

APPRENTISSAGE TEMPOREL CHEZ LA PONÉRINE NÉOTROPICALE: *Ectatomma ruidum* ROGER

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

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

Résumé: La perception temporelle est un sujet relativement peu étudié chez les insectes alors que le temps est une composante inhérente au comportement, au même titre que l'espace. Cette perception temporelle apparaît de façon évidente chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger, dont les ouvrières du service extérieur se répartissent en deux sous-castes: les récolteuses de miel et les prédatrices. En conditions naturelles, ces deux groupes possèdent un rythme d'activité diurne et triphasique, que l'on a retrouvé en conditions de laboratoire à partir de l'étude de trois nids différents de cette espèce. Si l'on renforce, sur une durée de 12 jours et à raison d'une heure par jour, un des trois pics d'activité, les récolteuses réalisent un apprentissage de la période renforcée. Au cours de cette période, la fréquentation du site est très importante. Cet apprentissage temporel, manifesté par les récolteuses de miel, met de plus en évidence l'existence de rythmes différents au sein d'une même colonie en fonction de la spécialisation fonctionnelle puisque, dans ces conditions, les prédatrices ne modifient pas, elles, leur rythme d'activité. Cette maîtrise temporelle apparaît devoir jouer un rôle important dans les conditions naturelles de vie de cette espèce pour laquelle l'apport en substances sucrées provient essentiellement des nectaires extrafloraux de diverses plantes dont la sécrétion est ponctuelle dans le temps.

Mots-clés: Fourmis, spécialisation alimentaire, rythmes d'activité, apprentissage temporel.

Abstract: Temporal learning in the neotropical ponerine ant: *Ectatomma ruidum* Roger.

Time perception in insects is not so well documented when, surprisingly, time information is a main component of behavior, at least as important as spatial information appears to be. We have shown that time perception is very clear in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. In this species, workers of the external service can be divided in two subcastes: foragers collecting honey and predators. In natural conditions, these two groups show a daily triphasic rhythm of activity that we also found in laboratory conditions with three different colonies. By reinforcing with honey only one of the three peaks of activity, during one hour per day on a twelve days period, we have shown that foragers can learn to discriminate this particular hour of the day. Time learning by honey foragers also allows to demonstrate that different rhythms of activity can occur within the same given colony. This is the case for predators workers which do not modify their own rhythm of foraging activity. Mastering of time information by individual ants is surely of great adaptative value in natural conditions because sugar food sources are mainly provided in the field by extra-floral nectars excreted at some peculiar moments of the day.

Key words: Ants, food specialization, activity rhythms, temporal learning.

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont montré, chez les insectes sociaux (KOLTERMANN, 1974; FRISCH & ASCHOFF, 1987; HARRISON & BREED, 1987), que la composante temporelle est un élément important de l'exploitation des ressources alimentaires. C'est ainsi que chez diverses espèces, la maîtrise de cette composante temporelle permet, par exemple, l'exploitation

de sources sucrées comme le nectar des fleurs chez les abeilles ou les sécrétions de nectaires extra-floraux chez certaines fourmis, et ceci à des moments précis de la journée. C'est notamment le cas pour la ponérine néotropicale, *Ectatomma ruidum*, qui, à la Guadeloupe, récolte les sécrétions produites à heures fixes par les nectaires de l'orchidée *Spathoglottis plicata* (JAFFE et coll., 1989) et qui est capable d'ajuster son rythme d'activité à celui de la production de nectar (PASSERA et coll., en prép.).

C'est ainsi que, dans le cadre d'une étude plus vaste visant à analyser les capacités cognitives de diverses espèces de fourmis (PASTERGUE et coll., 1992, 1993; SCHATZ et coll., 1993), nous avons choisi cette espèce, *E. ruidum*, dont la biologie et le comportement commencent à être bien connus (LACHAUD, 1990; CORBARA, 1991), afin d'étudier en conditions contrôlées de laboratoire sa capacité à intégrer la dimension temporelle dans l'exploitation de son environnement.

