Figure 30a1'** : $\mu = 157^\circ$, $r = 1.00$, $P < 0.001$, $n = 11$). Cela signifie que chaque individu « croise » toujours au même endroit les premiers repères jalonnant sa route. Ces premiers repères jouent donc un rôle important pour orienter précisément les fourmis au début de leurs routes, comme le confirment les tests suivants :

Inversion des premiers repères (Expérience 2) : les fourmis sont entraînées à rejoindre un site alimentaire sur la base des informations fournies par les deux repères (n° 1 et 2) encadrant l'entrée centrale (les repères n° 3 à 6 ayant été supprimés). Lorsque ces deux repères sont intervertis, les fourmis s'orientent dans la direction opposée (**Figure 31**).

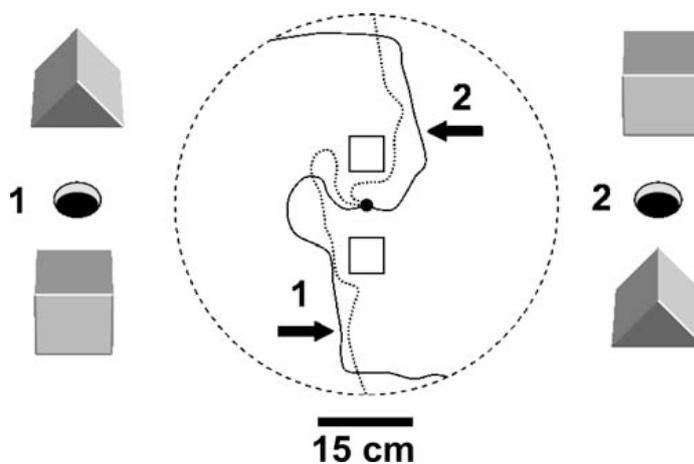


Figure 31. Test d'inversion des premiers repères. (1) Début des routes de deux fourmis, suivies après la suppression de tous les repères (expérience 2), mis à part les deux repères centraux encadrant le trou d'accès central. (2) Début des trajets suivis suite à l'inversion de ces deux repères.

Rotation des repères à 180° (Expériences 1 et 2) : lors de ce test (déjà présenté précédemment : cf. **Figure 30**) on observe une réorientation des fourmis au niveau des premiers repères rencontrés.

3.4.4. Utilisation du dernier repère

Pour chaque fourrageuse, une grande similarité des trajets successifs s'observe non seulement au niveau des premiers repères, comme nous venons de le voir, mais également au niveau du dernier repère rencontré avant d'accéder au site alimentaire familier. La mémorisation et la reconnaissance du dernier repère jalonnant la route semblent donc primordiales pour retrouver le site alimentaire familier, comme le confirment les tests suivants :

Déplacement du dernier repère (Expérience 1 - Configuration 1) : la fourmi suit le déplacement du dernier repère de sa route (repère n° 1), ce qui entraîne soit un raccourcissement (**Figure 32a**) soit un allongement du trajet (**Figure 32b**), et dans les deux cas le choix d'un site alimentaire différent du site familier.

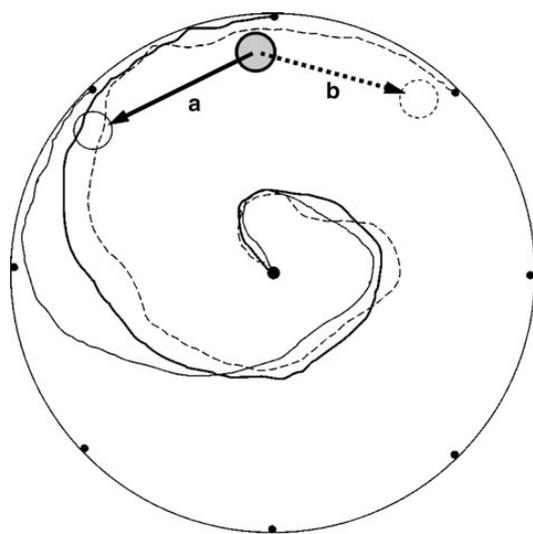


Figure 32. Test de déplacement du dernier repère (expérience 1 - configuration 1). La fin de la route familière (trait noir, gras) d'une même fourmi est raccourcie (trait noir, fin) ou rallongée (trait pointillé) suite au déplacement du repère final vers la gauche (**a**) ou vers la droite (**b**) de sa position habituelle. Les autres repères ne sont pas représentés, bien que leurs positions n'aient pas été modifiées.

Contraste du dernier repère (Expérience 2) : après la rotation du repère bicolore, les deux fourmis testées se montrent désorientées (**Figure 33**) et ne parviennent pas à localiser la sortie menant au site alimentaire. Le même résultat a été obtenu au cours de l'expérience 1 (configuration 1), après le remplacement d'un cylindre noir (repère n°12) par un cylindre jaune de mêmes proportions (non illustré).

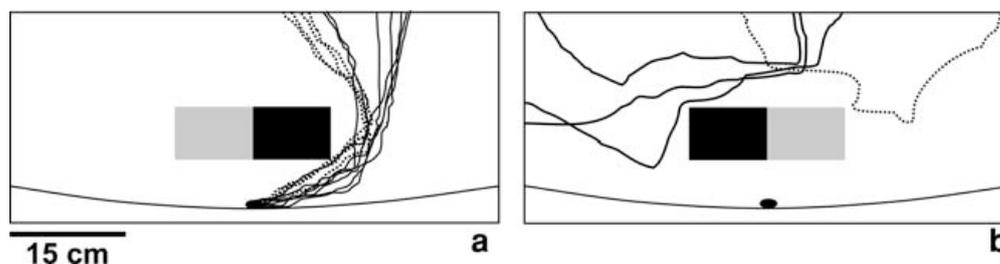


Figure 33. Modification du contraste du repère final. (**a**) Détail de la partie finale des routes de deux fourmis (première fourmi : traits continus, 7 trajets ; seconde fourmi : traits pointillés, 4 trajets). Les fourrageuses contournent un repère bicolore (parallélogramme rectangle jaune et noir) par la gauche avant de pénétrer dans leur site de nourriture familial. (**b**) Détail des trajets de ces mêmes fourmis suite à l'inversion des couleurs du repère. (*N.B.* : ce repère n'est pas répertorié dans le Tableau 3, il n'a été utilisé que lors de ce test)

3.4.5. Utilisation des repères intermédiaires

La superposition des trajets successifs de chaque individu révèle une caractéristique importante de la navigation chez *Gigantiops destructor* : contrairement aux observations réalisées au niveau des premiers repères et du repère final, il existe une variabilité marquée des trajectoires au niveau des repères intermédiaires, en particulier le long des routes complexes. Ces repères intermédiaires ne sont donc pas abor-

dés selon le même angle ou la même distance au cours des passages successifs des fourrageuses, bien que l'aspect général de chaque route idiosyncratique demeure typique.

Les tests suivants permettent de préciser la façon dont les repères intermédiaires sont utilisés par les fourrageuses :

Rotation des repères : comme expliqué précédemment, malgré la rotation de l'ensemble des repères visuels de l'expérience 1 (configuration 2), certains trajets sont similaires à ceux réalisés dans les conditions d'entraînement, la fourrageuse pouvant utiliser indifféremment un cube ou un cylindre comme repère intermédiaire associé à un changement de direction (**Figure 34**). Il est donc probable qu'une stratégie motrice prime sur la reconnaissance visuelle au niveau des repères intermédiaires, contrairement aux observations faites en début et en fin de route.

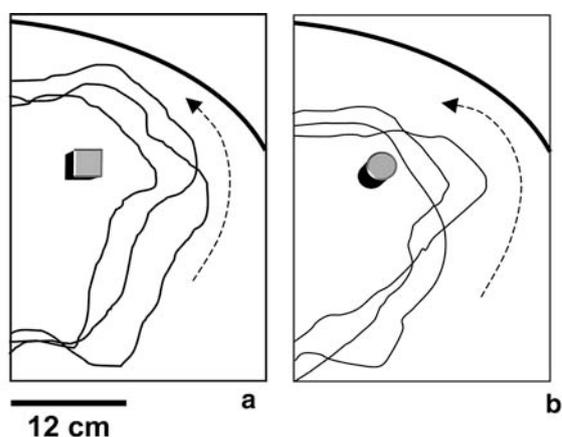


Figure 34. Détail des trajectoires intermédiaires d'une même fourrageuse avant (a) et après (b) la rotation de l'ensemble des repères (expérience 1 - configuration 2), ce qui entraîne le remplacement d'un cube (Tableau 2, repère 1) par un cylindre (Tableau 2, repère 4).

Suppression des repères intermédiaires (Expérience 2) : malgré l'absence de trois repères visuels intermédiaires (**Figure 35**), la plasticité comportementale de cette fourrageuse lui permet de se diriger en ligne droite vers le repère final. Noter que suite à ce trajet rectiligne, la fourmi incurve sa trajectoire et aborde le dernier repère par la gauche comme à l'entraînement.

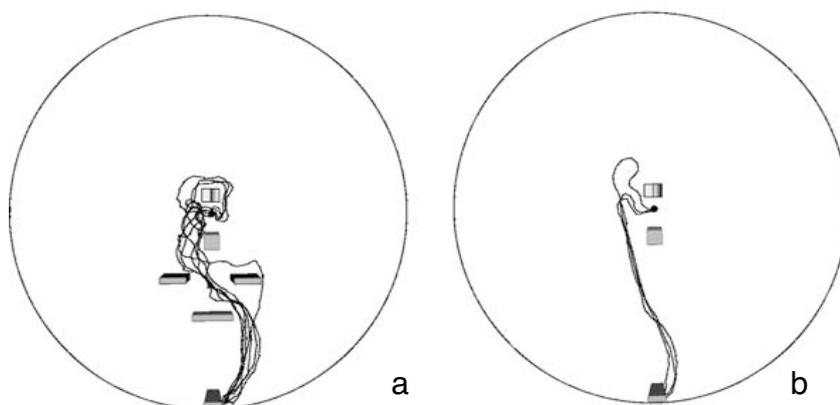


Figure 35. Variabilité de la trajectoire intermédiaire d'une fourrageuse (expérience 2). (a) Route familière (6 trajets). (b) Trajets suivis suite à la suppression des trois repères intermédiaires (Tableau 3, repères 3, 4 et 5).

4. Discussion

4.1. Apprentissage de routes familières

Dans les forêts néotropicales constituant leur environnement naturel, les fourmis *Gigantiops destructor* suivent des routes familières lors de leurs déplacements à la recherche de nourriture et lors du retour au nid (CHAGNÉ & BEUGNON, 2001). Notre étude montre qu'il est possible de reproduire ce comportement dans les conditions contrôlées du laboratoire. Malgré la relative simplicité du dispositif expérimental en comparaison du milieu forestier (huit sites alimentaires disponibles à 50 cm du centre de l'arène), des routes familières individuelles ont été apprises par les fourrageuses. L'idiosyncrasie marquée de ces trajets évoque de véritables "signatures" individuelles.

Contrairement à une recherche aléatoire, l'emploi de routes prédéfinies permet de réduire le temps passé en milieu hostile à l'extérieur du nid, et se justifie donc lorsqu'il est nécessaire de parcourir des distances importantes vers des sources de nourriture localisées. En conséquence, la mise en place de routes familières dans les conditions privilégiées du laboratoire semble démontrer l'importance de cette stratégie de navigation pour *G. destructor*.

Les routes familières sont mises en place de façon progressive. Lors des premiers trajets exploratoires, les déplacements se concentrent dans la zone d'accès centrale de l'arène et à la périphérie, ce dernier comportement correspondant au thigmotactisme ou wall-following behaviour (CREED & MILLER, 1990). Les repères visuels disposés dans l'arène sont également explorés, ce qui suggère qu'ils exercent une attraction sur *G. destructor*, confirmant des observations réalisées chez la fourmi rousse des bois *Formica rufa* (NICHOLSON *et al.*, 1999 ; GRAHAM *et al.*, 2003 ; COLLETT *et al.*, 2003b).

Le fait que les trajets suivent les rotations à 90° ou 180° imposées à l'ensemble des repères confirme l'hypothèse d'un guidage visuel le long des routes familières. Ces résultats excluent la possibilité que des pistes chimiques éventuelles ou des odeurs spécifiques émanant du site alimentaire favori puissent jouer un rôle majeur lors du suivi de route.

En revanche, les tests de rotation du tube d'accès central indiquent que ce dernier fournit aux fourmis une information directionnelle influençant les premiers centimètres parcourus dans l'arène. Etant donné que l'orientation de l'axe longitudinal du corps et la direction des déplacements sont colinéaires chez les fourmis (DURIER *et al.*, 2003), on pourrait s'attendre à ce que les fourmis émergeant du tube dans une direction donnée poursuivent leur déplacement en ligne droite vers un site alimentaire périphérique. Or dans la majorité des cas, la direction initiale et la direction du site alimentaire favori sont différentes, les fourmis incurvant leurs trajets au niveau des premiers repères avant de suivre une route plus ou moins sinueuse.

Contrairement aux trajets aller, la majorité des trajets retour sont linéaires (si l'on exclut les tours consécutifs souvent effectués autour des repères centraux) et orientés vers le trou d'accès central. Il est possible que les fourmis émergeant d'un site alimentaire emploient une routine motrice élémentaire consistant à se diriger

perpendiculairement à la périphérie de l'arène. Par ailleurs, il est intéressant de constater que ces retours directs diffèrent systématiquement des allers : chaque fourmi emploierait donc deux routes distinctes « à sens unique » au lieu d'une seule « à double sens de circulation ». Ceci rejoint les observations de WEHNER *et al.* (2006) chez la fourmi du désert.

4.2. Rôle des repères initiaux et finaux³

Des études ont montré que les abeilles et les fourmis du désert sont particulièrement attentives aux repères visuels situés à proximité du but de leurs déplacements (CHENG *et al.*, 1987 ; BISCH-KNADEN & WEHNER, 2003b). De la même façon, nos résultats suggèrent que *Gigantiops destructor* mémorise et reconnaît les repères nécessaires à l'orientation en début et en fin de route, deux points-clefs correspondant dans notre cas au trou central et au site alimentaire.

En effet, la superposition des trajets successifs de chaque individu révèle une similarité spatiale élevée des segments initiaux et finaux des routes. Les repères visuels qui les jalonnent sont donc presque systématiquement abordés sous le même angle et contournés du même côté. Cette stéréotypie⁴ suggère qu'à l'instar des abeilles et d'autres espèces de fourmis (COLLETT & ZEIL, 1998 ; COLLETT & COLLETT, 2002 ; GRAHAM *et al.*, 2004), la reconnaissance des repères est induite par la correspondance entre les images qu'ils projettent sur la rétine et les images mémorisées, ce qui n'est possible que s'ils sont abordés selon un angle précis.

A leur entrée dans l'arène, après avoir parcouru quelques centimètres dans une direction induite par le tube d'accès, les fourmis utilisent les premiers repères rencontrés pour se réorienter et amorcer leurs routes. Même si les repères initiaux ont le même contraste et la même couleur, leur interversion provoque une réorientation des routes, ce qui montre qu'ils sont identifiés grâce à leur forme (comme l'ont montré COLLETT *et al.* en 1992 chez les fourmis du désert) et qu'ils sont associés à une direction de déplacement.

Les fourmis se montrent désorientées suite à une modification de la couleur du repère final et ne pénètrent pas dans le site alimentaire qui lui est normalement associé. Cela montre qu'à l'instar des abeilles (CHENG *et al.*, 1986), *G. destructor* utilise des indices de surface, tel le contraste, pour identifier les repères familiers. Nos expériences ne permettent pas de savoir si la couleur intervient dans la reconnaissance des repères par *G. destructor*, rien n'étant connu au sujet de la perception chromatique chez cette espèce.

Enfin, on peut induire une modification de la longueur d'une route familière et la visite d'un site alimentaire non familier en déplaçant le repère final. Cela montre que la localisation du site alimentaire favori ne passe pas (du moins pas principalement) par l'estimation de la distance parcourue (pour une étude de l'estimation des

³ Le tracé des routes étant propre à chaque fourrageuse, les repères visuels sont classés dans les catégories *initiaux*, *intermédiaires* et *finaux* en fonction de leur position le long d'une route donnée et non selon leur emplacement dans l'arène. Par exemple, un repère situé près du trou d'accès central peut faire office de repère initial pour un individu et de repère intermédiaire pour un autre.

⁴ Définie ici comme la tendance à répéter un même mouvement.

distances chez une autre formicine, voir THIÉLIN-BESCOND & BEUGNON, 2005) mais sur la localisation du repère final qui lui est associé.

L'ensemble de ces résultats montre donc que l'orientation aux points-clés des routes familières (point de départ et source de nourriture) chez *G. destructor* est fondée sur la reconnaissance visuelle de repères de l'environnement.

4.3. Rôle des repères intermédiaires

Plusieurs résultats suggèrent que les repères visuels intermédiaires ne jouent pas le même rôle que les repères initiaux et finaux lors du suivi de route. Les trajets successifs sont moins stéréotypés en cours de route qu'en début et en fin de parcours. Les repères intermédiaires ne sont donc pas toujours abordés selon le même angle, les fourmis pouvant les croiser à des distances variables. De plus, la modification des repères intermédiaires ou leur suppression affecte peu les routes familières, les fourmis étant capables d'associer un mouvement locomoteur donné à un repère différent, ou de se diriger vers le repère final en l'absence des repères intermédiaires. Cela suggère que les fourrageuses n'ont pas besoin de mémoriser une séquence ordonnée de *snapshots* et d'identifier chaque repère rencontré en route.

Cette plasticité comportementale rappelle les résultats obtenus en labyrinthe suite à la modification de la largeur des cibles visuelles (*cf.* Chapitre 2, §§ 2.3.5 (p. 67) et 3.5 (p. 71)), les fourmis ayant une tendance significative à contourner ces repères “du côté attendu” (c'est-à-dire du même côté qu'à l'entraînement), malgré la modification de leurs caractéristiques figurales (largeur et surface). Comme dans le cadre de l'arène, une trajectoire donnée est associée à un ou plusieurs repères même si les caractéristiques de ces derniers ont changé. Toutefois, selon nous l'origine de cette plasticité comportementale varie en fonction du cadre expérimental. Dans le cadre des déplacements en arène, une routine motrice indépendante de l'identification de certains repères peut théoriquement se mettre en place, et cet apprentissage moteur peut expliquer la régularité des trajectoires, les fourmis faisant davantage appel à une mémoire motrice qu'à une mémoire visuelle. En revanche, dans le labyrinthe nous avons rendu impossible l'apprentissage d'une séquence motrice globale fixe : si les fourmis contournent systématiquement une cible du côté attendu malgré sa modification, cela ne peut être que sur la base d'indices visuels (le traitement cognitif de ces indices ayant conduit les fourmis à reconnaître, dans les cibles modifiées, l'un des types de cibles vues à l'entraînement).

4.4. Stratégie de suivi de route

L'ensemble de ces résultats permet d'émettre l'hypothèse suivante concernant la stratégie employée par *G. destructor* lors de la navigation dans l'environnement complexe de la forêt tropicale.

Il est possible qu'immédiatement à la sortie du nid, une routine motrice propre à chaque fourrageuse permette l'orientation dans une direction précise (comme nous l'avons observé dans notre dispositif expérimental à la sortie du tube d'accès). Si cette direction ne correspond pas à la direction générale reliant le nid au but (source de nourriture localisée), des repères visuels saillants situés à proximité du nid pourraient être utilisés pour une réorientation. Il est probable qu'un vecteur d'intégration mémorisé joue aussi un rôle dans l'orientation en début de parcours (BEUGNON *et al.*, 2005).

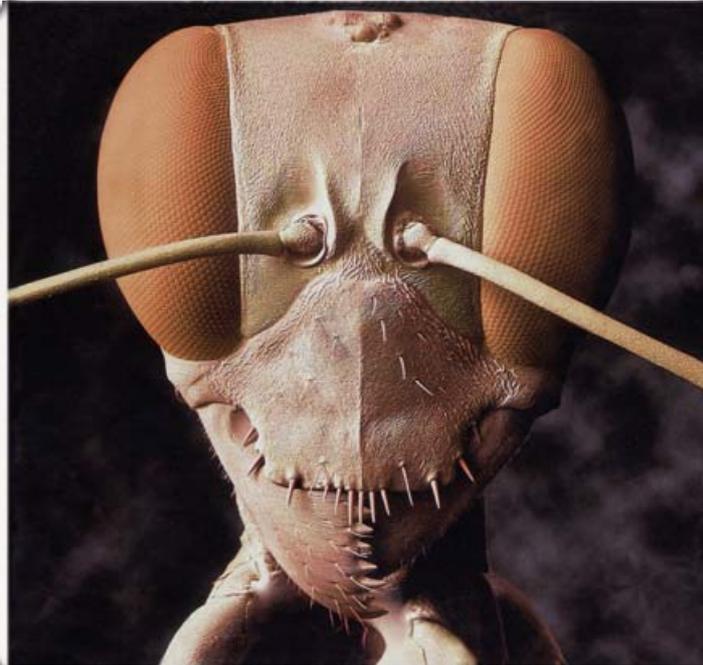
En fin de route, des repères visuels seraient employés pour identifier le but (source de nourriture). Contrairement à ceux situés au point de départ, ces repères auraient une fonction positionnelle plutôt que directionnelle, c'est à dire que leur identification permettrait de reconnaître un lieu et non de choisir une direction de déplacement.

Entre ces deux points-clés (départ et arrivée), la progression pourrait reposer sur le contournement de repères indifférenciés. Une séquence d'instructions procédurales, ou routine motrice, serait déroulée au fur et à mesure des rencontres avec les repères, sans qu'il soit nécessaire d'identifier visuellement chacun d'entre eux. Notre étude des capacités d'apprentissage moteur chez *G. destructor* (présentée au Chapitre 1) appuie la vraisemblance de cette hypothèse, de même que des résultats obtenus chez *Cataglyphis fortis*, montrant que ces fourmis sont capables d'utiliser des informations égocentrées pour s'orienter correctement suite au contournement d'un obstacle (BISCH-KNADEN & WEHNER, 2001). Toutefois, il est peu probable qu'une telle routine motrice soit utilisée sans interruption entre les points de départ et d'arrivée, et on ne peut exclure l'identification visuelle de certains repères particulièrement imposants (tels des gros troncs d'arbres) rencontrés en cours de route.

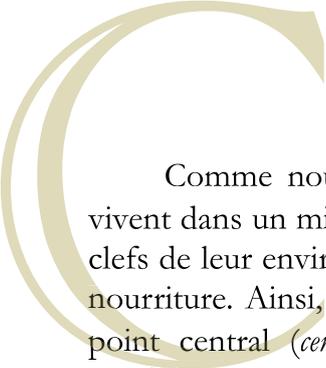
Bien que l'on ne sache pas dans quelle mesure cette stratégie de navigation est employée en milieu naturel, elle pourrait présenter un avantage pour *G. destructor*. En effet, dans l'environnement visuellement complexe et changeant d'une forêt tropicale, la stricte application du modèle du *snapshot* pourrait poser un problème de charge mnésique si les fourmis devaient mémoriser un vecteur local associé à chaque repère rencontré. Le recours moindre aux repères visuels lors de la navigation serait susceptible de réduire cette charge mnésique et de présenter une certaine valeur adaptative. Notre étude appuie donc l'hypothèse de STAMPS (1995) selon laquelle l'apprentissage de programmes moteurs individuels augmente la rapidité, la sûreté et l'efficacité des déplacements dans des habitats à la topologie complexe.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Cognition spatiale et navigation chez *Gigantiops destructor*



Tête d'une ouvrière de *Gigantiops destructor*, vue frontale
(microscopie électronique, grossissement approximatif: x 35).



Comme nous l'évoquions au début de ce mémoire, la plupart des animaux vivent dans un milieu hétérogène et sont amenés à se déplacer entre différents lieux-clefs de leur environnement, par exemple entre un nid et un (ou plusieurs) site(s) de nourriture. Ainsi, de nombreux insectes exploitent leur environnement autour d'un point central (*central place foragers*). Chez ces insectes, la survie individuelle est conditionnée par un retour rapide au nid après chaque excursion, et des stratégies d'orientation efficaces optimisant les déplacements ont été sélectionnées au cours de leur évolution. Chez les fourmis fourrageant en solitaire, le traitement cognitif de l'information spatiale est particulièrement efficace et se traduit souvent par l'apprentissage de routes familières élaborées. Les fourmis inféodées aux forêts tropicales suivent ces routes dans des environnements particulièrement complexes. C'est notamment le cas de la formicine *Gigantiops destructor* qui fourrage en lisière intérieure de la forêt amazonienne. Cet habitat se caractérise par une végétation luxuriante formant un panorama complexe et changeant (les repères visuels éventuels peuvent être fréquemment modifiés par la chute d'une branche ou une inondation). *Gigantiops destructor* n'utilise ni pistes chimiques (contrairement à d'autres fourmis fourrageant en milieu forestier, aussi bien sous climat tempéré, comme *Formica rufa*, que tropical, comme *Paraponera clavata*), ni informations visuelles en provenance de la canopée, ce qui nous a conduit à nous interroger sur les stratégies permettant une navigation efficace chez cette espèce. Les théories actuelles, faisant appel au modèle du *toolbox* (boîte à outils), permettent d'expliquer les comportements de navigation de certaines fourmis fourrageant dans un environnement relativement simple, les travaux de référence ayant été réalisés pour la plupart chez des espèces de milieu désertique du genre *Cataglyphis*.

