

**SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE INDIVIDUELLE
ET APPRENTISSAGE SPATIO-TEMPOREL
CHEZ LA FOURMI NÉOTROPICALE
ECTATOMMA RUIDUM ROGER (HYMENOPTERA, PONERINAE)**

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & PASTERGUE I.

*Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664),
Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse (France)*

Résumé: Chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger, les ouvrières du service extérieur se répartissent en deux sous-castes: les récolteuses de miel et les prédatrices. En conditions de laboratoire, un dispositif muni de trois sites à miel et d'un site à grillons permet de mettre en évidence une très forte fidélité au site de la part des fourrageuses selon leur spécialisation alimentaire. De plus les récolteuses de miel se spécialisent sur un site précis, en utilisant les repères visuels placés au dessus de l'entrée de ces sites. Nous avons également pu mettre en évidence la familiarisation progressive des fourrageuses à ce dispositif en suivant l'évolution des directions prises par les individus aux jours 5, 10, 20 et 40. Les récolteuses de miel s'orientent de plus en plus précisément vers les sites à miel, en utilisant les repères visuels. Par ailleurs, si l'on renforce chacun de ces sites avec du miel, pendant trois périodes d'une heure, à des moments différents de la journée, les récolteuses de miel se montrent capables de réaliser un apprentissage spatio-temporel de ces trois rendez-vous, c'est-à-dire d'associer trois endroits différents respectivement à trois heures différentes.

Mots-clés: *Spécialisation alimentaire, apprentissage spatial, apprentissage spatio-temporel, repères visuels, ponérines.*

Abstract: Individual food specialization and time-place learning in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae)

In the neotropical ant, *Ectatomma ruidum* Roger, workers of the external service can be divided into two subcastes: workers collecting honey and predators. In laboratory conditions, we have shown a high spatial fidelity of the workers according to their food specialization, either on three honey sites or on a cricket site. Workers specialized on honey use visual cues located above the entry of the food site to specialize on a given honey site among a total of three sites. We were able to study the progressive familiarization of the foragers within the experimental device by examining the directions taken by each individual, after 5, 10, 20 and 40 days of observation. Workers foraging on honey show a more accurate visual orientation day after day toward the food site. When each of the three honey sites is reinforced during a one hour period, each site at a different time of the day, it was shown that individual ants can display a true time-place learning. Workers can associate three different sites with three corresponding different periods of time.

Key words: *Food specialization, spatial learning, time-place learning, visual cues, ponerine ants.*

INTRODUCTION

La gestion de l'espace et du temps dans la recherche de nourriture conditionne la survie des espèces animales dans leur environnement particulier (BIEBACH et coll., 1989). Aussi avons nous voulu étudier chez un Insecte, la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, la capacité à réaliser une telle gestion, et ceci à trois niveaux: la spécialisation alimentaire, l'apprentissage spatial et l'apprentissage spatio-temporel.

MATERIEL ET METHODE

Ectatomma ruidum Roger est une espèce terricole qui se rencontre en zone néotropicale aussi bien dans des plantations de café-cacao qu'en savane ou en forêt humide (KÜGLER & BROWN, 1982), où elle joue un rôle écologique important (WEBER, 1946; LACHAUD et coll., 1990) en chassant ses proies au sol, sur des aires individuelles (LACHAUD et coll., 1984). Son régime alimentaire est complété par des substances sucrées d'origine animale (excrétions d'homoptères) ou végétale (nectaires extrafloraux) (WEBER, 1946; LACHAUD, 1990).

Nos expériences ont été réalisées sur trois colonies dont nous avons repéré individuellement toutes les fourrageuses par un code de marques de peinture placées sur le thorax et sur l'abdomen. Ces trois colonies sont élevées dans des nids en plâtre, reliés au monde extérieur par des tubes en plastique opaque. Ce monde extérieur est constitué d'une part d'un site à grillons et d'autre part d'une arène entourée d'un cylindre dont la base est graduée de 0° à 360°. Trois ouvertures, indiquées par trois repères différents (+, ● et ▲) disposés à 0°, 120° et 240° par rapport à l'entrée centrale, conduisent à trois sites à miel. Ces trois ensembles "nid-monde extérieur" sont maintenus à une température et une hygrométrie constantes (respectivement de 25°C et 100% d'humidité) sous une photopériode de 12L/12D. Le dispositif et le marquage individuel des fourrageuses nous permettent donc d'identifier chaque individu sortant et de connaître son lieu de fourrageage ainsi que le moment et la durée de sa sortie.