Pour cela nous nous sommes intéressés, dans un premier temps, au rythme journalier d'activité manifesté par les fourrageuses de *Ectatomma ruidum* en conditions de laboratoire, puis, dans un second temps, nous avons tenté de leur faire réaliser un apprentissage temporel durant les phases de pics d'activité.

MATERIEL ET METHODES

Nos observations ont été réalisées en laboratoire sur trois colonies d'effectifs différents (colonie A: 61 individus, colonie B: 21 individus et colonie C: 108 individus) issues de trois fondatrices nées au laboratoire et maintenues en élevage dans des nids en plâtre de type Janet. A la suite d'observations préliminaires, tous les individus ayant participé à des tâches à l'extérieur du nid (respectivement : 26, 10 et 39 individus), ont été marqués individuellement à l'aide d'un code de marques de peinture déposées sur le thorax et l'abdomen.

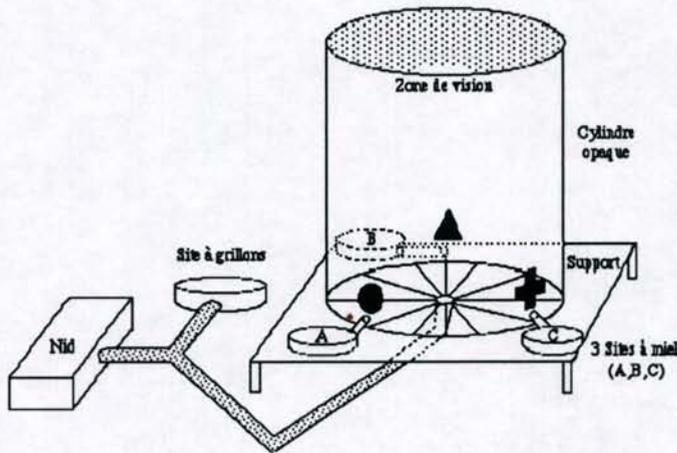


Figure 1. Dispositif expérimental
Experimental device

Le dispositif expérimental, utilisé pour l'ensemble de nos observations, se présente de la façon suivante (Fig. 1):

- Chaque nid est relié par un tube en plastique à un site à grillons consistant en une boîte où sont déposées régulièrement des proies.
- Plus loin, ce tube débouche au centre d'une arène circulaire, de 29 cm de diamètre, entourée d'un cylindre de plexiglass opaque.
- A la base de ce cylindre de plexiglass, trois ouvertures, percées à 120° les unes des autres et repérées par une figure géométrique différente (●, ▲ et ◻), débouchent sur des tubes en plastique reliés à une boîte où est déposé du miel. Les trois boîtes constituent les sites à miel.

Ces trois dispositifs sont maintenus à une température de 25°C dans une pièce où l'humidité relative est proche de 100%. La photopériode est de 12L/12D.

Chez *E. ruidum*, le rythme d'activité est relativement différent selon les auteurs (MCCLUSKEY, 1987; PRATT, 1989; LACHAUD, 1990), mais reste en général essentiellement diurne. Une faible activité nocturne a cependant déjà été signalée sur des populations de Panama (PRATT, 1989) et du Mexique (LACHAUD, 1990) et nous avons donc voulu vérifier s'il en était de même pour nos colonies au laboratoire.

Des observations préliminaires nous ont ainsi permis de constater: d'une part que cette activité nocturne était assez irrégulière et de toute façon extrêmement faible, et d'autre part qu'entre 18h00 et 08h00, l'activité générale se situait à un niveau très bas, proche de zéro. Toutes nos observations ont donc été réalisées entre

08H00 et 17h30, à raison d'un enregistrement tous les quarts d'heure. Afin de ne pas perturber l'activité des fourmis pendant les enregistrements, le réapprovisionnement du site à grillons et des sites à miel a été réalisé toujours après 17h30, donc après la fin des observations.