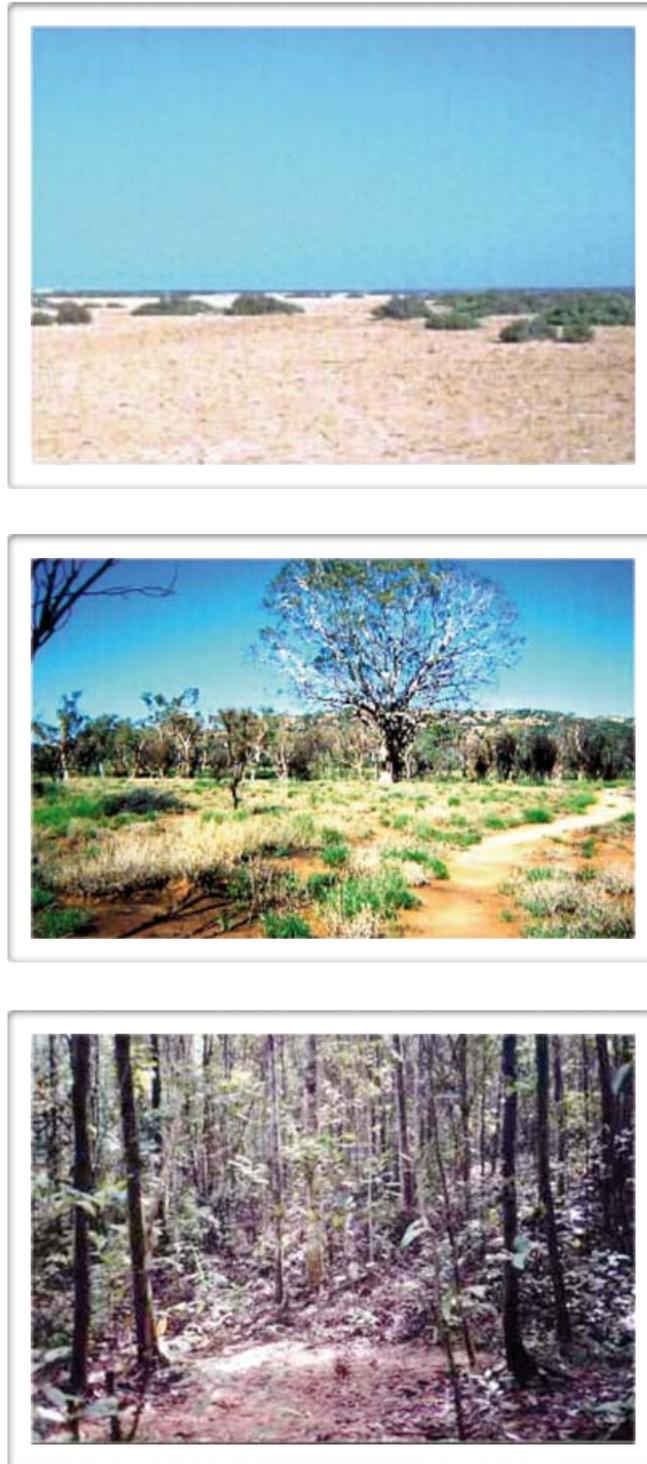


Figure 36. Vue générale du milieu de trois fourmis fourrageant en solitaire : **Haut** : étendues sablonneuses du désert tunisien (Maharès), habitat de *Cataglyphis fortis* (photo R. Wehner) ; **Milieu** : réseau buissonnant du désert australien (Alice Springs), habitat de *Melophorus bagoti* (photo R. Wehner) ; **Bas** : lisière de forêt tropicale guyanaise (Petit Saut), habitat de *Gigantiops destructor* (photo G. Beugnon).

D'après le modèle du *toolbox*, les déplacements sont régis par des outils cognitifs simples (comme des routines visuo-motrices), utilisés ponctuellement et indépendamment les uns des autres au fur et à mesure de la progression de l'insecte dans son milieu familier. Chez les fourmis *Cataglyphis*, on suppose ainsi que les buissons rares et bien individualisés présents dans le milieu permettent la mémorisation d'une séquence de *snapshots* liés par des vecteurs locaux. En revanche, l'emploi d'une stratégie de navigation fondée uniquement sur le modèle du *snapshot* nous semble problématique dans des environnements visuellement plus complexes comme les forêts tropicales, notamment en raison des problèmes de charge mnésique qui pourraient survenir. En effet, étant donnée la grande diversité des habitats dans lesquels fourragent ces fourmis (étendues sablonneuses pour *Cataglyphis*, réseaux complexes de buissons pour *Melophorus*, forêts pour *Formica*, *Gigantiops*, *Paraponera*...cf. **Figure 36**), il est probable que l'utilisation des différents "outils" (pour reprendre la métaphore mécanique du *toolbox model*) varie. Ces habitats fournissent notamment des repères visuels terrestres très différents, susceptibles d'influencer les stratégies de navigation.

Au cours de ce travail de thèse, nous nous sommes donc efforcés de préciser les modalités de représentation spatiale et les stratégies de suivi de route chez *G. destructor*. En effet, les stratégies visuelle, motrice, ainsi que leurs interactions restaient toutefois peu connues, en dehors des observations de CHAGNÉ *et al.* (2001) déjà évoquées (utilisation de repères visuels présents dans le champ de vision frontal). Notons que ce manque de connaissances ne se limite pas à *G. destructor* car, ainsi que le remarquent KOHLER & WEHNER (2005) à propos d'autres fourmis fourrageant en solitaire, "*la façon dont les informations visuelles définissant la route sont acquises et utilisées reste en grande partie insaisissable.*"

Nos travaux consistant exclusivement en des expériences de laboratoire faisant appel à des dispositifs expérimentaux (arène et labyrinthes) de taille réduite en comparaison des routes suivies en milieu naturel, il est certes difficile de savoir dans quelle mesure nos résultats reflètent les comportements de navigation "naturels" (MENZEL & GIURFA, 2006). Toutefois, le but des déplacements n'étant pas visible aussi bien en labyrinthe qu'en arène, les stratégies employées par les fourmis dans nos dispositifs peuvent être rattachées au concept de navigation (ce dernier étant défini, rappelons-le, comme une stratégie d'orientation permettant à des animaux de se déplacer entre des endroits donnés, avec lesquels ils ne sont pas en contact sensoriel direct). De plus, selon COLLETT (1996a), un mécanisme navigationnel comme le repérage visuel peut être impliqué dans des tâches de navigation aussi bien sur de longues que sur de courtes distances ; par exemple, même si un repère visuel saillant se trouve près du but, une guêpe ou une abeille en vol peuvent le considérer d'abord comme un simple repère balisant leur route, avant de l'utiliser pour spécifier le but lui-même. MENZEL & GIURFA (2006) suggèrent également que l'entraînement intensif des abeilles en laboratoire ne permet pas

d'étudier toutes les formes de mémoire spatiale développées en milieu naturel par ces insectes, notamment lors des vols exploratoires non contraints. Ce problème peut aussi être soulevé chez les fourmis, néanmoins nos expériences menées en arène respectent le rythme individuel de fourragement et permettent des trajets exploratoires précédant la mise en place de routes familières. Nous nous fonderons donc sur nos observations en laboratoire, présentées dans les trois chapitres expérimentaux précédents, afin de proposer un scénario de suivi de route chez *G. destructor*.

Sortie du nid et orientation de départ

Nous avons mis en évidence l'emploi de mémoires motrices au tout début du suivi de route, la direction du premier segment des routes étant déterminée par l'orientation de l'axe longitudinal du corps des fourmis qui débouchent dans l'arène. Le guidage visuel (utilisation des repères les plus proches du trou central) n'intervient qu'après cette première phase d'orientation. Il est possible de faire un parallèle entre ces fourmis débouchant dans l'arène à la sortie du tube d'accès, et les fourmis sortant de leur nid en forêt tropicale. En effet, selon BEUGNON (données non publiées), les fourrageuses débouchant de l'orifice de leur nid emploient de telles mémoires motrices pour parcourir (au moins) les tous premiers centimètres de leurs routes familières, dans la même direction propre à chaque fourmi. Des observations similaires ont été réalisées par FRESNEAU (1994) chez la fourmi ponérine tropicale *Pachycondyla apicalis*. Nous avons vu au Chapitre 3 que dans le cas de routes non rectilignes, la direction de départ peut être corrigée au niveau des premiers repères rencontrés (voir par exemple la **Figure 27b** et **d**, p. 88). Ces observations indiquent que les fourrageuses sont capables d'associer des commandes motrices aux repères rencontrés. Dans le cas présent (orientation en début de route), l'identification des repères visuels, au moins sur la base de leur forme, est nécessaire pour spécifier la direction à prendre, comme l'ont montré les tests d'interversion des repères centraux de l'arène (**Figure 31** p. 92) ainsi que les tests de rotation du panorama visuel. Il est probable que l'angle visuel offert par les repères vus depuis un point donné soit un paramètre également pris en compte dans leur identification, ainsi que le suggèrent les résultats obtenus en labyrinthe lors de l'association d'un changement de direction, ou d'un sens de contournement, à une cible visuelle en fonction de sa largeur. Enfin, et bien que nous ne l'ayons démontré qu'au niveau du dernier repère des routes (**Figure 33** p. 93), on peut supposer que la couleur ou du moins le contraste des premiers repères constituent également un indice utile à leur identification.

Nos résultats confirment donc l'importance accordée aux repères visuels terrestres chez *G. destructor*. C'est probablement lors de l'identification précise de ces repères que le système visuel de *G. destructor* est le plus sollicité. En particulier, les

volumineux collets des corps en champignon cérébraux (mesurés par GRONENBERG & HÖLLDOBLER, 1999 - cf. Chapitre *Modèle biologique et conditions d'élevage*) ont vraisemblablement une grande utilité dans ces tâches d'identification, de mémorisation visuelle et de rappel.

En route vers le but (partie intermédiaire du trajet)

Compte tenu de la longueur des routes (jusqu'à plusieurs dizaines de mètres) et de la complexité du milieu de fourragement de *G. destructor*, il nous paraît raisonnable de considérer que tous les objets saillants rencontrés par les fourrageuses ne jouent pas forcément le rôle de repères visuels balisant les routes, certains constituant plutôt des obstacles devant être contournés. L'identification visuelle de ces obstacles ne serait pas nécessaire, limitant ainsi le nombre de *snapshots* à mémoriser. Cette hypothèse s'appuie sur nos résultats montrant la capacité de *G. destructor* à apprendre des routines motrices pour négocier des labyrinthes dépourvus d'indicateurs visuels (Chapitre 1), et rappellent les résultats de BISCH-KNADEN & WEHNER (2001), lesquels démontrent que des fourmis peuvent utiliser des informations procédurales afin de contourner un obstacle sans utiliser ses caractéristiques visuelles. Si ces auteurs ont démontré l'emploi d'une routine motrice simple lors du contournement d'un obstacle unique, nos expériences mettent en évidence l'apprentissage de séquences motrices, à savoir des enchaînements de plusieurs instructions procédurales (dans notre cas, cinq choix directionnels). Ces résultats, très comparables à ceux obtenus par COLLETT *et al.* (1993) et ZHANG *et al.* (2006) chez l'abeille, suggèrent que l'apprentissage de séquences motrices est une stratégie d'orientation répandue chez les hyménoptères. Selon STAMPS (1995), des programmes moteurs peuvent permettre aux animaux de se déplacer de façon plus efficace dans un lieu familier (*motor learning hypothesis*). Bien que cette hypothèse n'ait pas été vérifiée sur le terrain dans le cas de *G. destructor*, certains résultats obtenus lors de libres parcours en arène indiquent qu'une telle utilisation d'informations proprioceptives pourrait intervenir en partie intermédiaire des routes. En effet, la variabilité des trajectoires intermédiaires suggère que les déplacements ne sont pas tributaires d'une représentation rétinotopique des repères (*snapshots*) et peuvent donc reposer sur une mémoire motrice indépendante de l'identification visuelle (*slalom racer strategy* - cf. Chapitre 3). D'autres observations suggèrent que l'identification des repères peut être facultative, comme le fait que plusieurs trajets soient en partie guidés par les sorties visibles sur les parois de l'arène, ces sorties pouvant alors être considérées comme des repères périphériques *a priori* non différenciables entre eux.

De plus, comme l'a montré CHEVARIN (2006), un autre type d'indice de nature proprioceptive, l'odomètre, pourrait être lié à la composante motrice des déplacements (rappelons que l'odomètre, ou mécanisme d'estimation des distances, peut être utilisé indépendamment des informations visuelles chez les fourmis (THIÉLIN-BESCOND & BEUGNON, 2005) et repose sur une forme de décompte des

pas (WITTLINGER *et al.*, 2006, 2007)). Les fourmis *G. destructor* peuvent donc associer une consigne motrice à une distance parcourue, indépendamment de l'identification de repères visuels. Ce couplage faciliterait les choix directionnels en partie intermédiaire des routes, le choix directionnel au niveau d'un repère donné étant fait sur la base de la distance parcourue avant d'atteindre ce repère, plutôt que par le rappel de ses caractéristiques figurales (forme, taille, couleur...).

Le recours à une séquence ordonnée de *snapshots* mémorisés présente également des désavantages si l'on considère les réflexions de CHENG (2005) : l'auteur rappelle qu'étant donné le coût du travail du cerveau, les processus cognitifs les plus parcimonieux ont vraisemblablement été sélectionnés. Or la mémorisation de séries de *snapshots* constitue, rappelons-le, un processus coûteux en termes de mémoire, chaque image devant être suffisamment détaillée afin d'éviter de confondre des repères, ce qui entraînerait une désorientation. CHENG (2005) suppose donc que ce type de stratégie locale est complété par une stratégie faisant appel à une représentation globale de l'environnement, prenant en compte les relations spatiales entre les repères plutôt que leurs caractéristiques figurales. C'est ce que confirment les travaux de WYSTRACH (2007) : à l'instar de nombreux vertébrés (CHENG & NEWCOMBE, 2005), *G. destructor* est capable d'utiliser des indices géométriques de l'environnement pour s'orienter dans une arène rectangulaire. Ces résultats, qui supposent un mode allocentré de représentation de l'espace, rejoignent le modèle du *sketchmap* (BEUGNON *et al.* (1996) ; PASTERGUE *et al.* (1992 ; 1995)) présenté en Introduction Générale, et impliquant une utilisation flexible de l'espace.

L'ensemble de ces résultats tend donc à remettre en question l'hypothèse selon laquelle les routes familières des fourmis sont représentées tout du long sous la forme d'une séquence ordonnée de *snapshots*. Les conclusions tirées de nos travaux sur *G. destructor* pourraient être étendues à bien d'autres espèces fourrageant dans des milieux visuellement complexes, y compris *M. bagoti*. En effet, d'après SOMMER *et al.* (2008), ces fourmis sont confrontées à un réseau de buissons "*similaires en forme, texture, couleur et hauteur*", constituant des "*repères pouvant être confondus*". Ces auteurs notent que lors des déplacements des fourmis, ils n'observent "*aucun ajustement de l'orientation des fourmis essayant potentiellement de faire coïncider les vues courantes avec les snapshots mémorisés*". Ceci les conduit à proposer une alternative quant au format de représentation des routes : bien que l'hypothèse de la mémorisation d'une séquence de *snapshots* ne soit pas exclue, les fourmis pourraient également acquérir un flux visuel continu, décrit comme un "*film mental*" plutôt que comme une "*séquence de diapositives*". Bien que cette hypothèse mette l'accent sur la dimension visuelle de la représentation des routes, elle semble, à l'image de notre hypothèse du slalom, supposer une représentation non rétinotopique de l'environnement.

Arrivée au but et retour au nid

En fin de route, lorsque les fourmis sont proches du but (site de nourriture familial), l'identification des repères situés à proximité apparaît nécessaire (les repères étant alors utilisés comme des marqueurs de l'emplacement du but), comme l'ont montré les tests de modification de l'emplacement (**Figure 32** p. 93) ou de la couleur (**Figure 33** p. 93) des derniers repères rencontrés avant l'entrée dans une boîte de capture. La stéréotypie des trajectoires relevées au niveau de ces repères suggère un mode de représentation rétinotopique, comme chez l'abeille et d'autres espèces de fourmis (COLLETT & ZEIL, 1998 ; COLLETT & COLLETT, 2002 ; GRAHAM *et al.*, 2004), contrairement à ce que nous avons pu observer au niveau des repères situés en partie intermédiaire des routes.

Le trajet retour vers le nid est initié par la capture de proies au niveau du site de nourriture, ce qui a pour effet de déclencher le rappel d'un vecteur global d'intégration du trajet, indépendant des repères visuels, et stocké dans la mémoire à long terme (BEUGNON *et al.*, 2005). Ce processus a ensuite été mis en évidence chez d'autres espèces de fourmis (COLLETT & COLLETT, 2006 ; HARRIS *et al.*, 2005 ; WEHNER *et al.*, 2006). Ainsi, chez la fourmi comme chez l'abeille (DYER *et al.*, 2002), il existe une ségrégation des mémoires associées au trajet aller et au trajet retour, le rappel de l'une ou de l'autre dépendant de l'état de satiété des fourmis. Toutefois, contrairement aux fourmis *Cataglyphis* chez qui le retour au nid est initié par un vecteur d'intégration du trajet aller mis à jour en permanence et stocké dans une mémoire à court terme (COLLETT *et al.*, 2003a ; ANDEL & WEHNER, 2004), les fourmis *G. destructor* stockent dans une mémoire à long terme un vecteur global pointant vers le nid, indépendamment de l'état courant de l'intégrateur de trajet et des repères environnants (BEUGNON *et al.*, 2005).

Une fois en route vers le nid, il est probable que les fourmis recourent à des routines visuomotrices, telles que nous les avons décrites pour les trajets allers. En effet, les apprentissages en labyrinthe (programmes moteurs et associations visuomotrices) ont tous été réalisés lors du retour au nid, suite à des trajets allers rectilignes conclus par la capture d'une proie.

Bien que cela soit purement spéculatif, on peut supposer, comme KOHLER & WEHNER (2005) et SOMMER *et al.* (2008), que lors de l'apprentissage de ces trajets retour, des "règle préprogrammées" (réponses spontanées à certaines caractéristiques du terrain) contribuent à façonner le tracé des routes individuelles. De telles règles pourraient par exemple consister à marcher au milieu de l'espace séparant des repères visuels de taille identique (*visual centring response* - cf. HEUSSER & WEHNER, 2002), ou à contourner un repère donné du côté entraînant une moindre déviation par rapport à la direction spécifiée par le vecteur global.

Enfin, si l'on peut supposer que, comme à l'aller, les caractéristiques figurales d'une partie des repères rencontrés en cours de route peuvent être ignorées (la navigation reposant sur des programmes moteurs secondés par l'odomètre), ce ne peut être le cas des repères situés en fin de parcours. Les résultats des tests de suppression et de modification de ces repères (**Figures 29** p. 90 et **33** p. 93) indiquent clairement qu'ils sont utilisés pour spécifier l'emplacement du nid, ce qui

concorde avec les observations réalisées chez de nombreux autres hyménoptères (voir par exemple TINBERGEN, 1932 ; CARTWRIGHT & COLLETT, 1979 ; WEHNER & RÄBER, 1979 ; PASTERGUE *et al.*, 1992 ; et la revue de FAURIA, 1998).

En conclusion, nous pouvons préciser le concept, exposé plus haut, selon lequel les conditions environnementales permettent de sélectionner des stratégies de navigation différentes selon les espèces de fourmis. Ainsi, les milieux désertiques constituent des environnements stables favorisant l'emploi d'indices externes : les fourmis du désert utilisent un compas céleste et identifient des repères visuels proches ou distants lors de leurs excursions à l'extérieur du nid. Inversement, les forêts tropicales constituent des environnements changeants (alternance d'une saison sèche et d'une saison humide provoquant des inondations, fréquentes chutes de branches, croissance rapide de la végétation), favorisant l'utilisation d'indices internes et proprioceptifs : les fourmis *Gigantiops destructor*, en utilisant des programmes moteurs couplés à l'odomètre (limitant le nombre de *snapshots* à mémoriser) et un vecteur global rappelé indépendamment des repères environnants, pourraient partiellement s'affranchir de la complexité visuelle de cet environnement.

Perspectives de recherche

Comme l'avait démontré SCHNEIRLA dès les années 1930, les labyrinthes constituent des dispositifs expérimentaux permettant des études très contrôlées de l'apprentissage de routes chez les insectes. Nous avons montré que *G. destructor*, à l'instar des fourmis *Cataglyphis cursor* (PASTERGUE-RUIZ & BEUGNON, 1994 ; CHAMERON *et al.*, 1998) et des abeilles *Apis mellifera* (SRINIVASAN & ZHANG, 2004 ; ZHANG *et al.*, 1996), se révèle particulièrement apte à maîtriser ces labyrinthes. Cette grande adaptabilité permet l'étude fine des stratégies d'orientation, et ouvre de nombreuses perspectives de recherche, dont certains exemples sont évoqués ci-dessous.

Un suivi trajectométrique des fourmis, comme celui pratiqué dans l'arène de fourrageage (*cf.* Chapitre 3), permettra d'analyser en détails les déplacements individuels dans chaque chambre des labyrinthes (jusqu'à présent nous n'avons relevé que les choix des fourrageuses -sortie ouverte ou sortie fermée- et non la forme des trajets ou les vitesses de déplacement). Ces données trajectométriques devraient permettre de préciser les modalités de reconnaissance de différentes cibles visuelles. En effet, étant donné que chez les fourmis, la position relative des yeux par rapport à l'axe longitudinal du corps est constante (les mouvements latéraux de la tête étant très limités) et que l'orientation du corps et la direction de déplacement sont colinéaires (DURIER *et al.*, 2003), on considère que les fourmis regardent ce vers quoi elles se déplacent (cela est d'autant plus vraisemblable chez *G. destructor* qui, rappelons-le, utilise des repères visuels situés dans son champ de vision frontal). L'analyse des trajectoires aux abords des cibles visuelles permettra donc de déduire la façon dont ces dernières sont appréhendées, et fournira des indices quant au

mode de représentation de l'espace des fourrageuses. En effet, une représentation autocentrée de type rétinotopique (comme le suggère le modèle du *snapshot*) devrait impliquer une utilisation stéréotypée de l'espace, l'animal approchant toujours les repères sous un angle donné, alors qu'une représentation non rétinotopique (*cf.* le modèle du *sketchmap*) permettrait une utilisation plus souple des repères visuels, ceux-ci pouvant être approchés sous des angles variés. Cette analyse des trajectoires consisterait à rechercher, dans chaque chambre, d'éventuels points d'inflexion des trajets individuels (changements de l'orientation générale des trajets, également dénommés "points de rupture" par CHAMERON, 1999), et à identifier ceux qui sont susceptibles d'indiquer une réponse à l'identification d'un repère visuel. L'étude de la distribution de ces points (en superposant les trajets successifs d'un individu donné) permettrait de préciser si les réponses à une cible visuelle donnée interviennent toujours dans une même zone de l'espace (ce qui sous-tend un mode de représentation rétinotopique) ou si leur distribution est plus variable (représentation non rétinotopique). Nous avons pu observer épisodiquement (sans toutefois le quantifier) de brusques ruptures de trajectoire aux abords des cibles visuelles larges et fines utilisées lors de notre seconde étude en labyrinthe (Chapitre 2). Une analyse trajectométrique permettrait de savoir si, comme le suggèrent ces premières observations, les points de rupture sont localisés plus près des cibles fines que des cibles larges (en d'autres termes, les fourmis semblent s'approcher plus près des cibles fines avant de les contourner), ce qui laisse supposer que l'angle visuel sous-tendu par les cibles est pris en compte dans leur identification.

En variant le type de cibles visuelles proposées, les labyrinthes dichotomiques permettront d'aborder la discrimination visuelle de nouveaux paramètres (contraste, couleur...) et éventuellement leur catégorisation.