RESULTATS

Spécialisation alimentaire

Après une période de familiarisation à ce nouvel environnement (où nous nous assurons que tous les individus visitent au moins une fois tous les sites de nourrissage du dispositif), nous avons pu mettre en évidence une différenciation des ouvrières en deux sous-castes fonctionnelles: l'une spécialisée dans la prédation des grillons, l'autre dans la récolte du miel (SCHATZ, 1992). Cette spécialisation est très forte puisque, sur une période totale de 40 jours, les prédatrices ont réalisé 166 visites au site à grillons sur 169 sorties, et que les récolteuses de miel ont réalisé leurs 504 sorties dans un site à miel. Pour ces récolteuses, il existe une seconde spécialisation qui ne s'opère plus sur la nature de l'aliment, mais sur sa localisation, engendrant donc des spécialistes du site associé à chacun des trois types de repères visuels (+, ● et ▲) indiquant l'entrée d'un site à miel.

Un groupe d'"intermédiaires" rassemble des ouvrières qui ne sont fidèles ni à un repère visuel, ni même à la nature de l'aliment et qui correspondent vraisemblablement à des individus en cours de spécialisation. Il existe également des "spécialistes" de l'arène, qui regroupent d'une part des individus "nettoyeurs" (portant des cadavres ou des débris à l'extérieur du nid), d'autre part des individus effectuant de l'exploration dans l'arène et du "patrolling".

Apprentissage spatial

Au jour zéro, nous plaçons les trois colonies dans les dispositifs, puis nous relevons les directions prises par les fourrageuses aux jours 5, 10, 20 et 40.

Ce n'est qu'à partir de J 10, et plus nettement encore de J 20, qu'apparaissent de façon très significative ($P < 0.0001$) trois directions préférentielles, correspondant aux directions des trois sites à miel. A J 5, les fourrageuses présentent des trajets avec des directions très variées et dont la durée est très souvent supérieure à 40 secondes, indiquant que les activités exploratoires liées au caractère de nouveauté du milieu sont encore très fortes. A J 40, par contre, les récolteuses de miel ont toutes des trajets précisément orientés vers les sites à miel et dont la durée n'excède jamais 20 secondes, alors que les spécialistes de l'arène ont toujours des trajets avec des directions variées et dont la durée reste supérieure à 40 secondes. Les fourrageuses d'*E. ruidum* se familiarisent donc rapidement à leur nouvel environnement, notamment les récolteuses de miel qui associent un repère visuel à un site à miel auquel elles restent fidèles.

Apprentissage spatio-temporel

Ayant pu mettre en évidence la capacité des ouvrières d'*E. ruidum* à réaliser un apprentissage spatial (voir plus haut) et un apprentissage temporel (SCHATZ et coll., 1993), nous avons voulu tester leur aptitude à réaliser un apprentissage de type spatio-temporel.