Les relevés d'activité sur chacune des trois zones principales (c'est-à-dire: le site à grillons, les sites à miel et l'arène) consistent à noter le nombre d'individus présents dans ces zones. Le choix de ces trois zones s'explique par le fait que d'autres expériences (SCHATZ, 1992; SCHATZ et coll., 1993) ont montré que chez *E. ruidum*, les fourrageuses se répartissent en trois sous-castes fonctionnelles spécialisées dans des tâches différentes: les prédatrices de grillons, les récolteuses de miel et les "patrouilleuses". Or, chacune de ces trois sous-castes fonctionnelles est très fortement fidélisée à la zone qui lui correspond.

RESULTATS ET DISCUSSION

Rythme d'activité

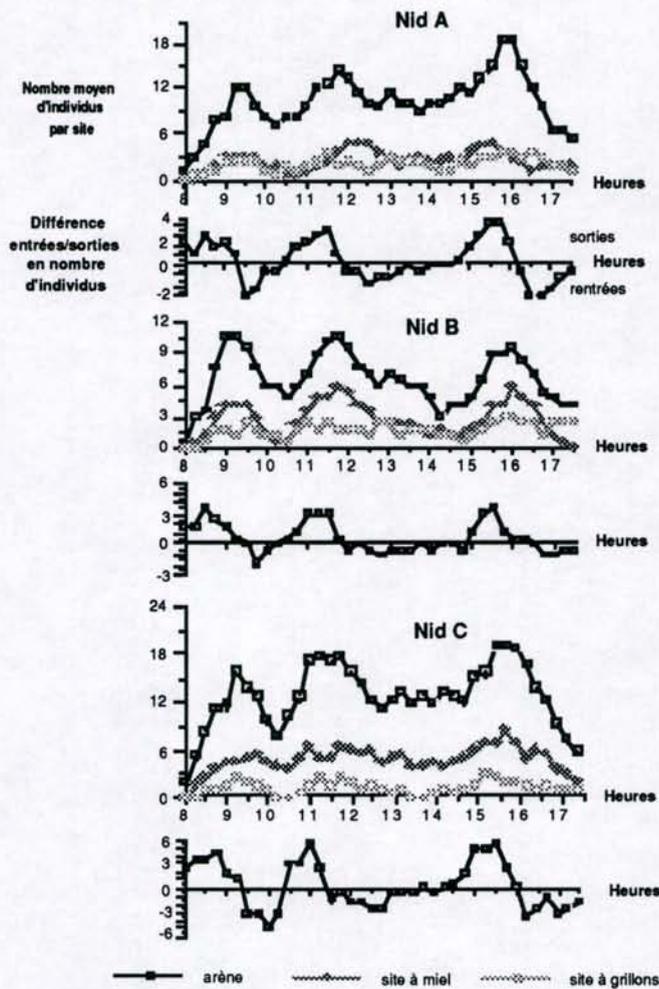


Figure 2. Rythme d'activité des trois sous-castes fonctionnelles dans les trois nids d'*E. ruidum* étudiés. Rhythm of activity for the three functional sub-castes in the three studied nests of *E. ruidum*.

Les observations ont été réalisées sur 4 jours et les résultats présentés (Fig. 2) correspondent aux moyennes obtenues, quart d'heure par quart d'heure, sur l'ensemble de la période d'observation.

Malgré une différence de niveau global d'activité entre les trois colonies, apparemment corrélée positivement à la taille de ces dernières puisque l'activité générale de C est supérieure à celle de A, elle-même supérieure à celle de B, on constate que chacune de ces trois colonies présentent trois pics d'activité aux mêmes heures: de 09H00 à 10h00, de 11h00 à 12h00 et de 15h30 à 16h30.

