

UTILISATION DU VECTEUR D'INTÉGRATION DU TRAJET DANS L'APPRENTISSAGE DE ROUTE CHEZ UNE FOURMI

Bertrand SCHATZ^{1,2}, Stéphane CHAMERON^{1,2},
Guy BEUGNON¹ & Thomas S. COLLETT²

1) LEPA, FRE-CNRS 2041, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex, France

2) School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9RH, U.K.

Résumé : Les fourmis du genre *Cataglyphis* apprennent des routes familières pour se déplacer entre un site alimentaire et leur nid. Chez certaines espèces, ces routes peuvent être de plusieurs centaines de mètres et impliquent l'acquisition d'une séquence motrice et de vues du paysage environnant. Il est fondamental que cet apprentissage se fasse rapidement, notamment du fait de la faible espérance de vie des ouvrières en milieu naturel. Nous avons analysé ici la possibilité d'une utilisation du vecteur d'intégration de trajet par les fourmis pour accélérer l'apprentissage d'une séquence de scènes visuelles, par la sélection dans l'environnement complexe des seules scènes efficaces pour le retour au nid. À chacune de leurs sorties, les ouvrières intègrent continuellement ce vecteur en estimant la distance et la direction qui les relie à leur nid, ce qui leur permet d'y revenir en ligne droite depuis l'endroit où elles se trouvent. La perception d'une diminution des valeurs de ce vecteur leur signale qu'elles se déplacent dans la bonne direction, et pourrait ainsi déclencher ou autoriser la mémorisation des vues pertinentes. Un tel processus nous semble à même de faciliter l'acquisition de ces vues tout au long de la route de retour. Afin de tester cette hypothèse, des fourrageuses de *Cataglyphis cursor* sont entraînées à négocier des labyrinthes de différentes formes qui les conduisent d'un site alimentaire à leur nid. Un passage efficace dans chaque labyrinthe nécessite que les ouvrières apprennent à discriminer quatre paires distinctes de repères visuels. Dans ces conditions, nous montrons que si le vecteur diminue lorsque les ouvrières s'approchent puis passent sous ces repères, ceux-ci sont appris, alors que si ce vecteur augmente, ou reste inchangé, aucun apprentissage visuel n'intervient.

Mots-clés : *Navigation, apprentissage, séquence visuelle, Cataglyphis cursor*

Abstract: The use of path integration to guide route learning in ants

Cataglyphid ants learn familiar routes between a feeding site and their nest. In some species, routes may be several hundred metres long and involve the acquisition of a sequence of actions and views of the surrounding landscape. One of the fundamental problems in sequence learning is how to make the process rapid, mainly because of the short life span. We explore here whether ants exploit path integration to help speed up their acquisition of a sequence of views, by filtering only the ones that effectively lead to the nest. Foraging ants continually monitor their net distance and direction from the nest, enabling them to return directly home from any point using their computed 'home vector'. A drop in the home vector could signal that the ant moves in the correct direction and that it is appropriate to store significant views. Such a process could be able to guide acquisition along the whole route. To test this hypothesis, *C. cursor* workers were trained to negotiate mazes of different shapes which led from a feeding site to the nest. Efficient passage of each maze required the ants to discriminate between four separate pairs of black shapes. We show that if the home vector drops while the ant approaches and passes a shape, the shape's appearance is learnt, but if the vector grows or remains unaltered no visual learning occurs.

Key words: *Navigation, learning, visual sequence, Cataglyphis cursor*

INTRODUCTION

Les hyménoptères sociaux suivent des routes familières entre leur nid et des sites alimentaires. Dans de nombreux cas leurs trajets sont guidés par des repères visuels terrestres (Baerends, 1941 ; Thorpe, 1950 ; Janzen, 1971 ; Rosengren, 1971 ; Heinrich, 1976 ; Collett et coll., 1992, 1993 ; Wehner, 1992 ; Schatz et coll., 1995, 1999b ; Thomson et coll., 1997 ; Wehner et coll., 1996). Chez certaines espèces du genre *Cataglyphis*, ces routes peuvent être longues de plusieurs centaines de mètres et impliquer l'acquisition d'une séquence de segments moteurs et/ou d'une séquence de vues du paysage environnant (Wehner, 1987). Un des problèmes fondamentaux dans l'apprentissage de séquence est de rendre ce processus rapide sachant que la durée de vie d'une fourmi fourrageuse peut être relativement courte : seulement 6 jours en moyenne pour *Cataglyphis bicolor* (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel, 1984 ; voir aussi Collett, 1998). Nous avons testé ici si les fourmis pouvaient utiliser le vecteur d'intégration de trajet pour accélérer l'apprentissage d'une séquence de vues.