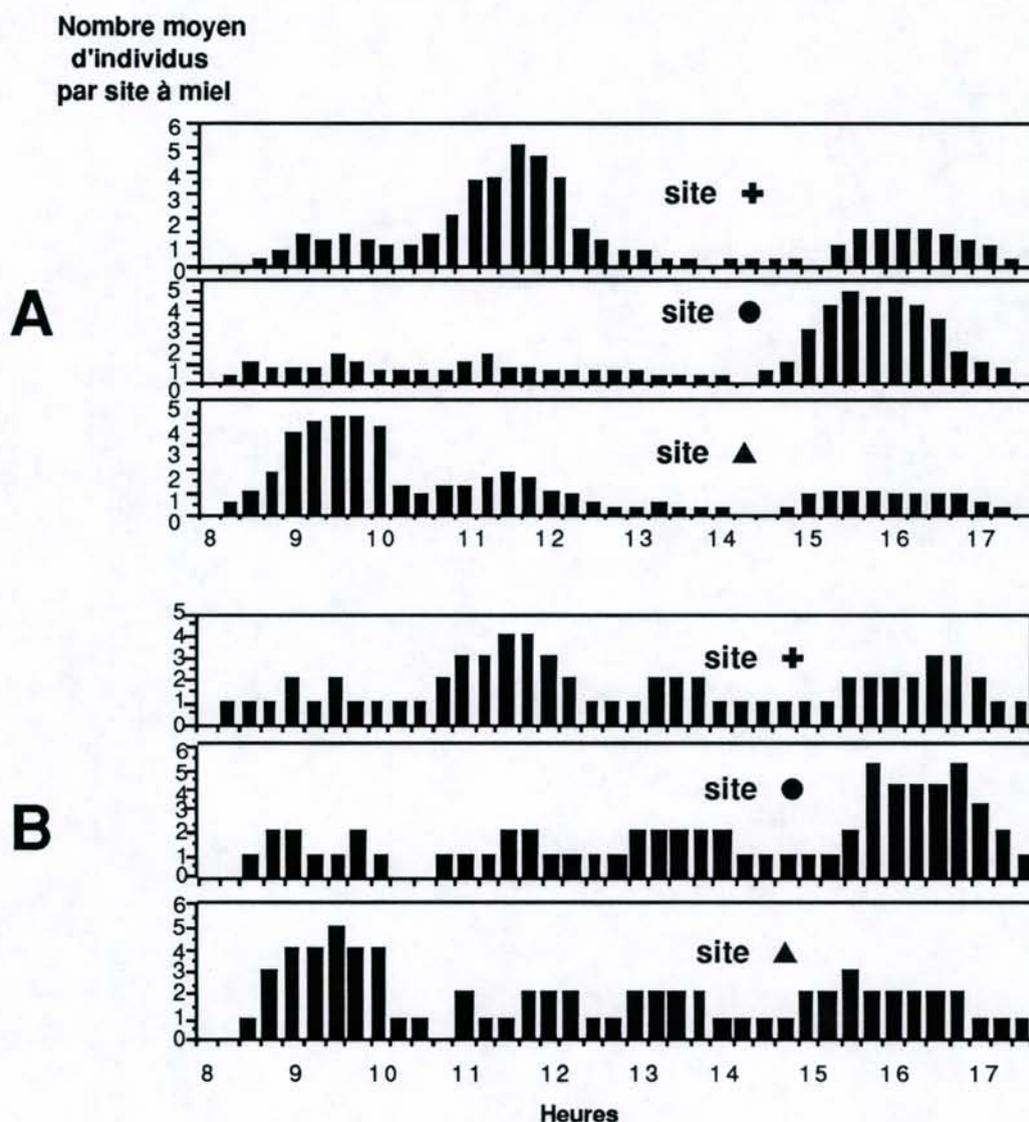


Figure 1. *Apprentissage spatio-temporel. Fréquentations journalières des trois sites à miel avec (A) ou sans (B) renforcement alimentaire.*
Time-place learning. Daily frequentation of the three honey sites with (A) or without (B) food reinforcement.

Cet apprentissage a consisté, sur une durée de 14 jours, à renforcer les trois sites à miel successivement à trois moments différents de la journée, à chaque fois pendant une heure. Les heures de renforcement alimentaire correspondent aux pics d'activité présentés normalement par cette espèce (SCHATZ et coll., 1993): de 9h00 à 10h00 (renforcement du site ▲), de 11h00 à 12h00 (renforcement du site +), et de 15h30 à 16h30 (renforcement du site ●). Ensuite, nous avons suivi chaque individu dans ses déplacements, afin de tester s'il réalisait effectivement ces trois rendez-vous.