Ce rythme d'activité triphasique est tout à fait similaire à celui qui a été observé au Mexique (LACHAUD, 1990), en biotope naturel, sur des colonies d'*Ectatomma ruidum* appartenant à la même population, ainsi que sur des populations vivant à la Guadeloupe (PASSERA et coll., en prép.). Compte tenu du fait que ces colonies proviennent de fondations réalisées au laboratoire à partir de fondatrices obtenues expérimentalement en laboratoire et qui n'ont donc jamais

été en contact avec le biotope d'origine, la persistance de ce rythme triphasique est tout à fait remarquable.

Si l'on considère la courbe représentant l'évolution de la différence des entrées par rapport aux sorties (Fig. 2), on retrouve les trois pics d'activité générale, le début de chaque pic se traduisant très logiquement par une majorité de sorties, et la fin d'un pic par une majorité d'entrées. Mais on peut surtout se rendre compte que les changements de direction de pente de la courbe interviennent avec un intervalle variant de 45 à 60 minutes au maximum, ce qui indique que la durée d'une sortie dans l'aire de fourragement est inférieure à une heure. Ce résultat confirme ainsi les données déjà rapportées pour *E. ruidum* en milieu naturel (LACHAUD, 1990).

Si l'on regarde plus en détail l'évolution de l'activité générale, on peut noter que les trois pics journaliers se retrouvent de façon identique dans les trois colonies, quelle que soit la zone considérée, autrement dit quelle que soit la sous-caste fonctionnelle considérée, même si cela apparaît moins nettement pour le groupe des prédatrices dont l'effectif est très faible dans nos colonies. Ce point est intéressant dans la mesure où il met en évidence que la taille de la colonie n'a pas d'effet sur le rythme d'activité des trois sous-castes fonctionnelles impliquées dans les tâches à l'extérieur du nid, alors qu'on a pu montrer par ailleurs qu'elle en avait sur la taille globale des effectifs constituant ces sous-castes fonctionnelles (SCHATZ, 1992).

Par contre, si l'on considère le taux de participation de chaque sous-caste fonctionnelle à l'activité générale, c'est-à-dire en exprimant leur activité sous forme de pourcentages par rapport à l'activité générale de chaque colonie (Fig. 3), on peut noter que pour la colonie de plus faible effectif (la colonie B qui renferme 21 individus), les récolteuses de miel et les prédatrices prennent une part plus importante dans l'activité générale de la société que dans le cas de la colonie la plus grosse (c'est-à-dire la colonie C qui contient 108 individus). Les valeurs obtenues pour la colonie A, dont l'effectif de 61 individus se situe entre les deux autres colonies, sont, elles, intermédiaires.

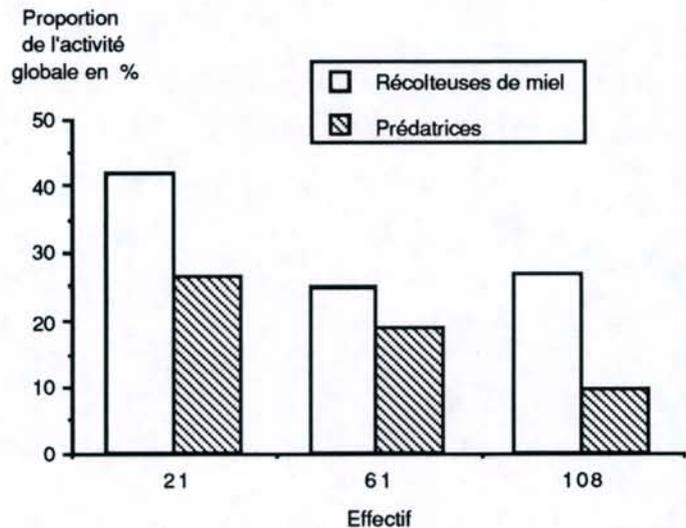


Figure 3. Taux de participation de chaque sous-caste fonctionnelle à l'activité générale de la colonie. Colonie B: 21 individus; colonie A: 61 individus; colonie C: 108 individus. Rate of participation relative to the global colony activity of each functional sub-caste. Colonie B: 21 individus; colonie A: 61 individus; colonie C: 108 individus.