Nous avons pour cela manipulé expérimentalement les caractéristiques de ce vecteur. Lorsqu'une fourmi sort de son nid pour fourrager, son trajet est sinueux jusqu'au moment où elle découvre un aliment. A partir de ce point, son trajet de retour au nid s'effectue en ligne droite. Cette performance s'explique par la capacité des ouvrières à intégrer continuellement un vecteur, c'est-à-dire une distance et une direction (Wehner, 1987 ; Wehner & Wehner, 1990), tant lors de l'aller que lors du trajet retour au nid (Schmidt et coll., 1992). Elles utilisent donc ce vecteur d'intégration de trajet pour revenir à leur nid en ligne droite depuis l'endroit où elles se trouvent. Ainsi, lorsqu'une ouvrière se déplace, les valeurs de ce vecteur augmentent quand elle s'éloigne de son nid, ou diminuent lorsqu'elle s'en rapproche. Notre hypothèse est de considérer qu'une diminution des valeurs de ce vecteur signalerait un déplacement dans la bonne direction, et pourrait ainsi constituer un signal d'apprentissage à même de faciliter l'acquisition des repères visuels tout au long de la route de retour. Afin de tester cette hypothèse, nous avons entraîné des fourrageuses de l'espèce *Cataglyphis cursor* à revenir à leur nid en traversant des labyrinthes, qui permettent de modifier la valeur du vecteur d'intégration sans modifier la distance parcourue.

MATERIEL ET METHODES

Animaux

La fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* fourrage individuellement, sans recrutement, sur des distances allant de quelques centimètres à une vingtaine de mètres (Lenoir et coll., 1990). Nous avons récolté une colonie avec reine d'environ 2000 ouvrières dans l'Aude (sud de la France). Logée dans un nid artificiel, cette colonie est placée dans un pièce expérimentale, maintenue à 25° C et sous une photopériode 12L/12D.

Dispositif expérimental

Notre premier labyrinthe est linéaire de façon à ce que les ouvrières rentrent à leur nid en ligne droite, leur vecteur d'intégration diminuant graduellement lorsqu'elles reviennent à leur nid. En sortant du nid, elles empruntent un tunnel de 122 cm de long jusqu'à une aire de fourragement contenant un réservoir d'eau sucrée où elles viennent s'alimenter. La majeure partie d'entre elles sont libres de se déplacer dans la partie inférieure du dispositif. Certaines ouvrières, marquées individuellement, sont testées dans la partie supérieure du dispositif correspondant au labyrinthe. Celles-ci sont collectées dans l'aire de fourragement, placées dans une boîte d'attente et relâchées ensuite une par une au début de labyrinthe qu'elles doivent traverser pour revenir à leur nid.

Ce labyrinthe est constitué de 4 boîtes identiques, fluonées, et reliées entre elles par des tunnels (Fig. 1a). Chaque boîte possède une entrée et deux sorties, dont l'une est

une voie sans issue alors que l'autre conduit à la boîte suivante. Chacune de ces issues est repérée par une forme noire distincte. Les huit formes utilisées sont d'aires égales, imprimées en noir sur papier blanc et représentent une valeur angulaire comprise entre 14 et 20° depuis l'entrée de la boîte. De plus, deux indices directionnels forts sont fournis dans la pièce expérimentale : une grande feuille de carton noir sur un côté du labyrinthe, et une lampe de 150 Watt alignée selon l'axe nid-tunnel.

Nous avons également conçu quatre autres arrangements de tunnel et de labyrinthe, de façon à ce que le vecteur d'intégration augmente ou diminue sur la totalité ou sur une partie du parcours d'une fourmi revenant à son nid. Dans ces dispositifs, le tunnel et/ou le labyrinthe sont conçus en forme de U de façon à introduire une divergence entre la direction suivie par la fourmi et celle de son vecteur d'intégration. Nous avons testé deux variantes de la combinaison tunnel linéaire et labyrinthe, à savoir une variante avec les boîtes 1 et 2 en direction opposée au vecteur et les boîtes 3 et 4 dans la même direction que le vecteur et une seconde variante qui correspond au cas inverse (Fig. 2). Le but est ici de tester l'influence de ces conditions de test sur l'apprentissage visuel.