Les résultats présentés ici (Fig. 1A), portant sur un seul des trois nids, indiquent que les ouvrières d'*Ectatomma ruidum* maîtrisent la tâche spatio-temporelle et ceci à l'échelle individuelle. Ces données sont identiques pour les trois nids (SCHATZ, 1992). La distinction entre les deux sous-castes récolteuses de miel et prédatrices est toujours très forte puisqu'elle s'est vérifiée dans la totalité des 661 cas observés. De plus, nous avons montré que les récolteuses de miel, qui sont fidèles à leurs repères visuels durant les périodes de non-renforcement, ne le sont plus pendant les périodes de renforcement en concentrant leur activité sur le site à miel renforcé.

Si l'on considère la fréquentation des sites à miel obtenue en l'absence de renforcement (Fig. 1B) on peut noter que, même dans ces conditions, les individus réalisent la tâche spatio-temporelle de façon tout à fait significative. Les ouvrières sont donc capables d'estimer une durée de une heure, puisque les fréquentations sont importantes pendant toute la période de renforcement potentielle. De plus, en comparant ces fréquentations avec celles obtenues lorsqu'il y a renforcement, nous constatons qu'à partir de 12h30 et jusqu'à la fin de l'observation, les fréquentations obtenues sans renforcement sont significativement supérieures à celles obtenues avec renforcement. L'analyse des temps de sortie, après 12h30, nous permet d'affirmer que le temps individuel de sortie est augmenté durant le test sans renforcement. En d'autres termes, les individus se maintiennent sur les sites à miel, et semblent donc attendre le renforcement.

DISCUSSION

Dans ce dispositif, les ouvrières fourrageuses d'*Ectatomma ruidum* se répartissent en deux sous-castes: les prédatrices et les récolteuses de miel. Nos résultats mettent clairement en évidence que les récolteuses de miel sont capables de réaliser: d'une part un apprentissage spatial qu'elles effectuent avec ou sans renforcement grâce à l'utilisation de repères visuels (cette étude), d'autre part un apprentissage temporel (SCHATZ et coll., 1993). Elles sont aussi capables de montrer un véritable apprentissage associatif de type spatio-temporel car elles associent trois endroits différents respectivement à trois moments précis de la journée, et ceci de façon individuelle, en faisant intervenir une mémoire constante de type spatio-temporel. Cet exemple constitue le premier cas de ce type d'apprentissage chez un invertébré.

Nous pouvons ainsi définir l'orientation d'ordre spatio-temporel comme l'ensemble des activités sensori-motrices permettant à l'animal de se positionner activement dans le "couple" espace-temps afin de réagir aux variations de l'environnement, voire de les anticiper. L'importance d'un tel type d'orientation, chez *E. ruidum*, prend toute sa dimension lorsqu'il s'agit d'exploiter les nectaires extra-floraux de plantes localisées en divers points et dont les sécrétions présentent une certaine rythmicité (PASSERA et coll., en prép.).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des financements émanants du M.R.E. "Sciences de la Cognition", du programme Cognosciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT et du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

REFERENCES

- BIEBACH H., GORDIJN M. & KREBS J.R., 1989. Time-place learning by garden warblers, *Sylvia borin*. *Anim. Behav.*, **37**, 353-360.
- KÜGLER C. & BROWN W.L. Jr., 1982. Revisionary and others studies on the ant genus *Ectatomma*, including descriptions of two new species. *Search: Agriculture, Ithaca, New York*, n° **24**, 1-8.
- LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, **78**, 241-256.
- LACHAUD J.-P., FRESNEAU D. & GARCIA-PEREZ J., 1984. Etudes des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Ponerinae). *Folia Entomol. Mex.*, **61**, 159-177.
- LACHAUD J.-P., VALENZUELA J., CORBARA B. & DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.
- PASSERA L., LACHAUD J.-P. & GOMEL L., en préparation. Individual differences in foraging activities of the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicinae).
- SCHATZ B., 1992. Contribution à l'étude de la gestion spatiale et temporelle dans l'exploitation des ressources alimentaires chez une fourmi: *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). Mémoire de DEA, 68 pp.
- SCHATZ B., LACHAUD J.-P. & BEUGNON G., 1993. Apprentissage temporel chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, 9-15.
- WEBER N.A., 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *Ectatomma ruidum* Roger. *Proc. Entomol. Soc. Washington*, **48**, 1-16.