Apprentissage temporel

Une fois bien établie la persistance, en laboratoire, de ce rythme triphasique d'activité journalière, caractéristique de la population d'*E. ruidum* étudiée, nous avons voulu tester la capacité des fourrageuses à réaliser un apprentissage temporel durant les pics d'activité mis en évidence.

La phase d'apprentissage temporel dure 14 jours. Elle consiste à alimenter les trois sites à miel pendant 60 minutes, à une heure de la journée différente pour chaque nid et correspondant à l'un des trois pics d'activité habituels: de 15h30 à 16h30 pour le nid A, de 09h00 à

10h00 pour le nid B et de 11h00 à 12h00 pour le nid C. Afin de perturber au minimum les autres paramètres pouvant être impliqués dans la prise de repères temporels par les ouvrières, le site à grillons continue à n'être réapprovisionné qu'après 17h30.

Le test consiste à enregistrer, quart d'heure par quart d'heure, l'activité manifestée dans le site à grillons, les sites à miel et l'arène, au cours des deux derniers jours d'apprentissage, le miel continuant à n'être fourni qu'une seule fois par jour durant 60 minutes, à l'heure correspondant au pic d'activité utilisé pendant toute la phase d'apprentissage.

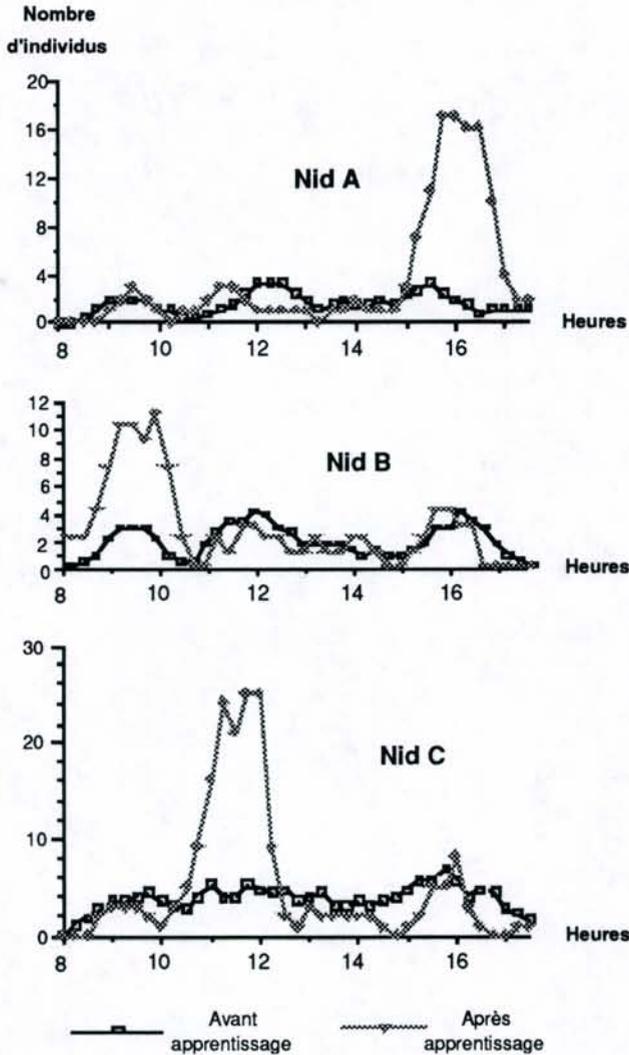


Figure 4. Apprentissage temporel: Comparaison des fréquentations moyennes des sites à miel avant et après apprentissage.
 Temporal learning: Comparison of the mean frequentations in the honey sites, before and after learning.