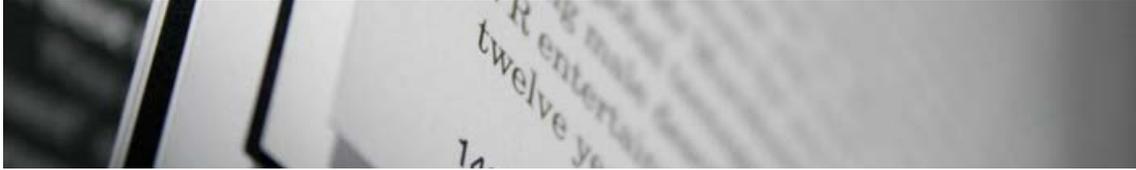
L'influence de la distance parcourue sur les choix directionnels reste également à explorer, dans la continuité des travaux de CHEVARIN (2006) évoqués plus haut, démontrant une interaction entre l'odomètre et la prise de décision lors de l'apprentissage d'une séquence d'instructions procédurales.

Enfin, maintenant qu'un ensemble solide de résultats obtenus en laboratoire devient disponible, il paraît inévitable de confronter ces connaissances aux stratégies employées en milieu naturel. A cette fin, une nouvelle série d'expériences de terrain s'impose, seules trois études de la navigation en milieu naturel étant actuellement disponibles chez *G. destructor* (CHAGNÉ & BEUGNON, 2001 ; CHAGNÉ *et al.*, 2001 ; BEUGNON *et al.*, 2005). En particulier, le relevé détaillé des trajets et la recherche d'éventuelles similitudes entre les routes de fourmis fourrageant dans une même zone permettrait de savoir, comme l'ont déjà suggéré KOHLER & WEHNER (2005) chez *M. bagoti*, si les fourmis *G. destructor* "compartimentent" leurs routes, c'est à dire si les trajets individuels sont subdivisés en segments dont la mise en place obéirait à des règles préprogrammées. En plus de celles citées plus haut (*visual centring response* et moindre déviation par rapport au vecteur global), de telles règles pourraient consister à se diriger préférentiellement vers des repères terrestres saillants (*beacon*

aiming, GRAHAM *et al.*, 2003) ou à les contourner systématiquement du même côté (*biased detours*, COLLETT *et al.*, 1992), cette dernière hypothèse rejoignant celle de la moindre déviation. Des observations non publiées de BEUGNON suggèrent que cette règle de contournement existe en milieu naturel chez *G. destructor* au départ et à l'arrivée au nid et sur le site familier de fourragement. Des expériences visant à déterminer dans quelle mesure ces contournements sont liés à l'identification visuelle des repères permettraient de préciser les modalités d'utilisation de la stratégie du slalom que nous avons proposée. Enfin, ces expériences en milieu naturel devraient permettre de préciser le mode d'utilisation des indices géométriques. En effet, WYSTRACH (2007) note que dans l'état actuel des recherches, il n'est pas encore possible de préciser d'une part, à partir de quels repères *Gigantiops* exploite les indices géométriques de son milieu naturel, et d'autre part, comment ils sont sélectionnés.

Des perspectives de recherche s'offrent également chez d'autres espèces "visuelles" : des études comparatives pourraient être envisagées afin de savoir dans quelle mesure les modes de représentation spatiale mis au jour chez *Gigantiops* sont partagés par d'autres fourmis. L'apparente ubiquité de certaines stratégies de navigation parmi les animaux, même phylogénétiquement éloignés (apprentissage moteur, utilisation d'indices géométriques), permet en effet de supposer que l'espace est utilisé de façon flexible lors des déplacements chez de nombreux hyménoptères.

Références bibliographiques



A

AKESSON S. & WEHNER R. (2002). Visual navigation in desert ants *Cataglyphis fortis*: are snapshots coupled to a celestial system of reference ? *The Journal of Experimental Biology* 205, 1971-1978.

ANDEL D. & WEHNER R. (2004). Path integration in desert ants, *Cataglyphis*: How to make a homing ant run away from home. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271, 1485-1489.

B

BAADER A. P. (1996). The significance of visual landmarks for navigation of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Formicidae Ponerinae). *Insectes Sociaux* 43, 435-450.

BECKERS R., GOSS S., DENEUBOURG J.L. & PASTEELS J.M. (1989). Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche* 96, 239-256.

BENHAMOU S., SAUVÉ J.P. & BOVET P. (1990). Spatial memory in large scale movement: efficiency and limitation of the egocentric coding process. *Journal of Theoretical Biology* 145, 1-12.

BENHAMOU S. & SEGUINOT V. (1995). How to find one's way in the labyrinth of path integration models. *Journal of Theoretical Biology* 174 (4), 463-466.

BEUGNON G. (1987). The heuristic value of visual spatial orientation in insects. In: Ellen P. & Thinus-Blanc C. (Eds), *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man* (pp. 266-275). Dordrecht: Martinus Nijhoff.

- BEUGNON G. & CAMPAN R. (1989). Représentations spatiales dans l'orientation des insectes. *Bull SFECA* 4 (1), 145-151.
- BEUGNON G. & FOURCASSIÉ V. (1988). How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system ? II. Field experiments. *Insectes sociaux* 35, 106-124.
- BEUGNON G., CHAGNÉ P. & DEJEAN A. (2001). Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Insectes sociaux* 48, 347-351.
- BEUGNON G. & LACHAUD J.P. (1992). La représentation spatiale chez l'insecte : au commencement était l'image... *Psychologie française* 37 (1), 25-28.
- BEUGNON G., LACHAUD J.P. & CHAGNÉ P. (2005). Use of long term stored vector information in the Neotropical ant *Gigantiops destructor*. *Journal of Insect Behavior* 18, 415-432.
- BEUGNON G., PASTERGUE-RUIZ I., SCHATZ B. & LACHAUD J.P. (1996). Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. *Behavioral Processes* 35, 55-62.
- BHATKAR A & WHITCOMB W.H. (1970). Artificial diet for rearing various species of ants. *The Florida entomologist* 53 (4), 229-232.
- BISCH-KNADEN S. & WEHNER R. (2001). Egocentric information helps desert ants to navigate around familiar obstacles. *Journal of Experimental Biology* 204, 4177-4184.
- BISCH-KNADEN S. & WEHNER R. (2003a). Local vectors in desert ants: Context-dependent landmark learning during outbound and homebound runs. *Journal of Comparative Physiology A* 189, 181-187.
- BISCH-KNADEN S. & WEHNER R. (2003b). Landmark memories are more robust when acquired at the nest site than en route. Experiments in desert ants. *Naturwissenschaften* 90, 127-130.
- BLUM M.S., JONES T.H., OVERAL W.L., FALES H.M., SCHMIDT J.O. & BLUM N.A. (1983). Exocrine chemistry of the monotypic ant genus *Gigantiops*. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 75 (1), 15-16.
- BRUN R. (1914). *Die Raumorientierung der Asien und das Orientierungsproblem im allgemeinen*. Jena, Gustav Fischer.

C

- CAMPAN R. (1997). Tactic components in orientation. *In*: M. Lehrer (Ed.), *Orientation and communication in arthropods* (pp. 1-40). Basel: Birkhäuser.
- CAPALDI E.A., ROBINSON G.E. & FAHRTBACH S.E. (1999). Neuroethology of spatial learning: The birds and the bees. *Annual Reviews in Psychology* 50, 651-682.
- CARTWRIGHT B.A. & COLLETT T.S. (1979). How honey-bees know their distance from a near-by landmark. *The Journal of Experimental Biology* 82, 367-372.
- CARTWRIGHT B.A. & COLLETT T.S. (1983). Landmark learning in bees. *Journal of Comparative Physiology* 151, 521-543.
- CHAGNÉ P. & BEUGNON G. (2001). Familiar routes and spatial memory in the tropical ant *Gigantiops destructor*. *Proceedings of the Meeting of European Sections of the IUSSI*, Berlin (Germany), 63.
- CHAGNÉ P., LACASSAGNE C. & BEUGNON G. (2001). Modes de navigation chez une fourmi néotropicale : *Gigantiops destructor*. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 14, 13-19.
- CHAMERON S. (1999). Apprentissage et représentation des informations spatiales chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Thèse de doctorat (spécialité : Neurosciences et Ethologie Cognitive)*, 316 p., Toulouse III.
- CHAMERON S., BEUGNON G. & FOURCASSIÉ V. (1997). Modes de représentation imagée chez l'insecte : l'exemple de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Colloque SFECA*, Albi (France), 197-208.
- CHAMERON S., SCHATZ B., PASTERGUE-RUIZ I., BEUGNON G. & COLLETT T.S. (1998). The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proceedings of the Royal Society of London series B* 265, 2309-2313.
- CHENG K. (2005). Reflections on geometry and navigation. *Connection Science* 17, 5-21.
- CHENG K., COLLETT T.S. & WEHNER R. (1986). Honeybees learn the colours of landmarks. *Journal of Comparative Physiology A* 159, 69-73.
- CHENG K., COLLETT T.S., PICKHARD A. & WEHNER R. (1987). The use of visual landmarks by honeybees: bees weight landmarks according to their distance from the goal. *Journal of Comparative Physiology A* 161, 469-475.
- CHENG K. & NEWCOMBE N.S. (2005). Is there a geometric module for spatial orientation ? Squaring theory and evidence. *Psychonomic Bulletin & Review* 12, 1-23.

- CHEVARIN C. (2006). Odométrie et routines visuo-motrices chez la fourmi *Gigantiops destructor*. *Master 2 Recherche*, 25 p., Toulouse III.
- CHITTKA L., KUNZE J., SHIPMAN C. & BUCHMAN S.L. (1995). The significance of landmarks for path integration of honeybee foragers. *Naturwissenschaften* 82, 341-343.
- CHITTKA L., WILLIAMS N.M., RASMUSSEN H. & THOMON J.D. (1999). Navigation without vision: bumblebee orientation in complete darkness. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, 45-50.
- COLLETT T.S. (1996a). Short-range navigation: does it contribute to understanding navigation over longer distances ? *Journal of Experimental Biology* 199, 225-226.
- COLLETT T.S. (1996b). Insect navigation *en route* to the goal: multiple strategies for the use of landmarks. *Journal of Experimental Biology* 199, 227-235.
- COLLETT M. & COLLETT T.S. (2000). Path integration in insects. *Current opinion in neurobiology* 10, 757-762.
- COLLETT M. & COLLETT T.S. (2002). Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience* 3, 542-552.
- COLLETT T.S. & COLLETT M. (2004). How do insects represent familiar terrain ? *Journal of Physiology-Paris* 98, 259-264.
- COLLETT M. & COLLETT T.S. (2006). Insect navigation: no map at the end of the trail ? *Current Biology* 16 (2), R48-R51.
- COLLETT T.S., BARON J. & SELLEN K. (1996). On the encoding of movement vectors by honeybees. Are distance and direction represented independently ? *Journal of Comparative Physiology A* 179, 395-406.
- COLLETT M., COLLETT T.S., BISCH S. & WEHNER R. (1998). Local and global vectors in desert ant navigation. *Nature* 394, 269-272.
- COLLETT M., COLLETT T.S., CHAMERON S. & WEHNER R. (2003a). Do familiar landmarks reset the global path integration system of desert ants ? *Journal of Experimental Biology* 206, 877-882.
- COLLETT M., COLLETT T.S. & SRINIVASAN M.V. (2006b). Insect navigation: measuring travel distance across ground and through air. *Current Biology* 16, 887-890.
- COLLETT M., COLLETT T.S. & WEHNER R. (1999). Calibration of vector navigation in desert ants. *Current Biology* 16, 1031-1034.

- COLLETT T.S., COLLETT M. & WEHNER R. (2001). The guidance of desert ants by extended landmarks. *Journal of Experimental Biology* 204, 1635-1639.
- COLLETT T.S., DILLMANN E., GIGER A. & WEHNER R. (1992). Visual landmarks and route following in desert ants. *Journal of Comparative Physiology A* 170, 435-442.
- COLLETT T.S., FAURIA K., DALE K. & BARON J. (1997). Places and patterns - a study of context learning in honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 181 (4), 343-353.
- COLLETT T.S., FRY S.N. & WEHNER R. (1993). Sequence learning by honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 172, 145-150.
- COLLETT T.S., GRAHAM P. & DURIER V. (2003b). Route learning by insects. *Current Opinion in Neurobiology* 13, 718-725.
- COLLETT T.S., GRAHAM P. & HARRIS R.A. (2007). Novel landmark-guided routes in ants. *The Journal of Experimental Biology* 210, 2025-2032.
- COLLETT T.S., GRAHAM P., HARRIS R.A. & HEMPEL-DE-IBARRA N. (2006a). Navigational memories in ants and bees: memory retrieval when selecting and following routes. *Advances in the study of behavior* 36, 123-172.
- COLLETT T.S. & KELBER A. (1988). The retrieval of visuo-spatial memories by honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 163 (1), 145-150.
- COLLETT T.S. & ZEIL J. (1998). Places and landmarks: an arthropod perspective. In: S. Healy (Ed.), *Spatial representation in animals* (pp. 18-53). Oxford: Oxford University Press.
- CREED JR R.P. & MILLER J.R. (1990). Interpreting animal wall-following behaviour. *Experientia* 46, 758-761.

D

- DACKE M., NORDSTRÖM P., SCHOLTZ C.H. & WARRANT E.J. (2002). A specialized dorsal rim area for polarized light detection in the compound eye of the scarab beetle *Pachysoma striatum*. *Journal of Comparative Physiology A* 188, 211-216.
- DARWIN C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London, Murray.
- DAVID C.T. & WOOD D.L. (1980). Orientation to trails by a carpenter ant, *Camponotus modoc* (Hymenoptera: Formicidae), in a giant sequoia forest. *Canadian Entomologist* 112, 993-1000.

- DINGLE H. (1962). The occurrence of correcting behavior in various insects. *Ecology* 43, 727-728.
- DURIER V., GRAHAM P. & COLLETT T.S. (2003). Snapshot memories and landmark guidance in wood ants. *Journal of Experimental Biology* 206, 535-541.
- DURIER V., GRAHAM P. & COLLETT T.S. (2004). Switching destinations: memory change in wood ants. *Journal of Experimental Biology* 207, 2401-2408.
- DURIER V. & RIVAUULT C. (1999). Path integration in cockroach larvae, *Blatella germanica* (L.) (insect: Dictyoptera): Direction and distance estimation. *Animal Learning and behaviour* 27, 108-118.
- DYER F.C. (1991). Bees acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape. *Animal Behaviour* 41, 239-246.

E

- EDELSTEIN-KESHET L., WATMOUGH J. & BARD EMENTROUT G. (1995). Trail following in ants: individual properties determine population behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36, 119-133.
- EFLER D. & RONACHER B. (2000). Evidence against a retinotopic-template matching in honeybees' pattern recognition. *Vision Research* 40, 3391-3403.
- EHMER B. (1999). Orientation in the ant *Paraponera clavata*. *Journal of Insect Behavior* 12, 711-722.
- EMERY C. (1893). Zirpende und springende Ameisen. *Biol. Centralbl.* 13, 189-190.
- ESCH H.E. & BURNS J.E. (1995). Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source. *Naturwissenschaften* 82, 38-40.
- ESCH H.E. & BURNS J.E. (1996). Distance estimation by foraging honeybees. *Journal of Experimental Biology* 199, 155-162.

F

- FAURIA K. (1998). Le guidage visuel du retour au nid chez les abeilles solitaires (Hymenoptera, Megachilidae) : approche fondamentale et appliquée. *Thèse de doctorat, 329 p., François Rabelais (Tours)*.

- VON FRISCH K. (1967). *The dance language and orientation of bees*. London, Oxford University Press.
- FREE J.B. (1970). Effect of flower shapes and nectar guides on the behaviour of foraging honeybees. *Behaviour* 37, 269-285.
- FRESNEAU D. (1994). Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). *Thèse d'Etat es Sciences*, 265 p., Paris Nord.
- FUKUSHI T. (2001). Homing in wood ants, *Formica japonica* : use of the skyline panorama. *Journal of Experimental Biology* 204, 2063-2072.
- FUKUSHI T. & WEHNER R. (2004). Navigation in wood ants *Formica japonica*: context dependent use of landmarks. *Journal of Experimental Biology* 207, 3431-3439.

G

- GALLISTEL C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge (Mass.), MIT Press.
- GILLNER S. & MALLOT H. A. (1998). Navigation and acquisition of spatial knowledge in a virtual maze. *Journal of Cognitive Neuroscience* 10, 445-463.
- GOULD J.L. (1986). The local map of honey-bees: do honey-bees have cognitive maps ? *Science* 232, 861-863.
- GOULD J.L. (1988). Resolution of pattern learning by honeybees. *Journal of insect Behavior* 1, 225-233.
- GOULD J.L. (1990). Honey-bee cognition. *Cognition* 37, 83-103.
- GOULD J.L. & GOULD C. (1988). *The honey-bee*. New York, Scientific American Library.
- GOULD J.L. & TOWNE W.F. (1988). On the evolution of the dance language: response to Dyer and Seeley. *The American Naturalist* 134 (1), 156-159.
- GOLLEDGE R.G. (Ed.) (1999). *Wayfinding behavior: Cognitive mapping and other spatial processes*. Baltimore, John Hopkins University Press.
- GRAHAM P. & COLLETT T.S. (2002). View-based navigation in insects: How wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *Journal of Experimental Biology* 205, 2499-2509.
- GRAH G., WEHNER R. & RONACHER B. (2007). Desert ants do not acquire and use a three-dimensional global vector. *Frontiers in Zoology* 4, 12.

- GRAH G. & RONACHER B. (2008). Three-dimensional orientation in desert ants: Context-independent memorisation and recall of sloped path segments. *Journal of Comparative Physiology A* 194, in press.
- GRAHAM P. & COLLETT T.S. (2006). Bi-directional route learning in wood ants. *Journal of Experimental Biology* 209, 3677-3684.
- GRAHAM P., DURIER V. & COLLETT T.S. (2004). The binding and recall of snapshot memories in wood ants (*Formica rufa* L.). *Journal of Experimental Biology* 207, 393-398.
- GRAHAM P., DURIER V. & COLLETT T.S. (2007). The co-activation of snapshot memories in wood ants (*Formica rufa* L.). *Journal of Experimental Biology* 210, 2128-2136.
- GRAHAM P., FAURIA K. & COLLETT T.S. (2003). The influence of beacon-aiming on the routes of wood ants. *The Journal of Experimental Biology* 206, 535-541.
- GRONENBERG W & HÖLLDOBLER B. (1999). Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain. *The Journal of Comparative Neurology* 412 (2), 229-240.

H

- HARRIS A., HEMPEL DE IBARRA N., GRAHAM P. & COLLETT T.S. (2005). Ant navigation: priming of visual route memories. *Nature* 438, 302.
- HARRIS A., GRAHAM P. & COLLETT T.S. (2007). Visual cues for the retrieval of landmark memories by navigating wood ants. *Current biology* 17, 93-102.
- HARRISON J.F., FEWELL J.H., STILLER T.M. & BREED M.D. (1989). Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Animal Behaviour* 37, 869-871.
- HARTMANN G. & WEHNER R. (1995). The ant's path integration system: a neural architecture. *Biological Cybernetics* 73, 483-493.
- HEALY S. (1998). *Spatial representation in animals*. Oxford, Oxford University Press.
- HEUSSER D. & WEHNER R. (2002). The visual centring response in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *The Journal of Experimental Biology* 205, 585-590.
- HÖLLDOBLER B. (1980). Canopy orientation: a new kind of orientation in ants. *Science* 210, 86-88.

- HÖLLDOBLER B. & WILSON E.O. (1990). *The ants*. Cambridge (Mass.), Harvard University Press.
- HOMBERG U. (2004). In search of the sky compass in the insect brain. *Naturwissenschaften* 91, 199-208.
- HORRIDGE G.A. (1999). Two-dimensional pattern discrimination by the honeybee. *Physiological Entomology* 24, 1-17.
- HORRIDGE G.A. (2000). Pattern vision of the honeybee (*Apis mellifera*). What is an oriented edge ? *Journal of Comparative Physiology A* 186, 521-534.
- HORRIDGE G.A. (2003). Discrimination of single bars by the honeybee (*Apis mellifera*). *Vision Research* 43, 1257-1271.
- HUGHES R. N. (1989). Phylogenetic comparisons. In: W. N. Dember & C.L. Richman (Ed.), *Spontaneous Alternation Behaviour* (pp. 39-57). New York: Springer-Verlag.
- HUGHES R. N. (2004). The value of spontaneous alternation behaviour (SAB) as a test of retention in pharmacological investigations of memory. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 28, 497-505.
- HUNTER W.S. & HALL R.E. (1941). Double alternation behaviour of the white rat in a spatial maze. *Journal of Comparative Psychology* 32, 253-256.

J

- JAFFE K. & PEREZ E. (1989). Comparative study of brain morphology in ants. *Brain, Behavior and Evolution* 33 (1), 25-33.
- JANZEN D.H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171, 203-205.
- JUDD P.D. & COLLETT T.S. (1998). Multiple stored views and landmark guidance in ants. *Nature* 395, 710-714.

K

- KEMPF W.W. & LENKO K. (1968). Novas observações e estudos sobre *Gigantiops destructor* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 21, 209-230.
- KNADEN M., LANGE C. & WEHNER R. (2006). The importance of procedural knowledge in desert ant navigation. *Current Biology* 16, 916-917.
- KNADEN M. & WEHNER R. (2005). Nest mark orientation in desert ants *Cataglyphis*: What does it do to the path integrator? *Animal Behaviour* 70, 1349-1354.
- KOHLER M. & WEHNER R. (2005). Idiosyncratic route-based memories in desert ants, *Melophorus bagoti*: how do they interact with path integration vectors? *Neurobiology of Learning and Memory* 83, 1-12.

L

- LACHAUD J.P., MACQUART D. & BEUGNON G. (2007). Participation collective à des tâches hautement spécifiques chez la fourmi *Gigantiops destructor* : persistance d'un trait archaïque? *Colloque annuel de la section française de l'UIEIS*. Toulouse (France).
- LESTER D. (1968). Response alternation: a review. *Journal of Psychology* 69, 131-142.

M

- MACQUART D., GARNIER L., COMBE M., & BEUGNON G. (2006). Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *Journal of Comparative Physiology A* 192, 221-234.
- MACQUART D., LATIL G. & BEUGNON G. (2008). Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*. *Animal Behaviour* 75, 1693-1701.
- MANN W.M. (1916). The ants of Brazil. *Bull. Mus. Compar. Zool.* 60, 339-490.
- MAURER R. & SÉGUINOT V. (1995). What is modelling for? A critical review of the models of path integration. *Journal of Theoretical Biology* 175, 457-475.
- MAY R.B. & WELLMAN A.W. (1968). Alternation in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *Psychonomic Science* 12, 339-340.
- MENZEL R. (1981). Achromatic vision in the honeybee at low light intensities. *Journal of Comparative Physiology* 141, 389-393.

- MENZEL R., GEIGER K., CHITTKA L., JOERGES J., KUNZE J. & MÜLLER U. (1996). The knowledge base of bee navigation. *The Journal of Experimental Biology* 199, 141-146.
- MENZEL R., GREGGERS U., SMITH A., BERGER S., BRANDT R., BRUNKE S., BUNDRÖCK G., HULSE S., PLUMPE T., SCHAUPP F., SCHÜTTLER E., STACH S., STINDT J., STOLLHOFF N., WATZL S. (2005) Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102, 3040-3045.
- MENZEL R. & GIURFA M. (2006). Dimensions of cognition in an insect, the honeybee. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews* 5 (1), 24-40.
- MITTELSTAEDT H. (1983). The role of multimodal convergence in homing by path integration. *Fortschritte der Zoologie* 28, 197-212.
- MÜLLER M. & WEHNER R. (1988). Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 85, 5287-5290.
- MÜLLER M. & WEHNER R. (1994). The hidden spiral: systematic search and path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A* 175, 525-530.
- MÜLLER M. & WEHNER R. (2007). Wind and sky compass cues in desert ants navigation. *Naturwissenschaften* 94, 589-594.
- MURPHEY R.M. (1965). Sequential alternation behavior in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* 60, 196-199.

N

- NARENDRA A., CHENG K. & WEHNER R. (2007a). Acquiring, retaining and integrating memories of the outbound distance in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology* 210, 570-577.
- NARENDRA A., SI A., SULIKOWSKI D. & CHENG K. (2007b). Learning, retention and coding of nest-associated visual cues by the Australian desert ant, *Melophorus bagoti*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 1543-1553.
- NICHOLSON D.J., JUDD S.P.D., CARTWRIGHT B.A. & COLLETT T.S. (1999). Learning walks and landmark guidance in wood ants (*Formica rufa*). *Journal of Experimental Biology* 202, 1831-1838.

O

OLIVEIRA P. & HÖLLDOBLER B. (1989). Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus baury* Emery (Hymenoptera Formicidae Ponerinae). *Ethology* 83, 154-166.

P

PASSERA L. (1969). Etude préliminaire de la biologie et du comportement de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hyménoptères Formicoïdea Formicidae). *Thèse de doctorat (spécialité : Entomologie), Toulouse.*

PASTERGUE I., BEUGNON G. & LACHAUD J.P. (1992). Visual spatial learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). In: J. Billen (Ed.), *Biology and Evolution of Social Insects* (pp. 227-231). Leuven (Belgium): Leuven University Press.