Procédure d'apprentissage

La tâche consiste pour les individus à apprendre les repères visuels indiquant l'issue positive de chacune des quatre boîtes. Ils sont donc entraînés individuellement à retourner au nid au travers d'un labyrinthe donné. Nous avons établi des critères pour éliminer au cours des tests les fourmis aux temps de trajets trop importants (Chameron et coll., 1998). Pour éviter que les fourmis ne développent une préférence motrice dans chaque boîte, les positions relatives des repères positifs et négatifs sont inversées entre les deux conditions expérimentales qui sont successivement présentées d'un trajet à l'autre à chaque fourmi.

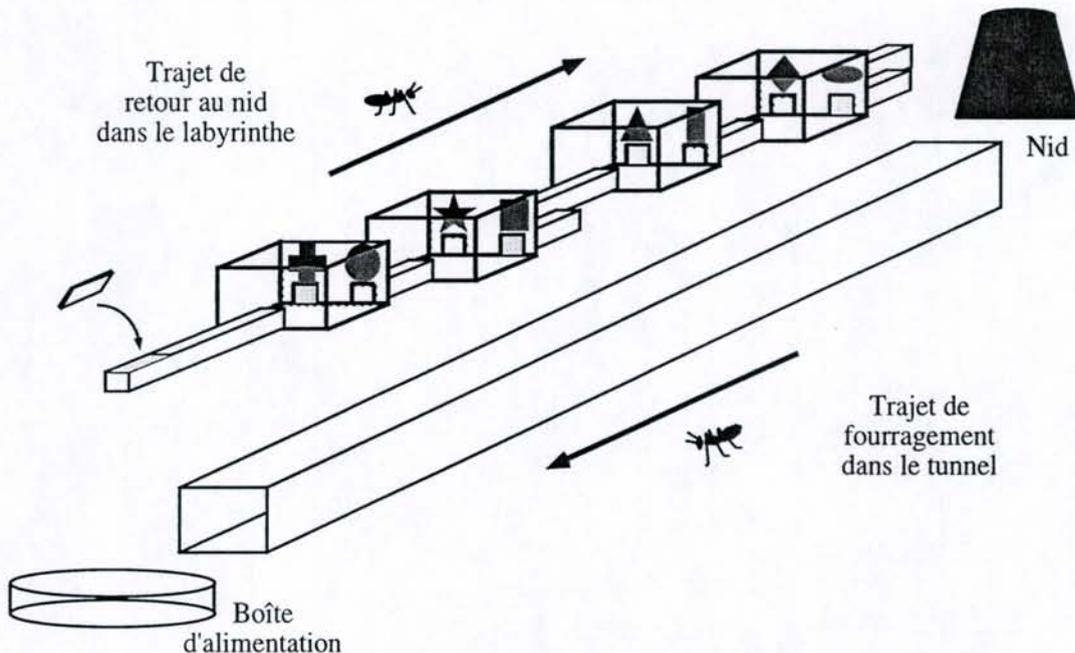


Figure 1 : Schéma du labyrinthe, avec tunnel et labyrinthe linéaire. Dans toutes les conditions, le labyrinthe est placé directement au-dessus du tunnel. Les fourmis arrivent à l'aire de fourrage à travers le tunnel et retournent au nid une à une par le labyrinthe linéaire. Les issues positives de chacune des quatre boîtes sont respectivement indiquées par un rond, une étoile, un rectangle et un losange.

Diagrams of maze with linear tunnel and maze. In all conditions, the maze is placed directly over the tunnel. Ants approach the feeder along a linear tunnel and return home singly through a linear maze. The open exit from the compartment 1 of the maze is labelled by a black circle, and the open exits from other three compartments by a star, a rectangle and a diamond, respectively.

Traitement statistique

Pour chaque individu, nous enregistrons la première issue choisie dans chaque boîte lors de chaque trajet. Nous utilisons un test binomial pour tester si le nombre observé d'erreurs cumulées effectuées par le groupe d'individus testés est significativement différent à $P < 0,01$ du nombre théorique d'erreurs cumulées. Cette analyse tient compte du nombre de passages effectués, ainsi que de la taille du groupe d'individus testés. Pour déterminer si un individu a appris les repères visuels de la séquence, nous comptons le nombre d'erreurs cumulées qu'il a réalisé au niveau de chaque boîte. Le test binomial est ensuite utilisé pour déterminer si le score de cet individu est inférieur ou non au score qui serait obtenu par choix aléatoire à $P < 0,05$.