L'analyse a porté sur la comparaison entre: d'une part la fréquentation moyenne des sites à miel en conditions normales, c'est-à-dire avant apprentissage quand la nourriture est disponible en permanence (chaque point correspond dans ce cas à la moyenne des valeurs sur 4 jours d'enregistrement); d'autre part la fréquentation moyenne de ces sites à miel en conditions d'apprentissage (ici, chaque point correspond à la moyenne des valeurs obtenues sur 2 jours d'enregistrement).

Ces fréquentations moyennes sont comparées à l'aide du test du χ^2 , mais en séparant les périodes de non-renforcement de celles renforcées, entourées d'un délai de sécurité de 30 minutes. Nous obtenons ainsi les résultats suivants :

- Pour la colonie A: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 15h00 à 17h00 et aucune différence significative pour le reste du temps.
- Pour la colonie B: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 08h30 à 10h30 et aucune différence significative pour le reste du temps.
- Pour la colonie C: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 10h30 à 12h30 et aucune différence significative pour le reste du temps.

On peut donc en conclure, sans aucune ambiguïté, que les récolteuses de miel d'*E. ruidum* ont bien réalisé un apprentissage temporel de la période de nourrissage et qu'elles maîtrisent parfaitement la composante temporelle de cette tâche.

En comparant plus finement, c'est-à-dire cette fois quart d'heure par quart d'heure, la fréquentation des sites à miel en conditions normales et en conditions d'apprentissage tempo-

rel, un test du χ^2 nous indique que, pour chaque colonie, il existe une différence significative à $P < 0.05$ une demi-heure avant la période de renforcement, à $P < 0.02$ un quart d'heure avant, et à $P < 0.001$ juste au début de la période où le miel va seulement être donné. Par contre, aucune différence significative n'est décelée trois quarts d'heure avant le renforcement. Les récolteuses de miel se montrent donc capables d'anticiper l'heure du renforcement en augmentant de façon significative le nombre de visites au site à miel au moins une demi-heure avant la période de renforcement.

Deux autres points, mis en évidence au cours de ces expériences, paraissent également importants à signaler à propos de cet apprentissage temporel. Le premier concerne le fait qu'en dehors de la période de renforcement, l'analyse par un test du χ^2 de la distribution des valeurs d'activité dans les sites à miel, cumulées pour les trois colonies, indique que cette distribution n'est pas aléatoire. Autrement dit, bien que l'apprentissage temporel porte sur un seul des trois pics d'activité initiaux, les deux autres pics persistent malgré l'absence de miel à ces moments là, et ceci de façon très significative à $P < 0.001$ pour l'activité générale de la colonie et tout de même à $P < 0.02$ pour les récolteuses de miel. Comme on l'avait déjà noté précédemment, le rythme triphasique apparaît comme profondément ancré dans ces colonies d'*E. ruidum* et pourrait résulter d'une sélection naturelle de type darwinien, à l'échelle de la population, pour répondre aux disponibilités rythmées de leurs ressources alimentaires et aux conditions environnementales particulières de leur biotope.

Le second point concerne le fait qu'un test du χ^2 , réalisé pour comparer le rythme d'activité des prédatrices de grillons en conditions normales et en conditions d'apprentissage temporel, ne montre aucune différence significative. Ceci tendrait à prouver que les rythmes d'activité des prédatrices de grillons et des récolteuses de miel sont totalement dissociés. Bien sûr, le renforcement utilisé s'effectuant avec du miel, il paraît logique, compte tenu de la très grande fidélité de chaque sous-caste fonctionnelle à son site de fourragement, que les prédatrices de grillons n'aient pas été concernées par des modifications expérimentales portant sur la disponibilité en aliment sucré. Une telle désynchronisation des rythmes d'activité entre récolteuses de substances sucrées et prédatrices n'est d'ailleurs pas unique puisqu'elle a déjà été démontrée par HARKNESS & HARKNESS (1991) chez *Cataglyphis bicolor*, selon le biotope considéré.