PASTERGUE RUIZ I. (1995). La représentation visuelle de l'espace chez un insecte : la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Thèse de doctorat, 186 p., Toulouse III.*

PASTERGUE-RUIZ I. R., BEUGNON G. & LACHAUD J. P. (1995). Can the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae) encode global landmark-landmark relationships in addition to isolated landmark- goal relationships? *Journal of Insect Behavior* 8, 115-132.

PIÉRON H. (1904). Du rôle du sens musculaire dans l'orientation de quelques espèces de fourmis. *Bulletin of the Intitute of General Psychology* 4, 168-187.

PIÉRON H. (1912). Le problème de l'orientation envisagé chez les fourmis. *Scientia* 12, 217-243.

POMOZI I, HORVATH G & WEHNER R. (2001). How the clear-sky angle of polarization pattern continues underneath clouds: full-shy measurements and implications for animal orientation. *The Journal of Experimental Biology* 204, 2933-2942.

PRATT S., BROOKS S.E. & FRANKS N.S. (2001). The use og edges in visual navigation by the ant *Leptothorax albipennis*. *Ethology* 107, 1125-1136.

R

- ROMANES G.J. (1882). *Animal Intelligence*. New York: Appleton Co.
- RONACHER B. (2008). Path integration as the basic navigation mechanism of the desert ant *Cataglyphis fortis* (FOREL, 1902) (Hymenoptera, Formicidae). *Myrmecological News* 11, 53-62.
- RONACHER B. & WEHNER R. (1995). Desert ants *Cataglyphis fortis* use self-induced optic flow to measure distances travelled. *Journal of Comparative Physiology A* 177, 21-27.
- RONACHER B., GALLIZI K., WOHLGEMUTH S. & WEHNER R. (2000). Lateral optic flow does not influence distance estimation in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *The Journal of Experimental Biology* 203, 1113-1121.
- RONACHER B., WESTWIG E. & WEHNER R. (2006). Integrating two-dimensional paths: do desert ants process distance information in the absence of celestial compass cues? *The Journal of Experimental Biology* 209, 3301-3308.
- ROSENGREN R. (1971). Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, formicidae). *Acta Zoologica Fennica* 133, 1-106.

S

- SANTSCHI F. (1911). Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Revue Suisse de Zoologie* 19, 305-338.
- SANTSCHI F. (1913). Comment s'orientent les fourmis. *Revue Suisse de Zoologie* 21, 347-425.
- SASSI S. & WEHNER R. (1997). Dead reckoning in desert ants, *Cataglyphis fortis*: can homeward vectors be reactivated by familiar landmark configurations ? *Proc. Neurobiol. Conf. Göttingen* 25, 484.
- SCHMID-HEMPEL P. (1984). Individually different foraging methods in the desert ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 14, 263-271.
- SCHNEIRLA T.C. (1929). Learning and orientation in ants. *Comparative Psychology Monographs* 6, 1-142.

- SCHNEIRLA T.C. (1953). Modifiability in insect behavior. *In*: K.D. Roeder (Ed.), *Insect Physiology* (pp. 723-747). New York: J. Wiley.
- SHERRY D.F. (1998). Ecology and neurobiology of spatial memory. *In*: R. Dukas (Ed.), *Cognitive ecology: The evolutionary ecology of information processing and decision making* (pp. 261-296). Chicago: University of Chicago Press.
- SMITH F. (1858). Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum. *Formicidae* 6, 45-46.
- SOMMER S., VON BEEREN C. & WEHNER R. (2008). Multiroute memories in desert ants. *Proceedings of the National Academy of Science* 105 (1), 317-322.
- SOMMER S. & WEHNER R. (2004). The ant's estimation of distance travelled: experiments with desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A* 190, 1-6.
- SRINIVASAN M.V. (1994). Pattern recognition in the honeybee; recent progress. *Journal of Insect Physiology* 40, 183-194.
- SRINIVASAN M.V. & ZHANG S.W. (2004). Visual motor computations in insects. *Annual Review of Neuroscience* 27, 679-696.
- SRINIVASAN M.V., ZHANG S.W., ALTWEIN M. & TAUTZ J. (2000). Honeybee navigation: nature and calibration of the odometer. *Science* 287, 851-853.
- SRINIVASAN M.V., ZHANG S.W. & BIDWELL N.J. (1997). Visually mediated odometry in honeybees *en route* to the goal: Visual flight control and odometry. *Journal of Experimental Biology* 200, 2513-2522.
- SRINIVASAN M.V., ZHANG S.W., LEHRER M. & COLLETT T.S. (1996). Honeybee navigation *en route* to the goal: visual flight control and odometry. *Journal of Experimental Biology* 199, 237-244.
- SRINIVASAN M.V., ZHANG S.W. & WITNEY K. (1994). Visual discrimination of pattern orientation by honeybees: performance and implication for 'cortical' processing. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 343, 199-210.
- STAMPS J. (1995). Motor learning and the value of familiar space. *The American Naturalist* 146, 41-58.

T

- THIÉLIN-BESCOND M. & BEUGNON G. (2005). Vision-independent odometry in the ant *Cataglyphis cursor*. *Naturwissenschaften* 92, 193-197.
- THORNDIKE E.L. (1911). *Animal Intelligence: Experimental Studies*. New York, Macmillan.
- TINBERGEN N. (1932). Über die orientierung des bienenwolfes (*Philantus triangulum* Fabr.). I. *Tijdschrift voor Entomologie* 16, 305-334.
- TOLMAN E. C. (1925). Purpose and cognition: the determiners of animal learning. *Psychological Review* 32, 285-297.
- TOLMAN E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review* 55, 189-208.

V

- VARJU D. (1976). Visual edge fixation and negative phototaxis in the mealworm beetle *Tenebrio molitor*. *Biological Cybernetics* 25, 17-26.
- VAUCLAIR J. (1995). *L'intelligence de l'animal*. Editions du Seuil.
- VOSS C. (1967). Über das Formensehen der roten Waldameise (*Formica rufa*-Gruppe). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 58, 322-343.
- VOWLES D.M. (1965). Maze learning and visual discrimination in the wood ant (*Formica rufa*). *British Journal of Psychology* 56, 15-31.

W

- WATERMAN T.H. (1981). Polarisation sensitivity. In: H. Autrum (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VII/6B (pp. 366-381). Berlin: Springer.
- WATERMAN T.H. (1989). *Animal Navigation*. New York, Scientific American Library.
- WATSON J.B. (1919). *Psychology from the Standpoint of a Behaviorist*. Philadelphia, Lippincott.

- WEHNER R. (1968). Die bedeutung der streifenbreite für die optische winkelmessung der biene (*Apis mellifica*). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 58, 322-343.
- WEHNER R. (1972). Spontaneous pattern preferences of *Drosophila melanogaster* to black areas in various parts of the visual field. *Journal of insect physiology* 18, 1250-1268.
- WEHNER R. (1982). Himmelsnavigation bei Insekten. *Neurophysiologie und Verhalten. Neujahrsbl Naturforsch Ges Zürich* 184, 1-132.
- WEHNER R. (1997). The ant's celestial compass system: spectral and polarisation channels. In: M. Lehrer (Ed.), *Orientation and communication in arthropods* (pp. 145-185). Basel: Birkhäuser.
- WEHNER R. (2003). Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology A* 189, 579-588.
- WEHNER R., BOYER M., LOERTSCHER F., SOMMER S. & MENZI, U. (2006). Ant navigation: one-way routes rather than maps. *Current Biology* 16, 75-79.
- WEHNER R. & FLATT I. (1972). The visual orientation of desert ants, *Cataglyphis bicolor*, by means of terrestrial cues. In: R. Wehner (Ed.), *Information processing in the visual system of arthropods* (pp. 295-302). Berlin: Springer.
- WEHNER R., FUKUSHI T. & WEHNER S. (1992). Rotatory components of movement in high-speed desert ants, *Cataglyphis bombycina*. *Proc. Neurobiol. Conf., Göttingen, Germany* 20, 303.
- WEHNER R., HARKNESS R.D. & SCHMID-HEMPEL P. (1983). Foraging strategies in individually searching ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). In: M. Lindner (Ed.), *Information processing in animals* (pp. 11-53). Stuttgart: G. Fischer.
- WEHNER R. & MENZEL R. (1990). Do insects have cognitive maps ? *Annual Review in Neuroscience* 13, 403-414.
- WEHNER R., MICHEL B. & ANTONSEN P. (1996). Visual navigation in insects: Coupling of egocentric and geocentric information. *Journal of Experimental Biology* 199, 129-140.
- WEHNER R., MÜLLER M. (2006). The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 12575-12579.
- WEHNER R. & RÄBER F. (1979). Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Experientia* 35, 1569-1571.

- WEHNER R. & ROSSEL S. (1985). The bee's celestial compass - a case study in behavioural neurobiology. *Fortschritte der Zoologie* 31, 11-53.
- WEHNER R. & SRINIVASAN M.V. (1981). Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of Comparative Physiology A* 142, 315-338.
- WEHNER R. & SRINIVASAN M.V. (2003). Path integration in insects. In: K.J. Jeffery (Ed.), *The neurobiology of spatial behaviour* (pp. 9-30). Oxford: Oxford University Press.
- WEHNER R. & WEHNER S. (1986). Path integration in desert ants. Approaching a long-standing puzzle in insect navigation. *Monit. Zool. Ital. (NS)* 20, 309-331.
- WEHNER R. & WEHNER S. (1990). Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread ?. *Ethology, Ecology and Evolution* 2, 27-48.
- WEISS K. (1953). Versuche mit Bienen und Wespen in farbigen Labyrinth. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 10, 29-44.
- WHEELER W.M. (1922). Observations on *Gigantiops destructor* Fabricius and other leaping ants. *Biological Bulletin* 42 (4), 185-201.
- WITTLINGER M., WEHNER R. & WOLF H. (2006). The ant odometer: stepping on stilts and stumps. *Science* 312, 1965-1967.
- WITTLINGER M., WEHNER R. & WOLF H. (2007). The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *Journal of Experimental Biology* 210, 198-207.
- WITTMAN T. & SCHWEGLER H. (1995). Path integration - a network model. *Biological Cybernetics* 73, 569-579.
- WOHLGEMUTH S., RONACHER B. & WEHNER R. (2001). Ant odometry in the third dimension. *Nature* 411, 795-798.
- WOHLGEMUTH S., RONACHER B. & WEHNER R. (2002). Distance estimation in the third dimension in desert ants. *Journal of Comparative Physiology A* 188, 273-281.
- WOLF H. & WEHNER R. (2000). Pinpointing food sources: Olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Experimental Biology* 203, 857-868.
- WOLF H. (2008). Desert ants adjust their approach to a foraging site according to experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 415-425.

WYSTRACH A. (2007). Indices géométriques et navigation chez la fourmi *Gigantiops destructor*. *Master 2 Recherche (spécialité : éthologie fondamentale et comparée)*, 37 p., Paris 13.

Z

ZHANG S.W., BARTSCH K. & SRINIVASAN M.V. (1996). Maze learning by honeybees. *Neurobiology of learning and memory* 66, 267-282.

ZHANG S.W., BOCK F., SI A., TAUTZ J. & SRINIVASAN M.V. (2005). Visual working memory in decision making by honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102 (14), 5250-5255.

ZHANG S.W., MIZUTANI A. & SRINIVASAN M.V. (2000). Maze navigation by honeybees: learning path regularity. *Learning & Memory* 7, 363-374.

ZOLLIKOFER C.P.E. (1994). Stepping patterns in ants. I. Influence of speed and curvature. *The Journal of Experimental Biology* 192, 895-106.

- Annexes -

Annexe numéro : **1**

Copie de la publication :

MACQUART D., GARNIER L., COMBE M., & BEUGNON G. (2006). Ant navigation *en route* to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *Journal of Comparative Physiology A* 192, 221-234.

D. Macquart · L. Garnier · M. Combe · G. Beugnon

Ant navigation *en route* to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*

Received: 19 April 2005 / Revised: 12 September 2005 / Accepted: 19 September 2005 / Published online: 21 October 2005
© Springer-Verlag 2005

Abstract We investigated in laboratory conditions how foragers of the tropical ant *Gigantiops destructor* develop individually distinctive landmark routes. Way-finding along a familiar route involved the recognition of at least two locations, nest and feeding site, and the representation of spatial relations between these places. Familiar visual landmarks were important both at the beginning and at the end of the foraging journey. A motor routine guided the ants at the start of their foraging path towards the first landmarks, which they learnt to pass consistently on the same side, before taking the next direction. At the last stage of the route, landmark recognition allowed them to pinpoint their preferred feeding site without using distant cues or odometric information. By contrast, ants *en route* to the goal were not systematically guided by a stereotyped sequence of snapshots recalled at each corresponding stage of the route. Each ant slalomed in an idiosyncratic distinctive way around different midway landmarks from a foraging excursion to the next, which induced a variability of the path shapes in their intermediate parts. By reducing the number of landmark recognition-triggered responses, this economical visuomotor strategy may be helpful in the Amazonian forest where many prominent landmarks are alike.

Keywords Ants · *Gigantiops* · Route learning · Landmark navigation · Visuomotor strategy

Introduction

Way-finding in desert ants involves the recognition of several identified landmarks acquired periodically along

a familiar route (Collett and Collett 2004; Kohler and Wehner 2005). Guidance mechanisms then ensure that the ants move correctly from one acquired view to the next (Graham et al. 2003; Collett et al. 2003). *Cataglyphis* ants can derive such guiding information from their current global path integration system by attaching local vectors to stored landmarks telling them where and how far they should move to reach the next stored view (Collett et al. 1998; Bisch-Knaden and Wehner 2003a; Collett and Collett 2004). Similarly, the semidesertic Australian ants *Melophorus bagoti* associate the state of their path-integration vector with chain-like sequences of accurate landmark memories during the acquisition phase of learning (Kohler and Wehner 2005). Along the route between nest and feeding site, ants have to bypass numerous similar obstacles, i.e. stones, bushes or trees, sometimes over distances of several tens of meters. The ants would thus have to face a memory load problem if they had to learn to associate a particular vector to any landmark passed or to acquire multiple goal-related views in order to reach the goal (Durier et al. 2004). The problem is emphasised in the tropical ant *Gigantiops destructor*: this solitary forager follows repeatedly familiar landmark routes of several meters in the visually complex environment of the rain forest, preying on termites. As long as the food source is not depleted, a forager ant can come back on the same spot up to five weeks (Chagné and Beugnon 2001). Navigation in this 1 cm-long formicine is not primarily based on canopy orientation, as observed in other tropical species (Hölldobler 1980; Oliveira and Hölldobler 1989; Baader 1996; Ehmer 1999), neither on the skyline panorama which is not always visible in the rain forest. Moreover, *Gigantiops* ants use no chemical trails (Chagné and Beugnon 2001) and cannot systematically rely on a current path-integration vector for maintaining navigational routes (Beugnon et al. 2005). But as a consequence of the rain forest visual complexity, route following might not be exclusively guided by these cognitively demanding and time consuming landmark recognition-triggered

D. Macquart · L. Garnier · M. Combe · G. Beugnon (✉)
Centre de Recherches sur la Cognition Animale,
UMR-CNRS 5169, Université Paul-Sabatier,
31062 Toulouse Cedex 4, France
E-mail: beugnon@cict.fr
Tel.: +33-5-61556229
Fax: +33-5-661556154

responses. In the present work, we investigated the use of simpler navigation strategies in the ant *Gigantiops destructor* allowing to move from place to place along idiosyncratic routes, in which landmark learning and recognition would mainly operate at both ends of the trip. As field experiments in the rain forest cannot ensure controlled conditions, we addressed this question in the laboratory with naïve *Gigantiops* ants navigating within a circular arena (100 cm of diameter), provided with 3D coloured landmarks and covered with a plastic dome that prevented them from using any distal cue. Because of the smaller spatial scale of the experimental area, it is certainly difficult to know the extent to which the mechanisms operating here are at work in a natural environment. Accepting this potential restriction, we nevertheless think that the knowledge gained in our setup about short-range orientation is extremely valuable. Actually, although richer navigation mechanisms may be used by flying insects in natural conditions (Menzel et al. 2005), the distinction between local navigation and way-finding is not necessarily associated with the scale of the environment in which walking insects move granting that they do not aim directly at the goal location (Collett 1996a). This is why the persistent idiosyncratic landmark routes that we were able to record in individuals of this species over a three-month period allow understanding how the acquisition of longer familiar routes may occur in the complex navigational context of the rain forest.

Materials and methods

Animals

Three colonies of the tropical formicine ant *Gigantiops destructor* were collected in the French Guianan rain forest in July 2000, February 2001 and April 2004. They were reared in laboratory conditions at 25°C, about 70 RH and under a 12 h light/dark cycle. Each queen-right colony of about one hundred workers was housed in an artificial plaster-of-Paris nest (15 cm of diameter) connected to a square plastic box (27 × 27 × 10 cm³) containing water and honey. In this species, the same few forager ants look for prey to provide proteins for the entire colony without using chemical trails or recruiting nestmates (Beugnon et al. 2001). Indeed during a three-month period of time only one to three ants forage for prey in laboratory conditions.

Experimental procedures

One colony at a time was connected to the set-up during experiments conducted from January 2002 to December 2004. Forager ants looking for living prey walked through a plastic tube connecting the square box to the centre of an arena (1 m of diameter). In order to increase the foragers sample size, the ants that

had completed their tests were not allowed to reenter the experimental set-up again and were kept in the square box. This permitted to replace these tested ants by new naïve foragers. The arena was covered with an opaque plastic dome, to prevent ants from using distant visual cues from the experimental room. The dome was lit up by a white-circular neon-tube lighting (32 W) to diffuse isotropic illumination in the whole arena (Fig. 1). Eight food sites located outside the dome were equally accessible via plastic tubes (1 cm of diameter). They were evenly distributed every 45° at the periphery of the arena. Each feeder contained small live *Gryllus assimilis* cricket larvae. Depending on the experiments, a variable number of different fixed geometric cues, i.e. wooden 3D landmarks, were disposed in the arena (Table 1). These landmarks had various shapes (cubes, cylinders, prisms, and rectangular parallelepipeds), colours and sizes, in order to maximise the chances to characterise the cues taken into account by *Gigantiops* ants.

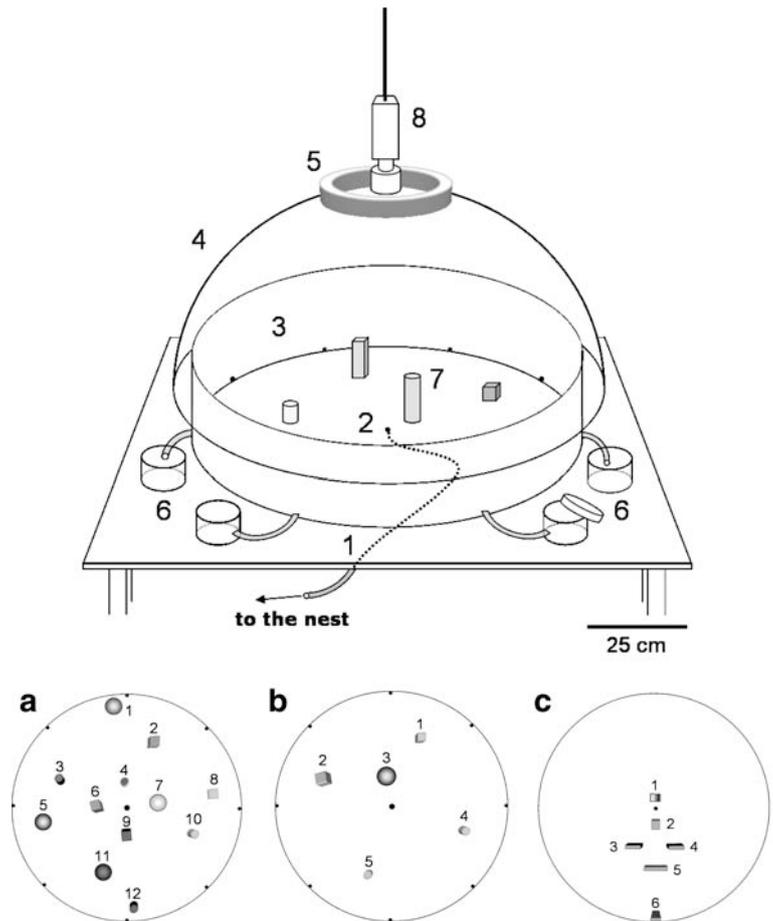
Ants were individually marked with numbered plastic chips stuck on their thorax, and both their foraging and homing trips inside the arena were recorded with a Sony® Black & White CCD video camera placed at the top of the dome and equipped with a wide angle lens to cover the whole arena. The video image of the arena maze was recorded with a S-VHS Panasonic® tape recorder (frame rate 25 frames/s). The video tape were then analysed using commercially available tracking software, Noldus EthoVision® 2.3.

Training configurations

Training 1 (*n* = 9 foraging ants, 1012 trails recorded) Depending on the trials, twelve (Figs. 1a, 3, 4, 5a) or five (Figs. 1b, 5b) different visual landmarks were placed inside the arena and the eight feeders supplied with prey were freely accessible. In both configurations, the beacons were uniformly scattered on the floor around the central access hole in such a way that the probability of setting up a familiar route near landmarks was the same in every sector of the arena. The ants had free access to the experimental set-up and all their paths between the nest and the feeders were recorded until the familiar routes were established. Recording each path of a given ant from the onset of its first exploratory path in the arena allowed analysing the dynamics of the route learning process.

Training 2 (*n* = 3 foraging ants, 142 trails recorded) Six red-visual targets were positioned on both sides of a radius line starting from the central access hole up to one of the feeding sites (Figs. 1c, 5c, 6a, b). The three intermediate beacons were disposed so as to mask the final landmark from the view of the ants when entering the arena, thus preventing them from heading directly towards it. To speed up the learning of the route, pieces of white tape were used to both plug up and dissimulate

Fig. 1 Experimental set-up. *Top* plastic tube (1), centre (2) of the arena (3), plastic dome (4), circular neon lamp (5), food sites (6), wooden 3D landmarks (7), CCD camera (8). *Bottom* arrangements of the landmarks on the floor of the arena. **a** Training 1 with 12 scattered landmarks, **b** Training 1 with 5 scattered landmarks, **c** Training 2 with 6 aligned landmarks (for a detailed description of the landmarks see Table 1)



the accesses to the seven other feeding sites. In some situations (Figs. 6a, c) these access holes, subtending a 1.5° angle as seen from the centre of the arena, were kept visible to check if *Gigantiops* ants could perceive and use them as remote visual cues.

Tests

The ants were tested after the recording of at least 3 familiar paths. In each test, the usual configuration of the visual targets was modified, and all the paths performed under the new arrangements were recorded and compared to the preceding fixed familiar routes. Feeding sites were always provided with prey, as during the corresponding training sessions, both to test for eventual odour plumes emanating from the goal and to preserve the ant's motivation for the following foraging excursions. Each type of test was given only once to each ant, to avoid them learning the test configurations of the landmarks. Between two consecutive tests the landmarks were put back in their usual place (i.e. as in the training configurations) until the ants reestablished their familiar routes after 1 to 3 trials.

Role of landmark guidance during route following

Removal tests (*training 2*, $n = 3$) All the landmarks were removed to test if ants could still follow their familiar route in terms of a motor sequence or trail following.

Rotation tests (*training 1*, $n = 3$ and *training 2*, $n = 2$) The global spatial configuration of the landmarks was rotated by 90° or by 180° , the beacons being displaced altogether on the fixed arena. This allowed seeing if ants shifted the global shape of their familiar routes by the same angular amount or if they kept on eventual trail following or other fixed cues, like specific odour plumes emanating from the goal or magnetic information.

Differential use of landmarks according to their position along the route

First landmarks tests (*training 1*, $n = 2$ and *training 2*, $n = 2$) These tests were designed to investigate the ants' ability to extract directional information from the first landmarks encountered when entering in the arena.