CONCLUSION

L'aptitude des ouvrières d'*E. ruidum* à utiliser la dimension temporelle de leur environnement, telle que nous avons pu la mettre en évidence dans cette étude, est un indice supplémentaire de la grande plasticité comportementale manifestée par cette espèce en fonction des caractéristiques particulières (parfois même simplement momentanées) du milieu. Parallèlement à sa capacité à modifier sa stratégie d'approvisionnement en fonction de la taille de la source de nourriture et de sa distance par rapport au nid (LACHAUD et coll., 1990), cette espèce se montre ainsi également capable d'adapter son rythme d'activité de fourragement en fonction du temps de disponibilité de ses sources de nourriture, et ceci relativement rapidement puisqu'ici l'apprentissage temporel est parfaitement maîtrisé dès le 12^{ème} jour.

Cet apprentissage fait appel à une mémoire constante du même type que la mémoire constante spatiale rencontrée chez d'autres insectes (BEUGNON, 1986; CAMPAN & BEUGNON, 1989) et que l'on a également pu mettre en évidence chez cette espèce (SCHATZ et coll., 1993). En effectuant ainsi des opérations cognitives sur la donnée temporelle, les ouvrières d'*E. ruidum* prouvent qu'elles ont une véritable représentation du temps selon la définition donnée par GALLISTEL (1990) à ce concept.

REMERCIEMENTS

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

REFERENCES

- BEUGNON G., 1986. Spatial orientation memories. In: *Orientation in Space* (G. Beugnon, Ed.), pp. 9-19, Privat: IEC, Toulouse.
- CAMPAN R. & BEUGNON G., 1989. Spatial memories and cognition in insects. *Etología*, **1**, 63-86.
- CORBARA B., 1991. L'organisation sociale et sa genèse chez *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse Univ. Paris-Nord*, 150 p.
- FRISCH B. & ASCHOFF J., 1987. Circadian rhythms in honeybees: entrainment by feeding cycles. *Physiol. Entomol.*, **12**, 41-49.
- GALLISTEL C.R., 1990. Representations in animal cognition: an introduction. *Cognition*, **37**, 1-22.
- HARKNESS M.L.R. & HARKNESS R.D., 1991. An odd activity of an ant (*Cataglyphis bicolor*); "visiting". *Insectes Sociaux*, **38**, 45-49.
- HARRISON J.M. & BREED, M.D., 1987. Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Physiol. Entomol.*, **12**, 317-320.
- JAFFE K., PAVIS C., VANSUYT G. & KEMARREC A., 1989. Ants visit extrafloral nectaries of the orchid *Spathoglottis plicata* Blume. *Biotropica*, **21**, 278-279.
- KOLTERMANN R., 1974. 24-Std-periodik in der langzeiterinnerung an duft- und farbsignale bei der honigbiene. *Z. Vergl. Physiol.*, **75**, 49-68.
- 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., VALENZUELA J., CORBARA B. & DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.
- McCLUSKEY E.S., 1987. Circadian rythm in the tropical ant *Ectatomma* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **94**, 245-251.
- PASSERA L., LACHAUD J.-P. & GOMEL L., en préparation. Individual differences in foraging activities of the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicinae).
- PASTERGUE I., BEUGNON G. & LACHAUD J.-P., 1992. Visual spatial learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), pp. 227-231, Leuven University Press, Leuven.
- PASTERGUE I., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & SCHATZ B., 1993. Mémoire visuelle et représentation spatiale lors du retour au nid chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, sous presse.
- PRATT S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.
- 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*, Toulouse, 68 pp.
- SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & PASTERGUE I., 1993. Spécialisation alimentaire individuelle et apprentissage spatio-temporel chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, 17-20.