Table 1 Characteristics of the different landmarks used during the training and the tests conditions. Landmark reference (right column) refers to Fig. 1

Landmark type	Dimensions (diameter/height) or (width/length/height)	Colour	Landmark reference
Training 1: 12 scattered landmarks (Fig. 1a)			
Half sphere	$7 \times 3.5 \text{ cm}^2$	Green	1
Half sphere	$7 \times 3.5 \text{ cm}^2$	Blue	5
Half sphere	$7 \times 3.5 \text{ cm}^2$	Yellow	7
Half sphere	$7 \times 3.5 \text{ cm}^2$	Black	11
Cylinder	$3 \times 3 \text{ cm}^2$	Green	4
Cylinder	$3 \times 3 \text{ cm}^2$	Blue	3
Cylinder	$3 \times 6 \text{ cm}^2$	Black	12
Cylinder	$3 \times 6 \text{ cm}^2$	Yellow	10
Cube	$3.5 \times 3.5 \times 3.5 \text{ cm}^3$	Black	9
Cube	$3.5 \times 3.5 \times 3.5 \text{ cm}^3$	Yellow	8
Cube	$3.5 \times 3.5 \times 3.5 \text{ cm}^3$	Blue	6
Cube	$3.5 \times 3.5 \times 3.5 \text{ cm}^3$	Green	2
Training 1: 5 scattered landmarks (Fig. 1b)			
Half sphere	$7 \times 3.5 \text{ cm}^2$	Green	3
Cube	$3.5 \times 3.5 \times 3.5 \text{ cm}^3$	Green	1
Rectangular parallelepiped	$3.5 \times 3.5 \times 7.5 \text{ cm}^3$	Green	2
Cylinder	$3 \times 3 \text{ cm}^2$	Green	5
Cylinder	$3 \times 6 \text{ cm}^2$	Green	4
Training 2: 6 aligned landmarks (Fig. 1c)			
Prism	$2 \times 3 \times 4 \text{ cm}^3$	Red	1
Cube	$3 \times 3 \times 3 \text{ cm}^3$	Red	2
Rectangular parallelepiped	$1.5 \times 6 \times 3 \text{ cm}^3$	Red	3 and 4
Rectangular parallelepiped	$1.5 \times 12 \times 6 \text{ cm}^3$	Red	5
Rectangular parallelepiped	$1.5 \times 3 \times 12 \text{ cm}^3$	Red	6

Landmarks shuffle test All the scattered landmarks (training 1) were randomly repositioned at a location previously occupied by a different landmark.

Swapping of the first landmarks Ants were first tested after the removal of all the aligned landmarks (training 2) except the two first, located on either sides of the access hole. These two landmarks were then swapped to see if ants were paying attention to their location before heading in a compass direction.

Final landmark tests (training 1, $n = 2$ and training 2, $n = 3$) These tests were designed to investigate the importance of the last landmark of the familiar route for specifying the location of the preferred feeding site.

Displacement of the last landmark The final landmark encountered at the end of a familiar route (training 1) was shifted by 45° clockwise and anticlockwise rotations at the periphery of the arena: after each of the two displacements it was located nearby the entrance of a different feeding site. The other landmarks were not displaced. Following training 2, the final landmark was shifted by a 22.5° clockwise rotation at the periphery of the arena, on the left of its usual position with no feeding site close to it.

Colour change of the last landmark In a modified version of training 2, the final landmark (landmark 6, Table 1 and Fig. 1c) was replaced by a half black/half yellow rectangular parallelepiped. This last landmark was rotated by 180° along its vertical axis to test if the

ants systematically detoured around the same coloured side. In an additional test following training 1, the colour of the last landmark marking out the route of a given ant was changed, i.e. a black cylinder was consecutively replaced by a yellow one with the same shape and size.

Intermediate landmarks tests (training 1, $n = 2$ and training 2, $n = 2$) These tests were designed to investigate if ants en route to their preferred feeding site needed to recognise each landmark individually.

Change of intermediate landmarks After training 1, a cube (landmark 1, Table 1, and Fig. 1b) was replaced by a cylinder as a consequence of the global rotation of the landmarks panorama. In an additional test, a yellow parallelepiped was replaced by a red prism while the position of the other beacons was unchanged. After training 2, the intermediate landmarks were mixed up.

Removal of the intermediate landmarks Intermediate beacons were removed to test whether ants expected to bypass definite midway landmarks at a specified location or if they could rely on an independent motor routine.

Path analysis

The video tracking software recorded the (x, y) coordinates of each trajectory at a rate of five times per second. For each ant, the speed (cm/s), the distance travelled (cm) and the time (s) spent in the arena during each foraging trip were calculated.

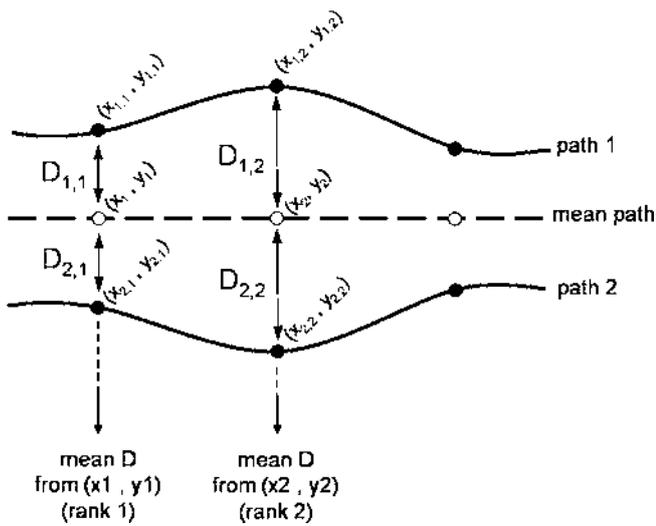


Fig. 2 Graphic representation of the path analysis method. The distances D (cm) were determined for 100 points between each recorded path (*plain lines*) and the fictive mean path (*dotted line*). The mean of the D values corresponding to the 100 points was calculated to obtain the distribution of the mean distance to the mean path

The ants' orientation was determined at two important stages of their paths: first, when ants just emerged from the access tube (before they started walking in the arena). In this case, their initial orientation was obtained by measuring the direction of the longitudinal body axis. The distribution of these initial orientations was analysed using the V test (Batschelet 1981). Second, when the

ants reached the first landmark, their orientations were reported on a circle (25 cm of diameter) centred on the access hole, and the distribution of these points was analysed using the Rayleigh test (Batschelet 1981). The straightness index ($0 < R \leq 1$) of a given path was calculated by dividing the length of the radius of the arena (50 cm) by the total length of the path.

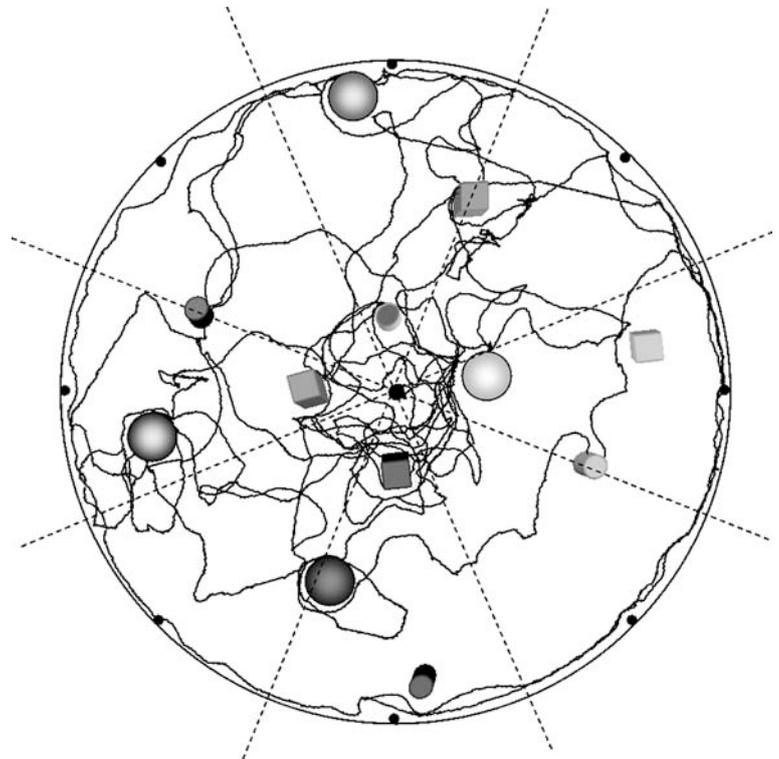
Inter individual variability

The distribution of the points (each point being defined by a pair of coordinates x, y) of the exploratory runs and the familiar routes was determined in eight arena sectors of 45° (each sector included a food site entrance in its middle, Fig. 3). This allowed quantifying the pattern of space exploitation by naïve ants during their exploratory phase (χ^2 -test) and comparing these patterns when two ants, each in turn, foraged on the same food site (Wilcoxon's test).

Idiosyncratic familiar routes

For each ant, the differences in the spatial layout of the familiar paths were expressed as a distance around a fictive mean path. The method (summarised on Fig. 2) allows estimating, for a given point of the route, the dispersion of paths intersecting the perpendicular. For a given ant, each path was divided in one hundred pairs of (x_i, y_i) coordinates, which were used to generate one

Fig. 3 Exploratory path. On its first path in the training 1 configuration, the ant walked during 48 min, exploring all sectors of the arena without showing any preference ($7 \text{ df } \chi^2 = 1,359\text{E-}232 \text{ } P = 1$). Grey broken lines delimit the eight sectors used to quantify the space exploitation



hundred pairs of (\bar{x}_i, \bar{y}_i) coordinates defining a mean path: $\bar{x}_i = \frac{1}{n} \sum x_i$; $\bar{y}_i = \frac{1}{n} \sum y_i$; ($1 \leq i \leq 100$) n = number of paths.

The distance separating a given path from the fictive mean path was then calculated as follows, for each point: $D_i = \sqrt{(x_i - \bar{x}_i)^2 + (y_i - \bar{y}_i)^2}$ ($1 \leq i \leq 100$)

One hundred D values were obtained in this way. We repeated this procedure for each familiar path, and calculated a mean for the values of D sharing the same rank (one hundred means were calculated). The distribution of the mean values of D (Fig. 4) indicate, for different stages of a familiar route (first, intermediate or last part), if the successive paths segments are clustered (reduced mean values) or dispersed (high-mean values).

Results

Exploratory paths

The foraging paths of ants walking for the first time in the arena usually lasted several hours, although the durations were rather variable among the ants (from 2 h 20 min up to 8 h). Ants covered very long distances as they walked on average 40 m/h of observation (Fig. 3) at a mean walking speed of 1.8 cm/s (computation of the mean speed excluding the stop phases). These exploratory paths were mainly focused nearby the landmarks and at the periphery of the arena. Ants were not spontaneously attracted by any particular type of landmark and consequently crossed all the arena sectors (Figs. 3, 7 *df*, $\chi^2 = 1,359E-232$ $P = 1$). Successive explorations led each ant to finally discover one site among the eight feeding sites.

Familiar landmark routes

As soon as an ant discovered a feeding site among the eight available, it then returned preferentially to it. When ants foraged on the same feeding site, they followed their own individual route and the resulting space exploitation patterns were different (Fig. 4a and b; 4c and d; Wilcoxon tests, $P < 0.05$). The individual foraging outbound paths were variable both in shape and length (Fig. 5a, $R = 0.60 \pm 0.01$; 5b, $R = 0.40 \pm 0.01$; 5c, $R = 0.67 \pm 0.06$) while, by contrast, the immediately following return paths were mostly directed straight back to the centre of the arena (Fig. 5a, $R = 0.92 \pm 0.02$; 5b, $R = 0.91 \pm 0.03$; 5c, $R = 0.87 \pm 0.03$). After reaching the centre, some ants performed from time to time successive loops around the landmarks located nearby the central access hole leading back to the nest (Fig. 5a).

Foraging trajectories

A variable number of exploratory runs were performed before the routes achieved their mature form (Training

1—Fig. 4a 12 runs; 4b 18 runs; 4c/5a (same ant) 10 runs; 4d 15 runs; 5b 9 runs; 7a₁ 28 runs; 7a₁ 15 runs. Training 2—exploratory runs not recorded). Such routes proved to be very stable, as they could be followed up to 150 successive times by a given ant observed during a three-month period (Fig. 4d). Contrary to the straight path ($R = 0.94$) shown on Fig. 4a, the shapes of several routes were not optimal (Fig. 4b, $R = 0.16 \pm 0.003$; 4c, $R = 0.52 \pm 0.040$; 4d, $R = 0.29 \pm 0.008$). The mean velocity of ants (3.8 cm/s) was 2.5 times higher for the familiar routes than for the preceding exploratory paths.

Initial orientation

When entering the arena each ant started walking in the same idiosyncratic direction for a maximum distance of 3 cm independently of the experimental modifications of the visual panorama. We could reverse these initial orientations by rotating the access tube by 180° ($n = 4$; $\Phi = 172^\circ$, $r = 0.88$, $u_{V\text{-test}} = 2.47$, $P < 0.005$).

Role of landmark guidance during route following

Removal tests The ants were no more able to follow their familiar routes when all the landmarks were removed, and started walking randomly as they did on their first visit to the arena (Fig. 6c). Ants left the central plastic tube in their usual initial direction for a few centimetres before getting lost. Ants also described rather straight segments of route heading successively towards the holes leading to the feeding sites at the periphery of the arena (Fig. 6a, c). This navigational strategy could not be observed with plugged holes (Fig. 6b). The homing runs were also modified as ants got lost when arriving close to the central hole, even though it was kept open throughout the experiments (Fig. 6d).

Rotation tests Ants shifted the direction of their foraging paths by 90° (after training 1, Fig. 7a) and by 180° (after training 2, Fig. 7b), following the corresponding rotations of the whole landmark panorama on the fixed arena. They still started to move in the prolongation of the plastic tube for a few centimetres (Fig. 7a, tracks 2 and 2') but they rapidly corrected their course towards the displaced familiar landmarks and the global shape of their usual landmark route was preserved. Consequently, foragers entered and captured prey in different feeding sites than the usual ones.

First landmarks tests

The ants always passed the first landmarks at the same location (Rayleigh's uniformity test: Fig. 4a, $\mu = 330^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$, $n = 8$; Fig. 4b, $\mu = 336^\circ$, $r = 1.00$, $P < 0.001$, $n = 9$; Fig. 4c, $\mu = 306^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$, $n = 8$; Fig. 4d, $\mu = 249^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$,

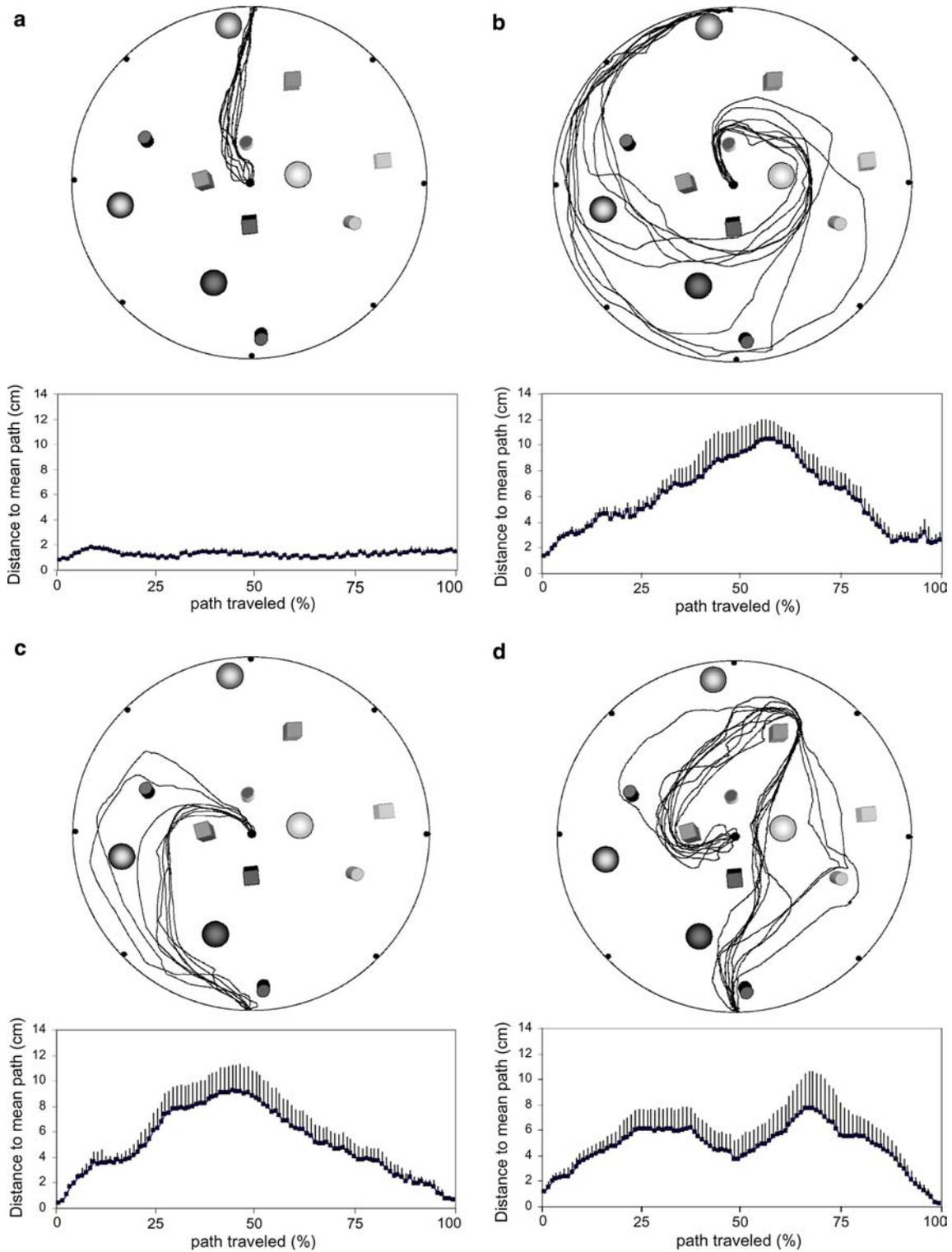


Fig. 4 Familiar routes. Landmarks routes described by four ants trained in the 12 scattered landmarks configuration. Bottom of each individual ant's path: distribution of the distances (cm) between the mean path and the ants' trajectories (*Y*-axis), as a

function of the percentage of path travelled (*X*-axis 0% = start, 50% = midway route and 100% = arrival). *Vertical bars* standard deviations of the mean. Values refer to the paths shown above the graphs

$n = 10$; Fig. 7a₁, $\mu = 24^\circ$, $r = 0.99$, $P < 0.001$, $n = 6$; Fig. 7a₁, $\mu = 157^\circ$, $r = 1.00$, $P < 0.001$, $n = 11$). These first landmarks were thus always bypassed on the same

side, either on the left (Figs. 4a, b, d; 6b; 11a) or on the right (Figs. 4c, 6a, 8a). Consequently, each ant initiated its successive foraging paths in the same individual

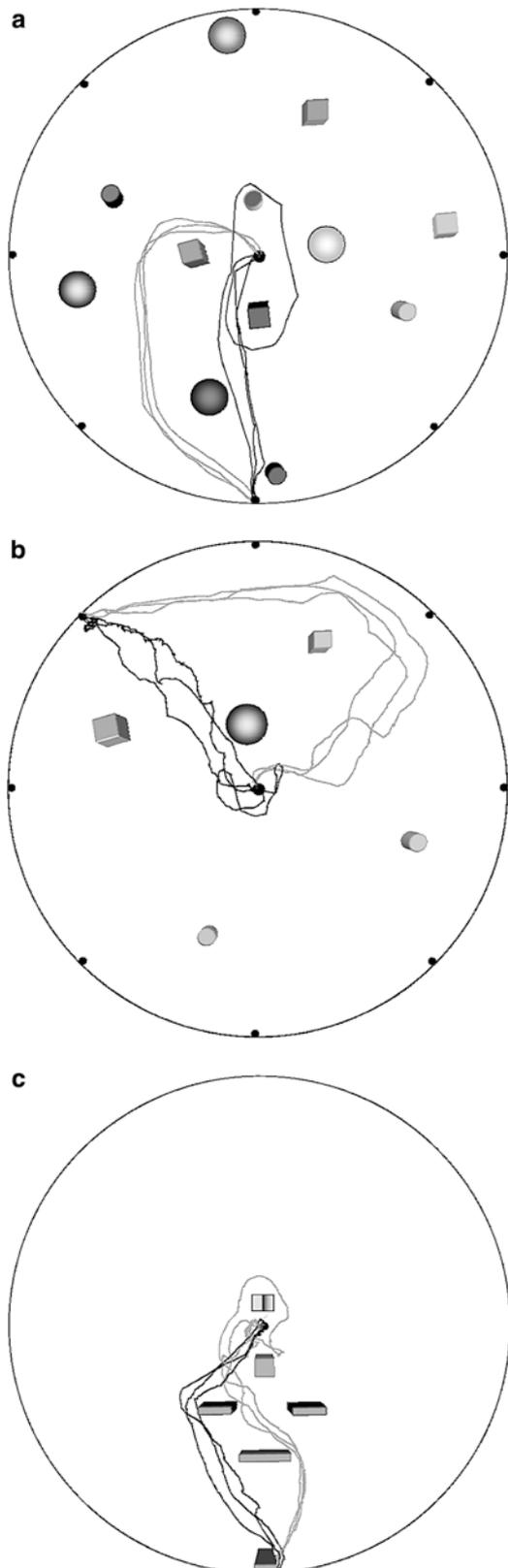


Fig. 5 Foraging and homing paths. Familiar foraging routes (grey lines) and associated homing routes (black lines) of three ants (three complete runs per ant). First ant tested in the 12 scattered landmarks configuration (a), second ant tested with five scattered landmarks (b) and third ant tested with six aligned landmarks (c)

direction (Rayleigh tests, $P < .001$). Dispersion from the mean familiar path at the beginning of the routes never exceeded 2 cm (Fig. 4) although the ants were free to leave the centre of the arena on a 360° range. The importance of the first landmarks for specifying the next direction to take was confirmed by the following results: *Landmark shuffle test* The random repositioning of the 12 landmarks resulted in a disorientation of the two ants when entering the arena after training 1. An example is shown on Fig. 8: after travelling a few centimetres in the initial direction, the ant wandered in the arena (successive aiming at the identical peripheral holes). The second ant tested was lost in the same way and entered a wrong feeding site.

Swapping of the first landmarks All the aligned landmarks (training 2) were removed from the arena, except the first two landmarks located on both sides of the access hole (Fig. 9). The ants kept on their usual orientation towards the first landmark and passed it on its right side. One ant headed directly in the direction of the feeding site along the radius line (Fig. 9₁, dotted line) and the other ant (Fig. 9₁, black line) got lost in the absence of other landmarks. The swapping of the two landmarks around the centre of the arena induced the ants to walk exactly in the reverse direction, bypassing the cube on its right side again (Fig. 9₂).

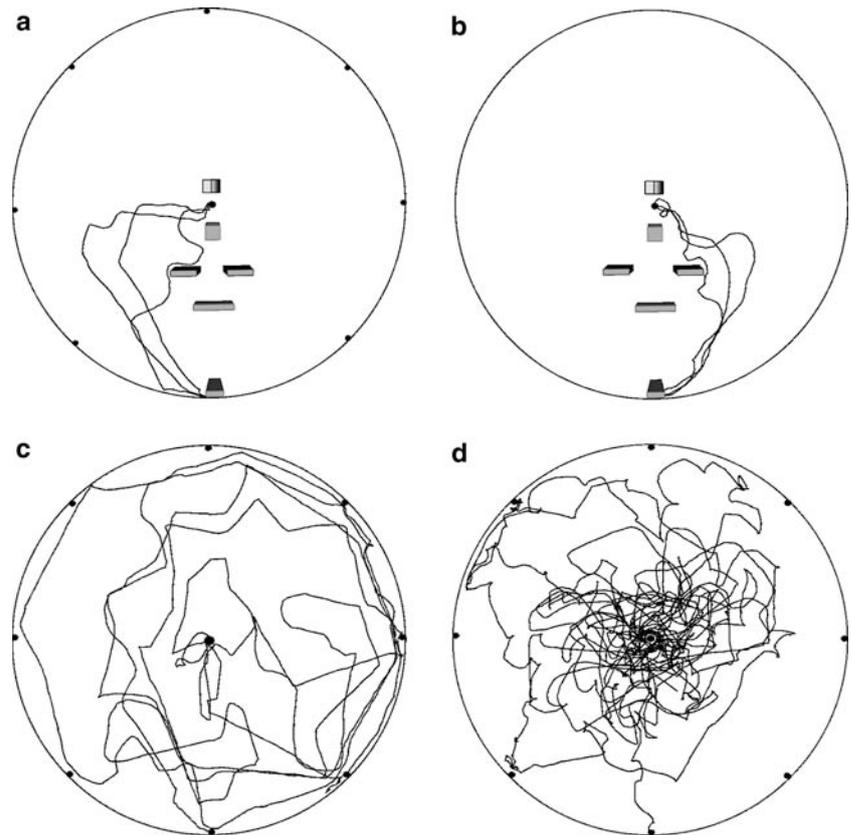
Final landmark tests

The last segments of the familiar route of a given ant were highly coincident from a foraging run to the next. As for the first part of each individual route, the deviation from the mean path did not exceed 2 cm after 80% of the distance was covered (Fig. 4). The importance of the last landmark for specifying exactly the location of the feeding site was confirmed by the following results: *Displacement of the last landmark after training 1* (Fig. 10) Despite the probable enhancement of its attractiveness due to the novelty resulting from its displacement, the foraging ant did not walk straight towards the green half sphere. The ant kept on following its usual route until it stopped at the new location of the final landmark, thus shortening (Fig. 10a) or lengthening (Fig. 10b) accordingly its path, and it entered respectively in the two wrong sites specified each time by the displaced landmark.

Displacement of the last landmark after training 2 Shifting the final landmark of 22.5° to the right of its usual position induced the ant to lengthen the last segment of its familiar route towards the displaced landmark and then to persistently search around it for several minutes before getting lost (not shown).

Contrast change of the last landmark After the 180° rotation of the half black/half yellow landmark, both ants tried in vain to veer on the left black corner

Fig. 6 Landmarks removal test. Foraging paths of an ant with (a) and without (c) the six aligned landmarks (training 2). Access holes visible in both cases. **b** Familiar route of another ant with all access holes but one plugged. **d** Homing path without the six landmarks



(Fig. 11b) and they did not enter in the feeding site, contrary to what they did during the training phase (Fig. 11a). Let's note that during training 1, the green half sphere (landmark 1, Table 1, and Fig. 1a) used as a landmark goal (Figs. 4b, 10) was never confused with the other peripheral blue half-sphere (landmark 5, Table 1, and Fig. 1a). By contrast, when the intensity of another last landmark-goal (landmark 12, Table 1, and Fig. 1a) was changed after training 1 (i.e. a black cylinder replaced by a yellow one), the foraging ant was lost and entered a wrong site (not shown).

Intermediate landmarks tests

Variability of the midway tracks The coincidence of several routes performed by a given worker highlights a major characteristic of the ants' navigation strategy. In contrast with the precision of the paths observed at both ends of the route, it appears that the midway trajectories were far more variable, especially along the complex routes. While the deviation from the mean familiar route reached a maximum distance of about 2 cm at both ends of the routes, it varied between 2 and 10 cm in intermediate parts of the longest routes (Fig. 4b, c, d). Consequently, ants bypassed intermediate landmarks at a variable distance from a foraging run to the next either on the same side (Figs. 4b, 6a, b) or on the other side (Fig. 4b, c, d). The alternated trajectories were not

clustered together in time, the ants shifting in an unpredictable way from shorter to longer trajectories. As an example, the three trajectories on the right side of Fig. 4d were not performed sequentially. Note that a given landmark (as cylinder 12, Table 1, Fig. 1a) can be used as an intermediate landmark in the course of an ant's trajectory (bottom of Fig. 4b) and as a final landmark by other ants (Fig. 4c, d). Although the intermediate segments of successive paths were never coincident, the general shape of each familiar route was always preserved. This kind of signature allowed identifying clearly each individual on the basis of its path trajectories (Fig. 4).

Change of intermediate landmarks The ants en route to the goal were not disturbed by the new visual configurations. Because this test did not alter the ant's trajectory it was repeated three times in a row. In each case the ant veered on the right side of the modified landmark (Fig. 12a, b). The same observations were made after the replacement of a yellow parallelepiped by a red prism after training 1, and when two other ants were skirting as usually around a new arrangement of the intermediate landmarks after training 2 (not shown).

Removal of the intermediate landmarks When the three landmarks located in the middle of the sequence of training 2 (Fig. 12c) were removed (Fig. 12d), the foraging ant en route to the goal showed high plasticity

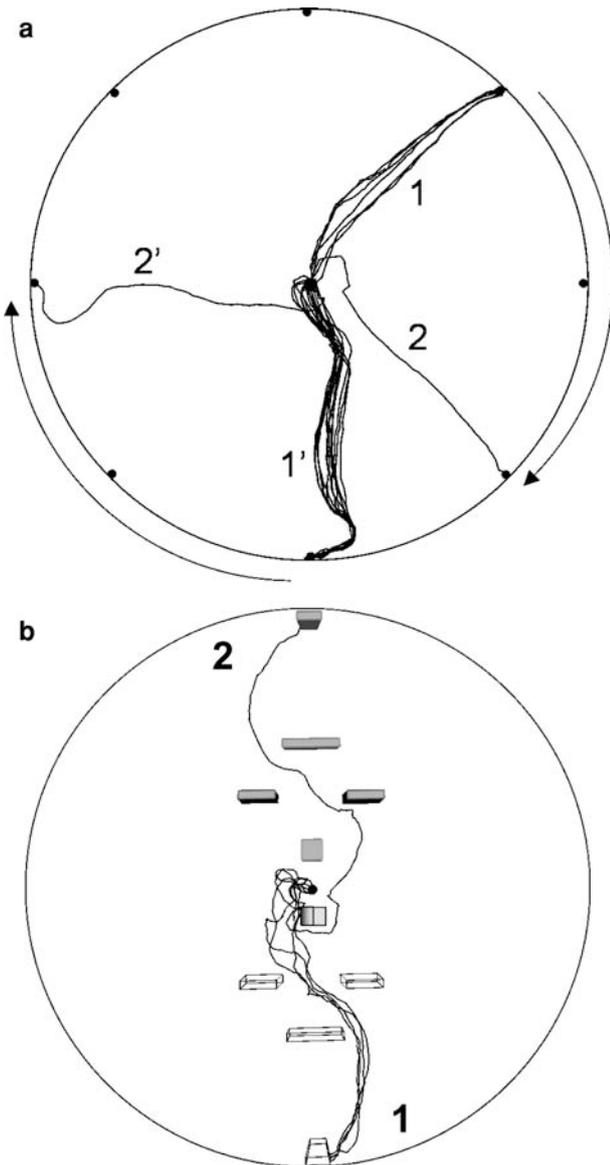


Fig. 7 Rotation tests. **a** Paths described by two ants prior (1 and 1') and after (2 and 2') the rotation of the landmarks configuration by 90° (training 1). The figure does not show the landmarks arrangement, either before (see Fig. 1a) or after their rotation). **b** Routes followed by ants after a rotation by 180° of the six aligned landmarks configuration (training 2) with (clear) landmarks aligned from the centre to the bottom of the figure prior the rotation (1, $n = 4$) and (shaded) landmarks aligned from the centre to the top after the 180° rotation (2)

and it headed directly in the direction of the feeding site. However, the ant stopped its straight intermediate run before reaching the goal and it followed its usual curved last segment of path while detouring the last beacon on its usual right side (Fig. 12d).

Discussion

How can tropical ants navigate along familiar routes in a cluttered environment? Way-finding in our laboratory set-up requested naïve *Gigantiops destructor* ants to

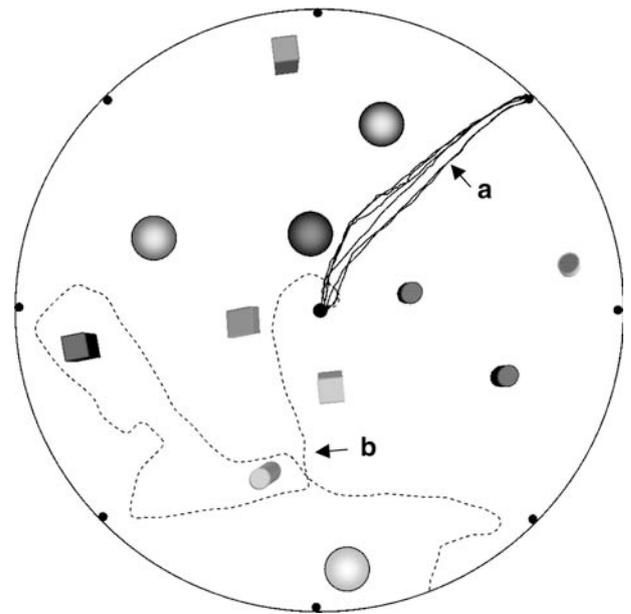


Fig. 8 Landmarks shuffle test. **a** Direct familiar route ($n = 6$ trajectories) in the training 1 situation, path length = 53.9 ± 1.4 cm (mean \pm SE). **b** Path described by the same ant after the positions of the 12 landmark beacons were mixed up (path shown until the ant met for the first time the periphery of the arena, total path length = 331 cm)

forage within a circular arena through coloured 3D landmarks lying on the ground. The first exploratory paths were very long (about 40 m/h) and could last up to 8 h. Their major part was focussed on the central access hole and around the periphery of the arena. Such a spontaneous tendency to walk along edges has been defined as a wall-following behaviour (Creed and Miller 1990). Ants were also spontaneously attracted by the landmarks beacons confirming their innate propensity to

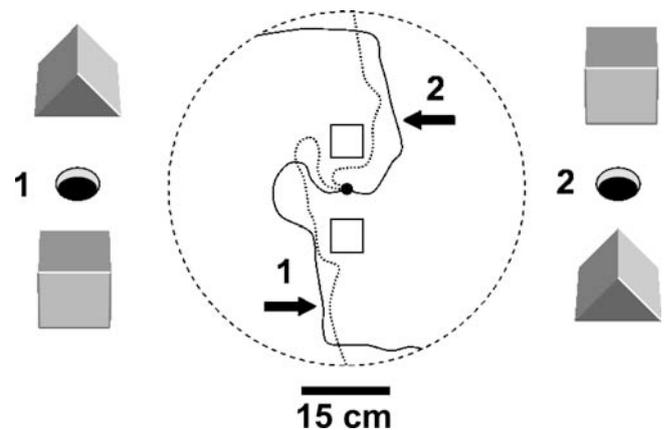


Fig. 9 First landmarks swapping test. Close-up views of two ants' routes (first ant dashed line, second ant black line) after all the landmarks but the two central ones were removed (configuration 1; downward trajectories). Swapping the positions (configuration 2) of the two landmarks induced the ants to head in the reverse direction (upward trajectories)

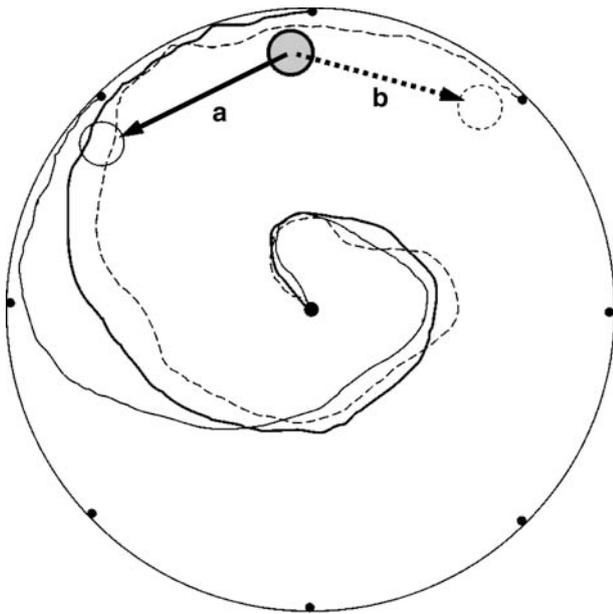


Fig. 10 Last landmarks shifting test. Shifting the position of the last landmark by 45° either on the left (a; thin trajectory) or on the right (b; dashed trajectory) of its usual location (thick trajectory). The other landmarks (not shown) were not removed; see fig. 1a for their arrangement

approach stationary conspicuous objects (Nicholson et al. 1999; Graham et al. 2003; Collett et al. 2003).

As soon as they captured a prey, foragers preferentially returned to the same spot. The increased walking speeds recorded at that time suggest that the ants' displacements were oriented and not randomly performed. Homing ants performed straight runs towards the centre of the arena: to achieve this, ants could simply follow a motor routine consisting to keep on walking perpendicularly to the periphery of the arena. The pinpointing process of the unique central hole was governed by the use of the surrounding landmarks, as suggested by the loops described around them.

By contrast, ants did not systematically make a direct bee line from the central hole to their preferred food site during their outbound foraging trips. Thus, the learning of straight inward routes had no systematic effect of the ants' ability to move along the same pathway in the "reverse" direction.

Familiar landmark routes

Once the routes were fixed, removing all the landmarks beacons in the arena induced the foragers to move in a random way, both on foodward and nestward runs. Thus, neither a motor routine performed in the absence of landmarks, nor directional information derived from eventual chemical or magnetic information, nor eventual remote cues emanating from the preferred feeding site (on the foodward runs) or from the nest (on the nestward runs) were sufficient to help forager ants pinpointing the goal. In some cases ants performed straight path segments towards the peripheral holes. This navigational strategy has to be related to the very acute vision of this species: the ants could start heading towards access holes situated 50 cm ahead, i.e. subtending only a 1.5° angle to their eyes. But since the eight access holes were identical, ants could not rely on these peripheral visual targets to find their preferred feeding site (Fig. 6c).

Rotating the global configuration of landmarks by 90° or 180° induced the ants to shift their courses by the same amount. This clearly indicates that no trail following, no specific odorant sign-posts emanating from the familiar feeding site nor a motor routine independent of external information could help ants to locate the goal.

In both cases, ants initially walked for one or two centimetres in their usual direction. The 180° rotation test of the access tube shows that ants extracted positional information from their walk in this tube, which they kept when they initially entered the arena. Because body orientation and direction of travel in ants are collinear (Durier et al. 2003), it should have been rather simple for them to keep to this simple motor programme and make a beeline for the periphery as they did during the inward routes. This was not the case, as some ants kept on travelling over 3 metres. Each individual ant settled on a more or less complicated distinctive route, describing a kind of pathway "signature".

Ants did not show spontaneous preferences for any definite landmarks and when two ants looked for prey on the same site, they followed two distinct routes. This idiosyncratic exploitation of space confirms that no particular type of landmark was used as predominant channelling beacons for guiding route learning in the arena.

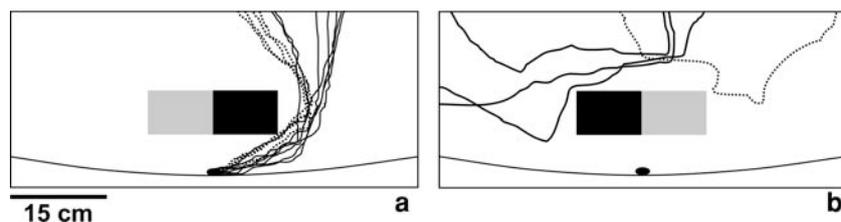
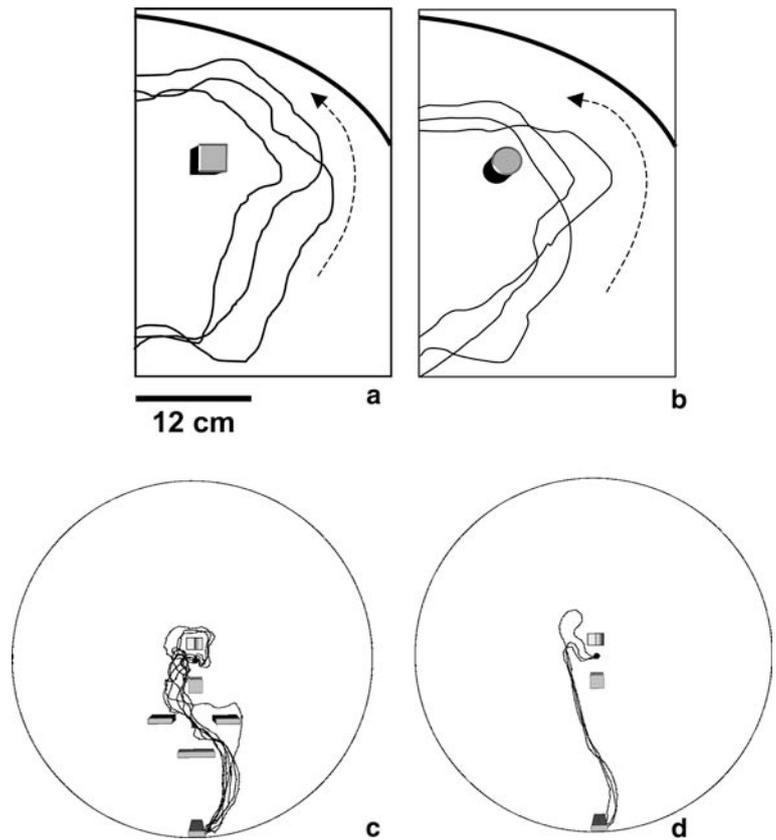


Fig. 11 Last landmark modification. Close up views of two ants' familiar routes (first ant: black lines, $n = 7$; second ant: dashed lines, $n = 4$) near the final landmark (half black/half yellow rectangular parallelepiped) before (a) and after (b) its rotation by 180° (*N.B.*: landmark used only for the present test)

Fig. 12 Variability of the midway landmark routes.

Intermediate route ($n = 3$ paths) before (a) and after (b) the rotation of the whole panorama by 90° . (c) Familiar intermediate route ($n = 6$ paths) in the training 2 configuration and (d) without the three intermediate landmarks



Although the sight of the final landmark guided the trajectories of a few ants on their entire foraging trip, most ants left the central zone in directions markedly different from that of the goal, even when the feeder-associated landmark was directly visible from the start. Instead, foragers were gradually guided by the spatial configuration of the landmarks and they never took a shortcut to the goal. We could therefore classify the beacons as “first”, “intermediate”, and “final” landmarks according to their position along each idiosyncratic complex route. This segmentation of the paths refers more to the organisation of each individual route memory than to the spatial arrangement of landmarks from the centre to the periphery. This means that a landmark located near the starting location could be used as a first or as an intermediate beacon, while a peripheral landmark could be used as an intermediate or as a final beacon by different ants.

Role of the first and last landmarks

Like bees or ants that place emphasis on information from landmarks that are close to the goal (Cheng et al. 1987; Bisch-Knaden and Wehner 2003b), *Gigantiops* learned to recognise and identify the landmarks they used during local navigation at both ends of the foraging route, i.e. nest and feeding site. The first and last segments of the familiar routes were thus highly coincident

from one foraging run to the next. This stereotypy suggests that *Gigantiops* need to face the appropriate landmarks always in the same particular retinal position to identify them as found in bees and in several other ant species (Collett and Zeil 1998; Collett and Collett 2002; Graham et al. 2004). This behaviour is emphasised when the course of the ant’s path has to be corrected to maintain such a stereotypy, i.e. bypassing the last beacon always on the same side, as can be seen in the most right-wing path of Fig. 4d.

When entering the arena, ants used the first landmarks encountered for taking the next direction to follow, as they did with the last landmarks for selecting their preferred food site. When the first landmarks were quite similar, like a red cube and a red prism of the same size, the ants had to face them from the same exact location in order to identify them. Experimentally, changing the intensity (contrast) of the goal landmark disoriented ants. Thus, like bees (Cheng et al. 1986), ants rely on visual cues of the landmarks’ surface to identify them in addition to size (Wehner and R ber 1979) and shape (Collett et al. 1992). Moving the feeder-associated landmark by several centimetres closer or farther than its usual location induced ants to correspondingly shorten or increase the length of their foraging distances. Thus, the localisation of the preferred food site was not primarily based on the recall of the exact distance to be travelled (Thi lin-Bescond and Beugnon 2005) but on the individual recognition of the

landmark specifying the goal. Because in order to reach the landmark displaced to the right of its prior location the ant passed very close to the entrance of its preferred feeding site (still offering prey) without entering in it, we can safely conclude that no specific proximal cues were guiding its pathway.

Taken together, our results suggest that way-finding in *Gigantiops* is primarily based on a local navigation process involving the visual recognition of the starting location and of the goal surroundings.

Role of midway landmarks

Because route following was impaired by the random repositioning but not by the fixed rotation of the same landmarks, route memory in this species cannot be simply envisaged as a cue list of successive identified landmark views. Actually, midway routes were more widely dispersed because landmarks were not given the same weight when encountered en route to the goal. When the intermediate beacons were taken off, ants readily headed in a straight-line to the last landmark of the sequence that they could see now, thus speeding up their foraging run along the unobstructed ground, before resuming the shape of their usual last segment path. Along the largest routes, ants sometimes bypassed intermediate landmarks on a different side from a foraging run to the next. This variability confirms that ants were not systematically guided by a stereotyped sequence of snapshots recalled at each stage of the route. Along the shortest routes, ants could even bypass a single intermediate landmark on the same side even when it was replaced by a different beacon. This clearly indicates that an intermediate landmark of unusual appearance can be taken as an acceptable beacon to be detoured on a given side if it occurs in the right context of a midway course. By contrast, *Cataglyphis* desert ants may learn to always pass a landmark on the same side (Collett et al. 1992). These biased detours to one side are maintained even when the order of the landmarks, or their positions relative to the nest, are changed (Collett 1996b). Consequently, the midway courses of *Gigantiops* ants, which are not confined to bypass always the same sequence of beacons, cannot be the result of stereotyped recognition-triggered responses.

Route following strategy

We can now propose a tentative hypothesis to help understanding how tropical ants *Gigantiops destructor* could develop familiar routes in the very complex and changing visual environment of the Amazonian forest.

This might simply be done by memorising first the general direction linking nest and feeding site. The initial direction could be selected either on the basis of an initially driven motor routine when leaving the nest, as shown in the present work, or/and on the basis of a long-

term vector memory (Beugnon et al. 2005). Foragers might then head at and detour consistently only the landmarks that are critical for local navigation near the nest and the goal. One cannot exclude that, in natural conditions, ants may also encode visual features of some prominent landmarks according to the distance to be travelled, such as imposing tree trunks. Thus, the ants should only have to learn and memorise the appearance and bearing of those conspicuous landmarks used to specify a place rather than for way-finding on a larger scale.

By contrast, *Gigantiops* en route to the goal are expected to rely more on a sequence of procedural instructions consisting in left and right detours around variable intermediate landmarks rather than remembering a chain of identified landmarks with an associated compass bearing between each one. Similarly, desert ants *Cataglyphis fortis* can use egocentric information to maintain a constant direction relative to their previous walking direction along an inconspicuous familiar barrier (Bisch-Knaden and Wehner 2001). This kind of idiosyncratic slalom racer strategy emphasises thus the motor rather than the cognitive side of the spatial learning process. The resulting reduction of the memory load could be of high-adaptive value for ants navigating in the visually complex and changing environment of the rain forest.

This study supports thus the hypothesis that animals may learn individual site-specific serial motor programs that increase their ability to move rapidly, safely and efficiently around obstacles and barriers in topographically complex habitats (Stamps 1995). In future work we will examine how extraction of simple motor rules by ants may be integrated in the learning process of individual visuomotor slalom racer strategies.

Acknowledgements We thank Martin Giurfa, the editor and the referees for very detailed comments of the typescript. Thanks are also due to Philippe Cerdan, Alain Déjean and Jérôme Orivel for helping collecting *Gigantiops* ants and to Gérard Latil for maintaining them in the laboratory and helping during course of experiments. The experiments comply with the "Principles of animal care", publication No. 86-23, revised 1985 of the National Institute of Health, and also with the current laws of France.

References

- Baader AP (1996) The significance of visual landmarks for navigation of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Formicidae Ponerinae). *Ins Soc* 43:435–450
- Batschelet E (1981) Circular statistics in biology. Academic Press, London
- Beugnon G, Chagné P, Dejean A (2001) Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Ins Soc* 48:347–351
- Beugnon G, Lachaud JP, Chagné P (2005) Use of long-term stored vector information in the Neotropical ant *Gigantiops destructor*. *J Insect Behav* 18:415–432
- Bisch-Knaden S, Wehner R (2001) Egocentric information helps desert ants to navigate around familiar obstacles. *J Exp Biol* 204:4177–4184

- Bisch-Knaden S, Wehner R (2003a) Local vectors in desert ants: context-dependent learning during outbound and inbound runs. *J Comp Physiol A* 189:181–187
- Bisch-Knaden S, Wehner R (2003b) Landmark memories are more robust when acquired at the nest site than en route. *Experiments in desert ants. Naturwissenschaften* 90:127–130
- Chagné P, Beugnon G (2001) Familiar routes and spatial memory in the tropical ant *Gigantiops destructor*. *Proceedings Meeting European Sections IUSSI Berlin Germany* p. 63
- Cheng K, Collett TS, Wehner R (1986) Honeybees learn the colours of landmarks. *J Comp Physiol* 159:69–73
- Cheng K, Collett TS, Pickhard A, Wehner R (1987) The use of visual landmarks by honeybees: bees weight landmarks according to their distance from the goal. *J Comp Physiol A* 161:469–475
- Collett TS (1996a) Short-range navigation: does it contribute to understanding navigation over longer distances? *J Exp Biol* 199:225–226
- Collett TS (1996b) Insect navigation *en route* to the goal: multiple strategies for the use of landmarks. *J Exp Biol* 199:227–235
- Collett TS, Collett M (2002) Memory use in insect navigation. *Nature reviews Neuroscience* 3:542–552
- Collett TS, Collett M (2004) How do insects represent familiar terrain? *J Physiol Paris* 98:259–264
- Collett TS, Zeil J (1998) Places and landmarks: an arthropod perspective. In: Healy S (ed) *Spatial representation in animals*. Oxford University Press, Oxford, pp 18–53
- Collett TS, Graham P, Durier V (2003) Route learning by insects. *Curr Opin Neurobiol* 13:718–725
- Collett M, Collett TS, Bisch S, Wehner R (1998) Local and global vectors in desert ant navigation. *Nature* 394:269–272
- Collett TS, Dillmann E, Giger A, Wehner R (1992) Visual landmarks and route following in desert ants. *J Comp Physiol A* 170:435–442
- Creed Jr RP, Miller JR (1990) Interpreting animal wall-following behaviour. *Experientia* 46:758–761
- Durier V, Graham P, Collett TS (2003) Snapshot memories and landmark guidance in wood ants. *J Exp Biol* 206:535–541
- Durier V, Graham P, Collett TS (2004) Switching destinations: memory change in wood ants. *J Exp Biol* 207:2401–2408
- Ehmer B (1999) Orientation in the ant *Paraponera clavata*. *J Ins Behav* 12:711–722
- Graham P, Fauria K, Collett TS (2003) The influence of beaconing on the routes of wood ants. *J Exp Biol* 206:535–541
- Graham P, Durier V, Collett TS (2004) The binding and recall of snapshot memories in wood ants (*Formica rufa* L.). *J Exp Biol* 207:393–398
- Hölldobler B (1980) Canopy orientation a new kind of orientation in ants. *Science* 210:86–88
- Kohler M, Wehner R (2005) Idiosyncratic route-based memories in desert ants *Melophorus bagoti*: how do they interact with path-integration vectors? *Neurobiol Learn Mem* 83:1–12
- Menzel R, Greggers U, Smith A, Berger S, Brandt R, Brunke S, Bundrock G, Hülse S, Plümpe T, Schaupp F, Schüttler E, Stach S, Stindt J, Stollhoff N, Watzl S (2005) Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. *PNAS* 102:3040–3045
- Nicholson DJ, Judd SPD, Cartwright BA, Collett TS (1999) Learning walks and landmark guidance in wood ants (*Formica rufa*). *J Exp Biol* 202:1831–1838
- Oliveira P, Hölldobler B (1989) Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera Formicidae Ponerinae). *Ethology* 83:154–166
- Stamps J (1995) Motor learning and the value of familiar space. *Am Nat* 146:41–58
- Thiélin-Bescond M, Beugnon G (2005) Vision-independent odometry in the ant *Cataglyphis cursor*. *Naturwissenschaften* 92:193–197
- Wehner R, Räber F (1979) Visual spatial memory in desert ants *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Experientia* 35:1569–1571

Annexe numéro : 2

Copie de la publication :

MACQUART D., LATIL G. & BEUGNON G. (2008). Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*. *Animal Behaviour* 75, 1693-1701.



Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*

DAVID MACQUART, GÉRARD LATIL & GUY BEUGNON

Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Université Paul-Sabatier

(Received 2 April 2007; initial acceptance 19 July 2007;
final acceptance 20 October 2007; published online 31 December 2007; MS. number: 9345)

In several ant species, foragers venture outside the nest individually to collect food at a remote location, relying on memorized views of the surroundings to find their way. Although sensorimotor learning has been described previously in bees and a few ant species, its potential importance for navigation has often been underestimated. Motor memories independent of landmark identification could nevertheless prove useful for ants such as the tropical species *Gigantiops destructor* that forages in visually complex environments. We tested the sensorimotor learning ability of these ants using unmarked Y-mazes of increasing difficulty: constant-turn mazes, simple and double alternation mazes and irregular mazes. In the absence of visual cues, the ants were able to learn not only motor displacement rules but also route-specific patterns of movement. The ants' preference for simple navigation strategies was also demonstrated by their tendency to use a simple repetitive motor rule different from the rule they were expected to learn. These findings suggest that relying on different sensorimotor memories eliminates the need to form, store and retrieve numerous landmark views along foraging routes, which are potentially cognitively demanding and time consuming in naturally cluttered environments.

© 2007 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: ants; *Gigantiops destructor*; maze learning; motor learning; sequence learning

Desert ants and wood ants foraging in cluttered environments are able to learn, retrieve and match sequences of identified landmark views to guide them between their nests and familiar feeding sites (Fukushi & Wehner 2004; Kohler & Wehner 2005; Harris et al. 2007; Narendra et al. 2007a, b). To optimize travel efficiency, ants should also sequence together the different memorized views by associating them with stored local vectors that indicate precisely where and how far to go to reach the next stage of their idiosyncratic outbound and inbound routes (Collett & Collett 2004; Wehner et al. 2006). This navigation strategy might thus appear a demanding cognitive task for animals such as tropical ants, which face complex arrangements of similar topographic features (e.g. trees, bushes or stones) that act as landmark beacons or as barriers and obstacles to locomotion in their natural habitat.

This is notably the case of the Neotropical ant *Gigantiops destructor*, which is known for foraging within the very cluttered Amazonian rainforest without the help of

chemical information (Beugnon et al. 2001). This solitary forager follows familiar landmark routes repeatedly, preying mostly on termites. The typical distance of foraging area from the nest is 2–20 m (Beugnon et al. 2005). If the food source is not depleted, a forager ant can come back to the same spot several times a day during a 5-week period (Chagné & Beugnon 2001).

Way-finding in *Gigantiops* ants implies an accurate recognition of at least two locations, the nest and feeding site, and the representation of spatial relations between these locations (Beugnon et al. 2005). In this central-place foraging species, precise identification of familiar visual landmarks is crucial both at the beginning and at the end of the foraging journey (Macquart et al. 2006). To drastically reduce the memory load of spatial information when navigating, we hypothesized that ants could rely on more economical strategies, especially when en route to the goal along the different one-way routes of their foodward and homeward journeys (Macquart et al. 2006). Among them, the motor learning hypothesis states that animals may learn individual site-specific serial motor programs that increase their ability to move rapidly, safely and efficiently in a home range containing obstacles or barriers to locomotion (Stamps 1995; Srinivasan & Zhang

Correspondence: G. Beugnon, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, UMR-CNRS 5169, Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France (email: beugnon@cict.fr).

2004). This hypothesis emphasizes procedural (motor) rather than cognitive (encoding and storing complex featural and configural information) routines for processing spatial information. Ants can use such egocentric procedural instructions when confronted with either a single detour along a route (Bisch-Knaden & Wehner 2001) or several detours (Macquart et al. 2006). They can maintain a constant direction relative to their previous walking direction along barriers without encoding their visual features (e.g. shape, colour, size and pattern). In laboratory conditions, *G. destructor* foragers en route to a goal rely on a simple visuomotor routine consisting of an ordered succession of right and left detours around unspecified landmarks. In this way, an unusual landmark can be used as an acceptable beacon to be detoured around on a given side if it occurs in the right context along the foraging route (Macquart et al. 2006).

In the present work, we investigated the role played by sensorimotor learning during navigation in *G. destructor*. We tested whether and how ants could learn different patterns of locomotor movement (algorithmic behaviour) by selecting the appropriate right and left detours along a route independent of specific visual landmarks marking each choice point. This hypothesis, difficult to test in natural environments, can be investigated in the controlled conditions of the laboratory by using unmarked mazes in which the orientation choices of the animals can be recorded precisely.

To control the ants' motivation for maze learning we tested them during the inbound journey during which maze patterns are learned in a more regular and efficient manner than during the outbound journey (Schneirla 1953). We confronted homing ants with a series of Y-choice points presented in a linear succession of identical chambers in the absence of specific visual cues (Fig. 1a, b).

We trained marked ants with forced turns to make them learn different sensorimotor rules of increasing complexity such as repetition, simple and double alternation and randomization of right and left detours. The way in which segments of a familiar route can be encoded as sensorimotor programs independent of identified visual cues provides additional insights on how *Gigantiops* ants might learn to move quickly and accurately in complex habitats where many topographic features are alike. Consequently, our work further elucidates a model species that has not been studied extensively to date in a context in which ant navigation studies have focused on only three genera: the desert ants *Cataglyphis* spp. and *Melophorus bagoti* and the wood ant *Formica rufa*. It also extends the validity of the 'slalom racer hypothesis', formulated primarily for *Gigantiops* (Macquart et al. 2006), to all animals that forage in cluttered terrains. This hypothesis assumes that ants can learn a group of discrete locomotor patterns (i.e. learn to systematically bypass an obstacle on the same side without individual recognition of its visual features) if it

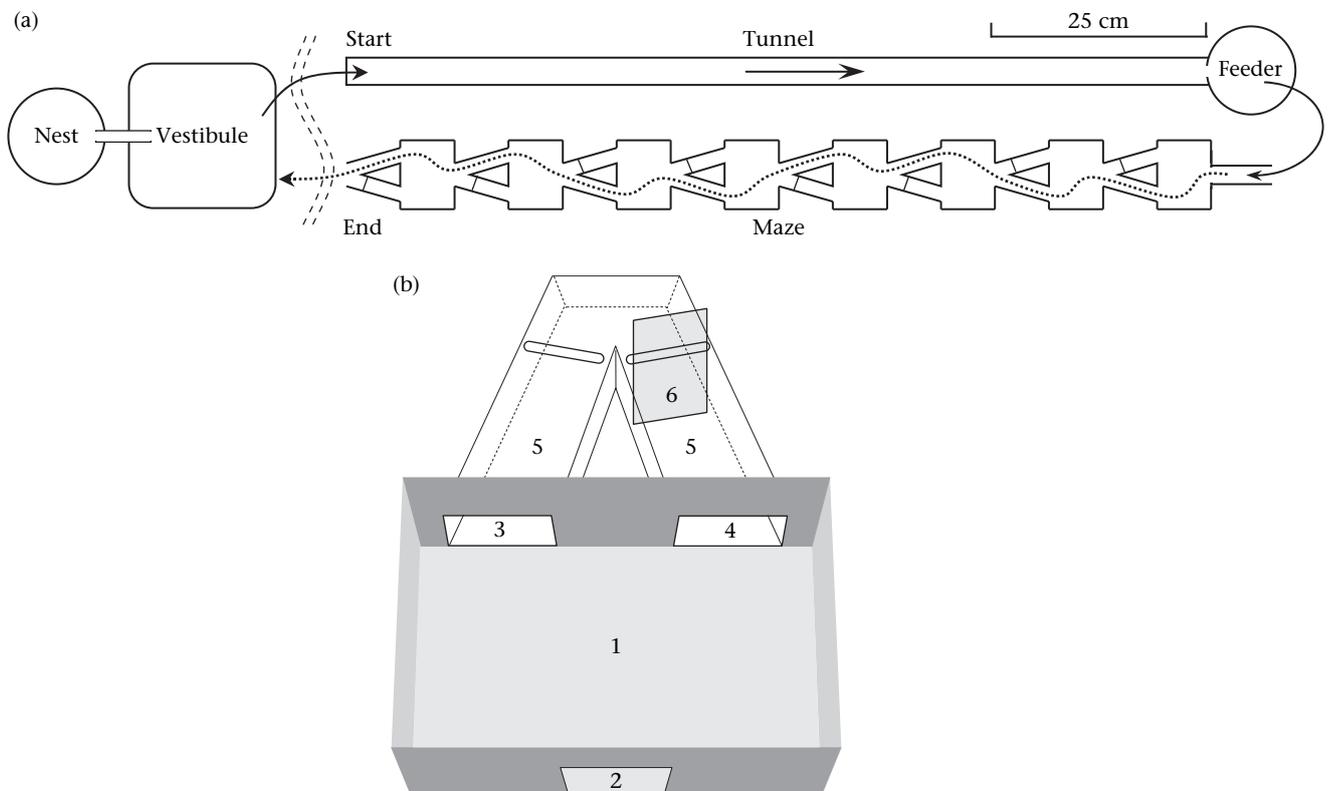


Figure 1. (a) Experimental set-up. Foragers taken from the vestibule walked in a straight tunnel towards a feeder. After prey capture, ants were transferred to the start of a linear homing Y-maze (illustrating here a double alternation sequence). Ants coming out of the maze were reintroduced in the vestibule, from which they went back to the nest to deposit the prey before the next trial. Only one ant at a time was introduced in the set-up. (b) Detail of a maze chamber and its associated V-shaped tunnel. (1) Maze chamber; (2) chamber entrance; (3) correct exit; (4) wrong exit; (5) V-shaped tunnel; (6) transparent sliding door (shaded in the figure).

is encountered at the expected location. Ants could then sequence together the successive basic motoric programs into an idiosyncratic site-specific serial program as a kind of signature route (Macquart et al. 2006). Such a procedure would relieve animals of cognitive demands imposed by learning and remembering numerous visually identified landmarks when en route to a goal.

METHODS

Observations were made on 11 colonies of *G. destructor* collected in French Guiana in April 2004 and October 2005. They were reared in Toulouse, in laboratory conditions at 28°C, with high humidity (70% RH) and a 12-h light/dark cycle. Each colony was housed in an artificial plaster-of-Paris nest (15 cm diameter) connected to a square plastic chamber or vestibule (27 × 27 × 10 cm³) containing water and honey. The typical size of a colony ranged 17–133 workers (Beugnon et al. 2001) but each colony included only a few specialized foragers because only one to three ants forage for prey during a 3-month period of time under laboratory conditions (Macquart et al. 2006).

Dichotomic Maze

The set-up of the maze (Fig. 1a) was the same as that in previous studies conducted on *Cataglyphis cursor* (Chameron et al. 1998). Foodward and nestward runs were performed individually. Ants departed from the vestibule outside their nest and walked straight towards a feeder containing prey (*Drosophila melanogaster*) through a 120-cm-long Fluon-coated plastic tunnel. The homing runs were performed in a maze consisting of a series of 5–10 identical chambers, depending on the experiment. The lateral walls of the chambers were opaque plastic to block visual cues at each side. All chambers had one entrance and two exits and were connected by V-shaped tunnels equipped with sliding doors (Fig. 1b). These chambers and tunnels are independent elements that can be combined to form mazes of variable length. In each V-shaped tunnel, depending on the experiment, either one or both branches were kept open. In the former case, one exit of a chamber led the ants to the subsequent chamber and the other exit was a dead end. This allowed for the design of simple or complex maze configurations, depending on the arrangement of the open exits in the successive chambers. Because all chambers were identical and offered the same visual configuration, only egocentric cues would enable the ants to make the correct choices along the maze.

Experimental Procedure

The aim of our study was to test whether ants could learn to detour correctly in successive identical chambers of the maze. Foraging ants were individually marked on the thorax with enamel paint drops. Marked individuals always returned to the nest through the maze: they climbed on a twig introduced in the feeder and were released singly in the first chamber of the homing maze.

As each forager entered the nest after a trial to deposit the prey, it had to come out spontaneously to be used in the following trial. This method allowed us to follow the foraging rhythm of the ants and ensured sufficient motivation. Consecutive trials were separated by at least 10 min even if a forager entered the vestibule before this time interval. In most experiments, the sample size decreased along the trials mainly because some ants stopped foraging and remained inside the nest.

Performance Measurement

The learning score (LS), that is the percentage of correct choices in the maze, was calculated for each ant on each trial during the learning phase: $LS = (\text{number of correct choices} \times 100) / \text{number of boxes}$. The LS values thus range from 0% (wrong choice in each box) to 100% (correct choice in each box). For a given sensorimotor task, a curve thus shows the evolution of the mean LS (mean of the different scores of the ants trained at the task) from trial to trial (see, e.g. Fig. 2a).

The time spent in the maze was recorded for each trial (time recording started when the ant entered one of the two exits in the first chamber and stopped when the ant found the correct exit in the last chamber). As for the learning scores, curves show the evolution of the mean time spent in each type of maze from trial to trial (see, e.g. Fig. 2b). The different types of experiments conducted are described below.

Repetition Learning

These experiments were conducted in an eight-chamber maze, with all open exits on the same side (constant-turn maze). Ants were trained in a right-turn maze (RRRRRRRR; $N = 12$) and in a left-turn maze (LLLLLLLL; $N = 12$). Immediately after being trained for repetition on a given side, ants were tested on the opposite side ($N = 11$) to test whether the learning of a new sensorimotor task was impaired by the previous training: five right-trained ants were retrained in a left-turn maze and six left-trained ants were retrained in a right-turn maze.

Alternation Learning

In this series of experiments, either simple or double alternation sequences had to be learned. In the simple alternation task, the opened exits were alternated from one chamber to the next (eight-chamber zig-zag maze). Depending on the departure side, ants were presented with a LRLRLRLR sequence ($N = 10$) or its mirror equivalent RLRLRLRL ($N = 9$). In the double alternation task, either a LLRLLRRR sequence ($N = 13$) or its mirror equivalent RLLRLLLL ($N = 11$) was used, depending on the departure side.

Irregular Sequence Learning

In contrast to the mazes described above, here ants ($N = 16$) were trained on several irregular mazes in which

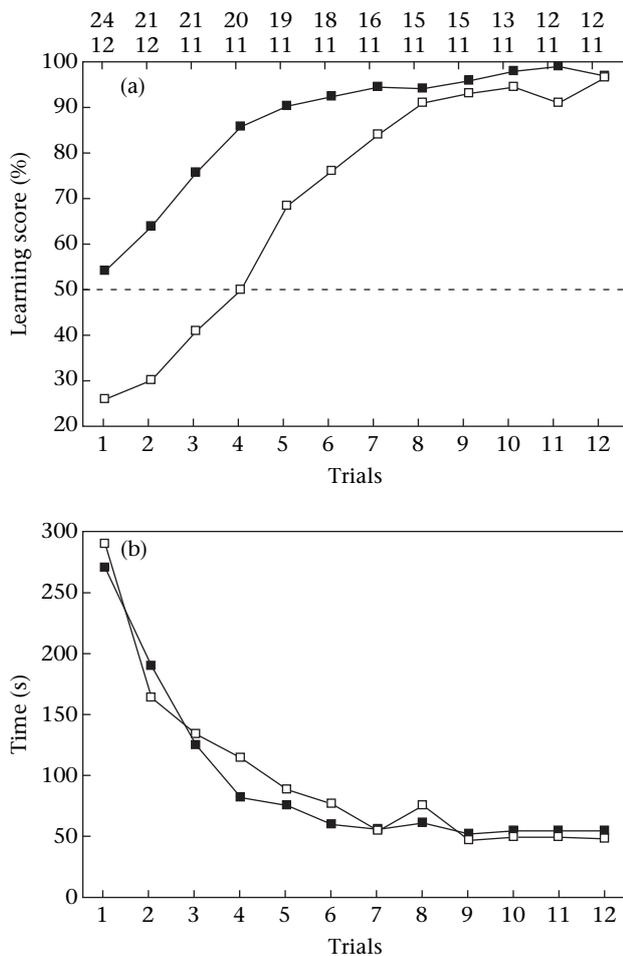


Figure 2. Progressive learning in constant-turn mazes. (a) Learning score as a function of trials. (■) Learning scores of the ants on their first task in a constant-turn maze (because training side had no significant effect (see text), the RRRRRRRR and LLLLLLLL groups were pooled on the figure). (□) Learning score of the ants tested on the reverse task (the data were pooled because there was no significant difference (see text) between the two groups). (---) Theoretical random performance. Numbers at the top of the graph indicate sample sizes for both tasks (upper line: first task; lower line: reverse task). As for all graphs, values obtained with less than five ants are not plotted. Note that the graph represents the performance in the whole maze (eight chambers), so that each correct (or wrong) choice in a chamber represents a 12.5% increase (or decrease) of the LS. (b) Time spent in the maze as a function of trials. (■) Times recorded during the first task in constant-turn mazes (RRRRRRRR and LLLLLLLL groups pooled). (□) Times recorded during the reverse task (LLLLLLLL and RRRRRRRR groups pooled).

the sequences contained no obviously regular pattern of turns. To reduce the task complexity, each ant was assigned a particular sequence of five turns instead of eight, e.g. RLRL, LLRL or RLLRL. Navigating accurately through the maze required the learning of the entire sequence of turns. The sequences were pseudo-randomly designed: we excluded those containing three or more consecutive turns on the same side because they could simplify the task (e.g. a RLRL sequence would be retained whereas a RLLLR sequence would not).

Extended Mazes

As soon as the learning scores reached an arbitrary value of 75% (i.e. six successful choices of eight on a given homing run), the choices of the ants were examined in extended mazes including additional chambers. The ants trained in constant-turn mazes and alternation mazes were presented with two additional chambers to test whether the turns in the extensions were treated as continuations of the maze sequence, which would indicate the learning and extrapolation of simple sensorimotor rules. For repetition, simple and double alternation tasks, the expected choices would be RRRRRRRRRR (or L...LL), RLRLRLRLRL (or L...LR) and RLLRLLRR (or L...LL), respectively. In contrast, the specificity of the sequences learned in the irregular mazes was tested in extended mazes with five additional chambers in which the ants were not expected to repeat the sequence of turns made in the first five chambers.

Control Tests

To test for any hidden irregularity within or outside the maze for each experimental condition, we first analysed the choice made by the ants in the first chamber on their first homing run ($N = 93$). Then, as for the rule extrapolation tests, the following control tests were conducted for each sensorimotor task as soon as the learning scores exceeded 75%. First, the blocking doors were taken off to check that the ants' choices were not specifically influenced by the open or closed exits ('opening test'; $N = 27$). Second, the maze was rotated by 90° anticlockwise to test for the influence of extra-maze landmark cues ('rotation test'; $N = 27$). Third, the chambers were shuffled to eliminate possible visual or olfactory intramaze cues ('shuffle test'; $N = 15$). The shuffle test was not performed after training in constant-turn mazes because each chamber required the same directional choice.

Data Analysis

Learning trials

In constant-turn mazes, we analysed the evolution of the LS within trials and investigated whether the ants' performance was influenced by departure side (left-turn or right-turn maze) and/or by previous training in a mirror configuration. The data were analysed with a three-way ANOVA (three factors: departure side, new configuration and repeated measures: trials). In alternation mazes, the effects of departure side (left or right) and alternation type (simple or double) on training performances were analysed with a three-way ANOVA (three factors: departure side, alternation type and repeated measures: trials). In irregular mazes, the training performances obtained in the different five-chamber configurations were pooled and analysed with a repeated-measures ANOVA.

For all tasks, ANOVAs were complemented with Helmert contrasts to determine speed of learning and asymptote level.

Control tests

For each ant, the score (percentage of correct choices) obtained during each control test (S_{test}) was compared to the score obtained during the preceding trial in training conditions ($S_{\text{reference}}$) by calculating $\Delta S = S_{\text{test}} - S_{\text{reference}}$.

We first looked for an influence of the training type or test type on ΔS . There were three control test types (opening, rotation and shuffle) for each training type, except for repetition trainings (two control test types, no shuffle test; see above), which had to be analysed separately. The results in alternation and irregular mazes were thus analysed with a two-way ANOVA (two factors: training type and test type) and the results in repetition mazes were analysed with a t test.

After verifying that ΔS was influenced neither by the training type nor by the test type, a t test was used to look for a difference between ΔS mean and a fictive nil mean.

RESULTS

Repetition Task (Constant-turn Mazes)

A repeated-measures ANOVA showed a significant increase in the ants' successful performance from trial to trial on the first task (Fig. 2a; $F_{11,220} = 66.15$, $P < 0.0001$). Ants made random choices on their first trial (mean LS = 54.1%) but rapidly learned to turn on the correct side. There was no effect of the training side ($F_{1,20} = 0.31$, $P = 0.58$): the ants learned the right-turn maze as well as the left-turn maze.

During the first homing trips, ants explored the maze for about 5 min (Fig. 2b), climbing on every side of the chambers or trying to progress through dead ends. Travel time decreased rapidly after this exploration phase (less than 1 min): as the ants became familiar with the chambers' configuration, any wrong choice was corrected by a U-turn leading directly to the adjacent open exit. This resulted in a fast progression, and the loss of time caused by wrong turns had a minor influence on the total time spent in the maze.

After their training on a given side, the ants were tested in extended constant-turn mazes including two additional chambers. Ants made correct choices in these additional chambers (Table 1: 95.2% of correct choices), turning in the same direction as in the previous chambers. This suggests that they learned a sensorimotor repetition rule during their training and were able to extrapolate this rule in the maze extensions.

When retrained in a mirror configuration, the ants first applied the previous sensorimotor rule: they systematically turned in the wrong direction, which resulted in low performance scores (Fig. 2a), especially on the first trial (mean LS = 23.8%). They finally learned this reverse task (repeated-measures ANOVA: $F_{11,220} = 6.09$, $P < 0.0001$), but the performance improvement was significantly slower than that for the preceding task ($F_{1,20} = 29.07$, $P < 0.0001$), suggesting that the previously learned sensorimotor rule was hindering the learning of the new rule.

Using Helmholtz contrasts, the differences between trials become nonsignificant after trial 8 ($P > 0.05$), indicating that the group reached asymptote of learning at this stage.

Alternation Tasks (Zig-zag Mazes)

Data analysis consisted of a three-way ANOVA (three factors: alternation type, maze configuration, repeated measures). The only significant effect concerned the repeated measures ($F_{11,264} = 15.60$, $P < 0.0001$), indicating an improvement of the LS across trials (Fig. 3a). Note, however, that the higher scores (LS around 85%) were not as good as those in the repetition task (LS reaching 100%). Alternation type (simple or double), departure side and interaction had no effect (respectively, $F_{1,24} = 0.03$, $P = 0.86$; $F_{1,24} = 1.13$, $P = 0.29$; $F_{11,264} = 0.17$; $P = 0.99$), which means that (i) double alternations were learned as well as simple alternations and (ii) for a given task, a maze configuration was learned as well as its mirror equivalent. Helmholtz contrasts show that the differences between trials become nonsignificant after trial 7 ($P > 0.05$), indicating that the group reached asymptote of learning at this stage. As for the repetition tasks, the time spent in the maze decreased rapidly during training (Fig. 3b), the ants navigating about four times faster through the maze once they knew its spatial configuration.

When tested in extended mazes after the learning phase, the ants trained in simple alternation mazes obtained good scores in the two additional chambers (Table 1: 72.2% of correct choices), with better scores in the first chamber (88.8% correct) than in the second chamber (55.5%). The ants trained in double alternation mazes obtained medium scores in the additional chambers (Table 1: 42.8% of correct choices) because high scores in the first chamber (71.4%) were counterbalanced by poor performance in the second chamber (14.3%). In both cases, the ants' directional choices in the first additional chamber followed the same logic as in the preceding part of the maze, which

Table 1. Performance in additional chambers of extended mazes

	Constant-turn mazes (%)	Simple alternation mazes (%)	Double alternation mazes (%)	Irregular mazes (%)
Score in the additional chambers	95.2	72.2	42.8	52.7
Score in the first additional chamber	100	88.8	71.4	
Score in the second additional chamber	90.5	55.5	14.3	

Extended constant-turn mazes (two additional chambers): $N = 21$ ants; extended simple alternation mazes (two additional chambers): $N = 9$ ants; extended double alternation mazes (two additional chambers): $N = 7$ ants; extended irregular mazes (five additional chambers): $N = 11$ ants. All exits were opened in the additional chambers. Percentages represent proportions of correct choices.

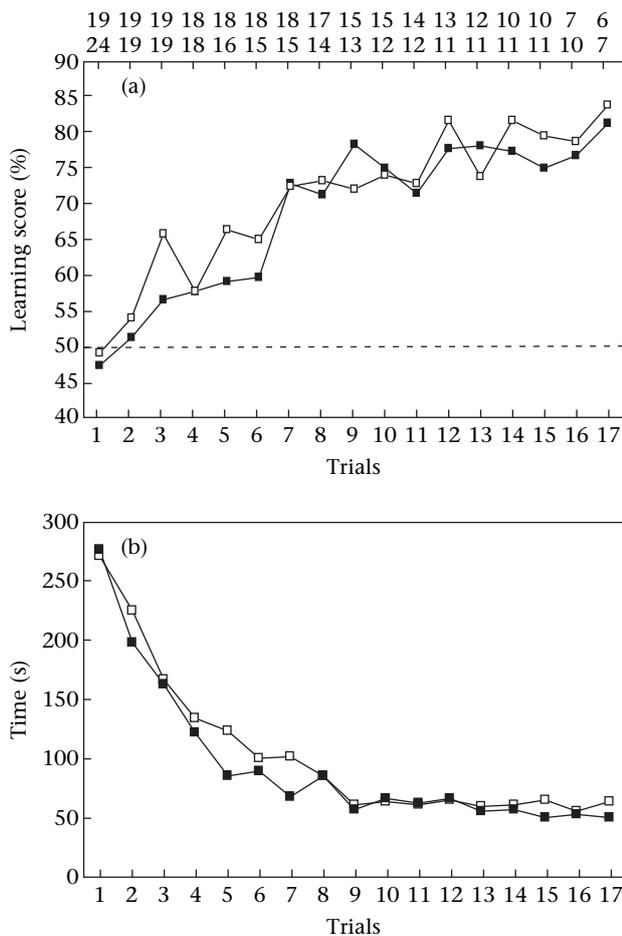


Figure 3. Progressive learning in alternation mazes. (a) Learning score as a function of trials. (■) Learning scores for the simple alternation task (because departure side had no significant effect (see text), the RLRLRLRL and LRLRLRLR groups were pooled on the figure). (□) Learning scores for the double alternation task (because departure side had no significant effect (see text), the RRLLRRLL and LLRRLLRR groups were pooled on the figure). (---) Theoretical random performance. Numbers at the top of the graph indicate sample sizes for both tasks (upper line: simple alternation; lower line: double alternation). Note that the graph represents the performance in the whole maze (eight chambers), so that each correct (or wrong) choice in a chamber represents a 12.5% increase (or decrease) of the LS. (b) Time spent in the maze as a function of trials. (■) Times recorded in simple alternation mazes (RLRLRLRL and LRLRLRLR groups pooled). (□) Times recorded in double alternation mazes (RRLLRRLL and LLRRLLRR groups pooled).

suggests that they started extrapolating a sensorimotor displacement rule. Scores in the second additional chambers decreased with the complexity of the motor rules (from repetition to double alternation).

Irregular Mazes

In contrast to the previous experiments, ants were trained in a maze requiring the learning of specific sequences of turns without an elementary subpath. To facilitate such a complex learning task, ants were trained on five-chambered mazes. The ants' learning scores were at chance levels on the

first trial (mean LS = 46.2%) and increased significantly across the following trials (Fig. 4a; repeated-measures ANOVA: $F_{11,88} = 7.82$, $P < 0.0001$). Helmert contrasts show that the differences between trials become nonsignificant after trial 2 ($P > 0.05$): this early asymptote of learning might be due to the reduced number of chambers used in this task. The shorter maze could also explain the rapid drop in travel time observed between trial 1 (204 s spent in the maze) and trial 2 (96 s) (Fig. 4b).

When tested in an extended irregular maze, including five additional chambers, the ants did not repeat the learned sensorimotor sequence in the extension and made random choices (Table 1: 52.7% of correct choices). This result suggests that, despite the reduced number of chambers, ants presented with an irregular sequence learn the specific chain of turns instead of a simple locomotion rule.

Control Tests

The choices of naïve ants in the first chamber were equally distributed between both exits (left exit: 45 choices; right exit: 48 choices), showing that neither extra-maze visual cues nor hidden intramaze irregularities influenced the ants.

In constant-turn mazes, test type had no influence on the difference in ΔS in test scores and training scores ($t_{26} = 1.82$, n.s.). Similarly, in alternation and irregular mazes, neither the experiment type (two-way ANOVA: $F_{2,32} = 0.17$, n.s.) nor the test type (two-way ANOVA: $F_{2,32} = 0.49$, n.s.) had a significant influence on ΔS . These results allow for the analysis of all test performances simultaneously, that is computing a general ΔS for all experiments and all tests. This analysis shows that, in all experiments, the performance of the ants was not affected when all exits were opened, when the maze was rotated by 90° or when the chambers were shuffled (difference between test scores and training scores: $\Delta S = -0.01 \pm 0.65$; t test of the difference with a theoretical mean of 0 errors: $t_{68} = -0.18$, n.s.). This indicates that no visual cues (e.g. light reflection on the sliding doors) or odorant cues (e.g. hypothetical odour plumes or air flux) were used for solving the maze. This was indirectly confirmed by the systematic choice of the closed exits when the ants were tested in a mirror maze just after a repetition training.

DISCUSSION

We explored the ability of the solitary forager *G. destructor* to navigate through a multiple Y-maze and to learn the appropriate locomotor rules. *Gigantiops* ants learned very rapidly to detour on the same side at each stage of a multiple Y-maze. Similarly, in the absence of specific visual cues, bees can learn to fly rapidly through a maze in which every turn must be made in the same direction (Zhang et al. 2000). Ants also learned the simple sequential alternation rule, in which they had to systematically alternate between left and right along a route, even though this sensorimotor pattern was harder to learn than the repetition rule. The performance of *Gigantiops* is comparable to those of bees trained in a zig-zag maze, which they learned nearly as well as a constant-turn maze (Zhang et al. 2000).

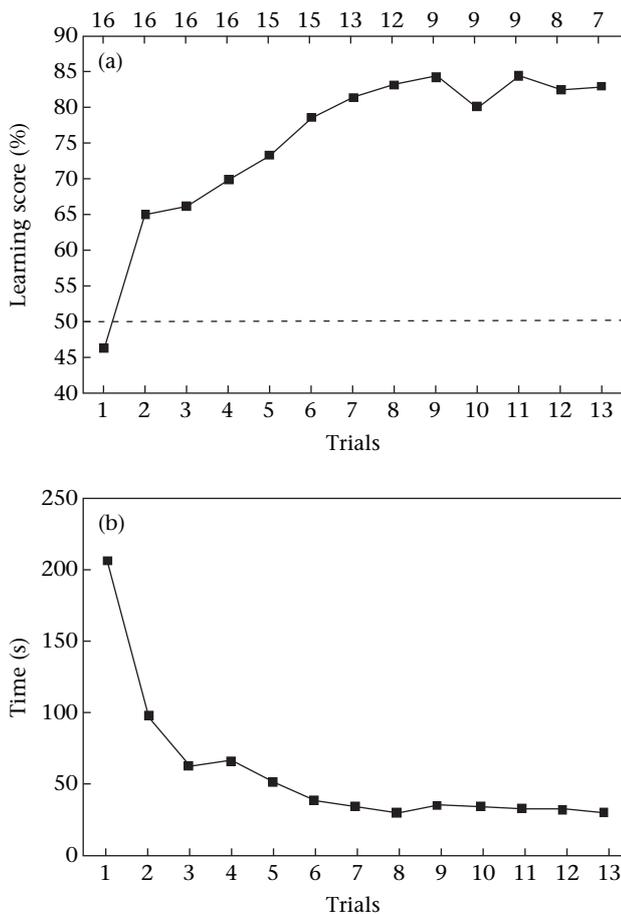


Figure 4. Progressive learning in irregular mazes. (a) Learning score as a function of trials. (---). Theoretical random performance. Numbers at the top of the graph indicate sample size. Note that the graph represents the performance in the whole maze (five chambers), so that each correct (or wrong) choice in a chamber represents a 20% increase (or decrease) of the LS. (b) Time spent in the maze as a function of trials.

The tendency to 'turn on the same side' therefore appears to prevail over alternation behaviour in *Gigantiops*. By contrast, spontaneous alternation behaviour (SAB), that is the tendency for animals to alternate their choices of T- or Y-maze arms, is common across many vertebrates and invertebrates (Tolman 1925; Hughes 2004). However, studies of SAB in insects are conflicting (Lester 1968) and limited (Hughes 1989; Zhang et al. 1996, 2000). For example, the fruit fly *D. melanogaster* shows sequential repetition when freely tested in a multiple T-maze (Murphey 1965) and sequential alternation when forced to turn between a first and a second choice point (May & Wellman 1968). Despite Schneirla's (1929) conclusions, the ants *Formica subintegra* and *Camponotus noveboracensis* did not alternate spontaneously when forced turns were experienced prior to a free choice (Dingle 1962). This suggests that a strong tendency for repetition behaviour is common to several ant species, including *G. destructor*.

Ants were able to learn both the constant-turn and the zig-zag rules and extrapolate them successfully to negotiate extensions of the unmarked linear mazes. Indeed, when presented with a greater number of Y-choices

compared to training, ants persisted in the corresponding learned motor rule, with high scores for sequential repetition but lower scores for alternations. Similarly, flying bees trained to negotiate a maze in which every turn was made in the same direction (repetition) or in which the correct turns alternated between right and left (alternation) applied the corresponding learned rules when tested in extended versions of the training mazes (Zhang et al. 2000).

It is well known that ants gauge the distance they travel during their foraging excursions (Thiélin-Bescond & Beugnon 2005; Collett et al. 2006; Wittlinger et al. 2006, 2007). Moreover, distance estimation in *Gigantiops* ants can interact with sensorimotor tasks (Chevarin 2006). This could explain why scores in the second additional chambers were always lower than scores in the first chambers. Ants were also able to learn a randomized sequence of alternation decisions when homing in fixed irregular mazes. Ants mastered this complex sensorimotor learning rather quickly, even though this was theoretically much harder to learn than simpler constant right-turn or left-turn tasks.

Contrary to the extended zig-zag and constant-turn mazes, in which ants persisted in the corresponding alternation and repetition motor rules, ants tested in the extended irregular mazes did not persist in their fixed learned routine and displayed random choices out the additional exits. This implies that the ants memorized the entire and unique sequence of turns that was necessary to navigate through each irregular fixed maze successfully. The same conclusion was drawn in studies of flying bees, which acquired a sequence of motor commands describing the correct path through an unmarked irregular maze (Collett et al. 1993; Zhang et al. 1996).

We therefore confirmed the prediction of the motor learning hypothesis that animals must be able to perform basic sensorimotor patterns before sequencing these together to form site-specific motor programs (Stamps 1995). Our findings are also in accordance with those found in flying bees, except that bees appear to learn irregular (random) mazes nearly as well as zig-zag (alternation) mazes (Zhang et al. 2000). Also *Gigantiops* ants appear more skilled than rats at learning a double alternation maze (Hunter & Hall 1941). To our knowledge, such a complex sensorimotor task has never been tested in any other insect species.

Zhang et al. (2000) indicated that two bees trained on variable irregular mazes could apply a constant-turn rule even if this led them to meet a number of dead ends en route. Although this requires further investigation, we made similar observations: ants displayed repetition behaviour during their training in alternating and irregular mazes instead of changing direction in the appropriate chambers. This led the ants to dead ends, but each error was immediately corrected by a U-turn in the chamber towards the adjacent open exit. Unlike bees, the constant-turn strategy was observed in a majority of ants. However, the occurrences of repetition behaviour were scattered among each ant's trials and the main strategy consisted of learning the expected sensorimotor tasks, reducing the number of errors. Taken together, these results show that ants can develop individual strategies to solve complex navigation tasks.

These alternative strategies lighten the memory load of the individuals that use them because constant-turn rules were the easiest to learn. Thus, the hypothesis that reduced memory demands balance the costs of meeting dead ends may explain the apparent widespread use of these basic strategies among insects.

In conclusion, sensorimotor learning may allow the solitary forager *G. destructor* to learn and follow complicated familiar routes in its complex rainforest habitat, in addition to using visual information (Beugnon et al. 2001, 2005). One could predict (Chevarin 2006) that different motoric acts learned independent of identified visual cues could be primed by the distance travelled (i.e. turning left after a certain distance travelled since the start of the homebound journey) and/or according to the number of choice points bypassed (i.e. turn right at the third choice point). All else being equal, the consistency shown by desert ants in choosing a particular detour side around an inconspicuous barrier could be also considered a sensorimotor program (Bisch-Knaden & Wehner 2001). The role of procedural knowledge in ant navigation could, therefore, be more important than assumed previously (Knaden et al. 2006).

These findings suggest that sensorimotor routine memories in ants could eliminate the need to recollect numerous landmark views along their routes, a task that appears cognitively demanding in naturally cluttered environments containing many similar topographic features. Our slalom racer hypothesis (Macquart et al. 2006), which predicts that *Gigantiops* ants must be able to form site-specific locomotor programs independent of landmark identification, may thus permit accurate, rapid and safe route navigation with a reduced spatial memory load and a reduced processing time. Reducing travel time along familiar routes presents a high adaptive value in this ant species by lowering the risk of predation by lizards, mantids and spiders (Beugnon et al. 2005). By reducing the number of landmark-recognition-triggered responses, sensorimotor learning appears to be a much simpler and faster form of navigation along a familiar route. Such situation-dependent spatial knowledge should certainly apply to many other invertebrate and vertebrate species (Stamps 1995).

Acknowledgments

Thanks are due to Jean-Paul Lachaud for helping collecting ants and for his comments on the manuscript. We also thank Eric Le Bourg and Vincent Fourcassié for helping with the statistical analysis and the two unknown referees for their very constructive comments. The experiments comply with the 'Principles of animal care', publication No. 86-23, revised 1985 of the National Institute of Health, and with the current laws of France.

References

- Beugnon, G., Chagné, P. & Dejean, A. 2001. Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Insectes Sociaux*, **48**, 347–351.

- Beugnon, G., Lachaud, J. P. & Chagné, P. 2005. Use of long-term stored vector information in the Neotropical ant *Gigantiops destructor*. *Journal of Insect Behavior*, **18**, 415–432.
- Bisch-Knaden, S. & Wehner, R. 2001. Egocentric information helps desert ants to navigate around familiar obstacles. *Journal of Experimental Biology*, **204**, 4177–4184.
- Chagné, P. & Beugnon, G. 2001. Familiar routes and spatial memory in the tropical ant *Gigantiops destructor*. In: *Proceedings of the Meeting of European Sections of the IUSSI Berlin, Germany*, p. 63.
- Chameron, S., Schatz, B., Pastergue-Ruiz, I., Beugnon, G. & Collett, T. S. 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **265**, 2309–2313.
- Chevarin, C. 2006. Odométrie et routines visuo-motrices chez la fourmi *Gigantiops destructor*. M.Sc. thesis, Université Paul-Sabatier.
- Collett, T. S. & Collett, M. 2004. How do insects represent familiar terrain? *Journal of Physiology, Paris*, **98**, 259–264.
- Collett, T. S., Fry, S. N. & Wehner, R. 1993. Sequence learning in honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*, **172**, 693–706.
- Collett, M., Collett, T. S. & Srinivasan, M. V. 2006. Insect navigation: measuring travel distance across ground and through air. *Current Biology*, **16**, 887–890.
- Dingle, H. 1962. The occurrence of correcting behavior in various insects. *Ecology*, **43**, 727–728.
- Fukushi, T. & Wehner, R. 2004. Navigation in wood ants *Formica japonica*: context dependent use of landmarks. *Journal of Experimental Biology*, **207**, 3431–3439.
- Harris, A., Graham, P. & Collett, T. S. 2007. Visual cues for the retrieval of landmark memories by navigating wood ants. *Current Biology*, **17**, 93–102.
- Hughes, R. N. 1989. Phylogenetic comparisons. In: *Spontaneous Alternation Behaviour* (Ed. by W. N. Dember & C. L. Richman), pp. 39–57. New York: Springer-Verlag.
- Hughes, R. N. 2004. The value of spontaneous alternation behaviour (SAB) as a test of retention in pharmacological investigations of memory. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **28**, 497–505.
- Hunter, W. S. & Hall, R. E. 1941. Double alternation behaviour of the white rat in a spatial maze. *Journal of Comparative Psychology*, **32**, 253–256.
- Knaden, M., Lange, C. & Wehner, R. 2006. The importance of procedural knowledge in desert-ant navigation. *Current Biology*, **16**, 916–917.
- Kohler, M. & Wehner, R. 2005. Idiosyncratic route-based memories in desert ants, *Melophorus bagoti*: how do they interact with path-integration vectors? *Neurobiology of Learning and Memory*, **83**, 1–12.
- Lester, D. 1968. Response alternation: a review. *Journal of Psychology*, **69**, 131–142.
- Macquart, D., Garnier, L., Combe, M. & Beugnon, G. 2006. Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *Journal of Comparative Physiology A*, **192**, 221–234.
- May, R. B. & Wellman, A. W. 1968. Alternation in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *Psychonomic Science*, **12**, 339–340.
- Murphey, R. M. 1965. Sequential alternation behavior in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, **60**, 196–199.
- Narendra, A., Cheng, K. & Wehner, R. 2007a. Acquiring, retaining and integrating memories of the outbound distance in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*, **210**, 570–577.
- Narendra, A., Si, A., Sulikowski, D. & Cheng, K. 2007b. Learning, retention and coding of nest-associated visual cues by the Australian desert ant, *Melophorus bagoti*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1543–1553.

- Schneirla, T. C.** 1929. Learning and orientation in ants. *Comparative Psychology Monographs*, **6**, 1–142.
- Schneirla, T. C.** 1953. Modifiability in insect behavior. In: *Insect Physiology* (Ed. by K. D. Roeder), pp. 723–747. New York: J. Wiley.
- Srinivasan, M. V. & Zhang, S.** 2004. Visual motor computations in insects. *Annual Review of Neuroscience*, **27**, 679–696.
- Stamps, J.** 1995. Motor learning and the value of familiar space. *American Naturalist*, **146**, 41–58.
- Thiélin-Bescond, M. & Beugnon, G.** 2005. Vision-independent odometry in the ant *Cataglyphis cursor*. *Naturwissenschaften*, **92**, 193–197.
- Tolman, E. C.** 1925. Purpose and cognition: the determiners of animal learning. *Psychological Review*, **32**, 285–297.
- Wehner, R., Boyer, M., Loertscher, F., Sommer, S. & Menzi, U.** 2006. Ant navigation: one-way routes rather than maps. *Current Biology*, **16**, 75–79.
- Wittlinger, M., Wehner, R. & Wolf, H.** 2006. The ant odometer: stepping on stilts and stumps. *Science*, **312**, 1965–1967.
- Wittlinger, M., Wehner, R. & Wolf, H.** 2007. The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *Journal of Experimental Biology*, **210**, 198–207.
- Zhang, S. W., Bartsch, K. & Srinivasan, M. V.** 1996. Maze learning by honeybees. *Neurobiology of Learning and Memory*, **66**, 267–282.
- Zhang, S., Mizutani, A. & Srinivasan, M. V.** 2000. Maze navigation by honeybees: learning path regularity. *Learning & Memory*, **7**, 363–374.

Spatial cognition in the ant *Gigantiops destructor* (Hymenoptera, Formicidae): experimental study of route following.

Summary:

The neotropical *Gigantiops destructor* ants forage individually in forest edges, following visually guided familiar routes. It is generally assumed that hymenoptera represent such routes as a series of snapshots (memorised images of beacons) linked by local vectors (encoding directional information), although it is difficult to test this theory under natural conditions. From a cognitive point of view, the snapshot model appears both rigid and demanding, and does not seem the most appropriate to explain the orientation behaviour of insects following routes in complex habitats, such as our model species *G. destructor*.

Our investigations of *G. destructor*'s orientation strategies consisted in maze learning experiments and studies of route following in an arena, all performed under controlled laboratory conditions. As inferred from its over-developed visual system, *G. destructor* was able to discriminate several visual landmarks and to associate them procedural information to walk efficiently through a maze during its homing runs. This ant could also learn various series of motor commands in unmarked mazes. Trajectometric analyses in an arena context showed variable trajectories *en route* to the goal, suggesting the paths were guided by a motor routine not requiring visual identification of beacons. Such a lighter strategy could let *Gigantiops* ants ignore partly the visual complexity of its environment and provide a substantial adaptive advantage.

AUTEUR : David MACQUART

TITRE : Cognition spatiale chez la fourmi *Gigantiops destructor* (Hymenoptera, Formicidae) : étude expérimentale du suivi de route.

DIRECTEUR DE THESE : Guy BEUGNON

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : 30 septembre 2008, Université Paul Sabatier, Toulouse III

RESUME

Les fourmis néotropicales *Gigantiops destructor* fourragent individuellement en lisière de forêt, suivant des routes familières à point de départ visuel. On admet généralement que chez les hyménoptères ces routes sont représentées sous la forme d'une série de *snapshots* (images mémorisées de repères visuels) liés par des vecteurs locaux (informations directionnelles), bien qu'il soit difficile de vérifier expérimentalement cette théorie en conditions naturelles. De par son coût cognitif présumé et sa rigidité, le modèle du *snapshot* paraît donc mal adapté pour rendre compte des comportements d'orientation d'insectes se déplaçant dans des milieux topologiquement complexes.

Nous avons étudié les stratégies d'orientation de *Gigantiops* en laboratoire. Comme le laissait présager l'extrême développement de son système visuel, *G. destructor* est capable de différencier plusieurs repères visuels et de leur associer des informations procédurales afin de négocier des labyrinthes lors du retour au nid. Cette fourmi peut aussi négocier des labyrinthes non marqués visuellement en apprenant des séries d'instructions motrices. Le suivi trajectométrique des ouvrières se déplaçant librement en arène indique une variabilité des trajectoires au niveau des repères rencontrés en route, ce qui suggère l'intervention d'une routine motrice indépendante de l'identification de ces repères. Cette stratégie économe en ressources cognitives pourrait permettre à *G. destructor* de s'affranchir partiellement de la complexité visuelle de l'environnement, à l'exception des repères utilisés au départ du nid et à l'arrivée sur le site alimentaire, ce qui pourrait constituer un avantage adaptatif non négligeable.

MOTS-CLEFS : *Gigantiops destructor*, fourmis, cognition spatiale, navigation, suivi de route, apprentissage visuel, apprentissage moteur, labyrinthe.

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Neurosciences – Ethologie cognitive

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE : Centre de Recherches sur la Cognition Animale – U.F.R. S.V.T., bâtiment 4R3, Université Paul Sabatier – Toulouse 3, 31062 Toulouse cedex 09.