RÉSULTATS

Apprentissage visuel de la séquence

Nous avons représenté les résultats obtenus pour chaque boîte et pour les cinq types de dispositifs testés (Fig. 2).

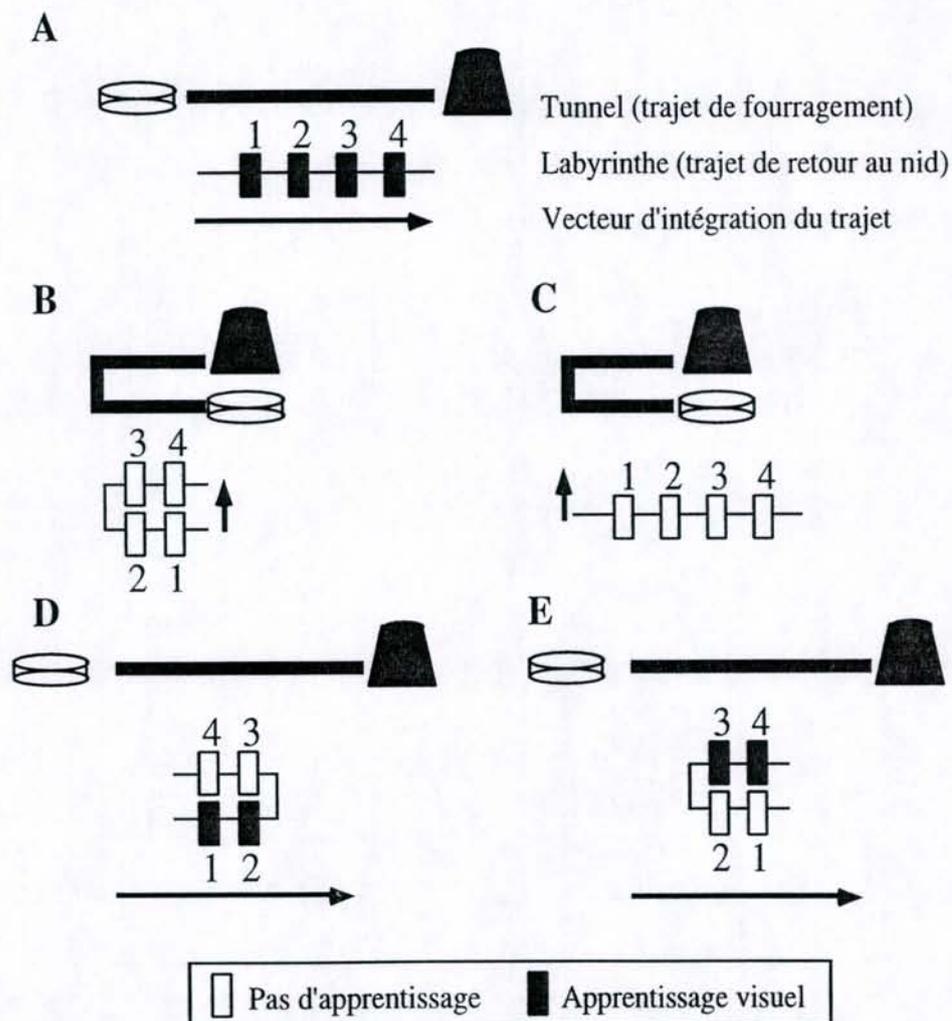


Figure 2: Schéma des résultats obtenus pour l'apprentissage visuel dans les cinq dispositifs (A-E).
 Schema of results obtained for visual learning in the five set-ups (A-E).

Lorsque le tunnel et le labyrinthe sont rectilignes (premier dispositif), les repères visuels positifs sont significativement appris après 13, 11, 5 et 1 essais respectivement dans les boîtes 1, 2, 3 et 4 (Fig. 2A). Le nombre très faible d'erreurs obtenu en boîte 4 lors du premier passage s'explique par une adaptation motrice aux régularités du labyrinthe, qui voit son effet très rapidement diminuer au cours des passages successifs. L'analyse individuelle des 16 individus ayant atteint 100 passages dans le labyrinthe montre que 13 ont appris les repères positifs des boîtes 1 et 2, 16 ceux de la boîte 3 et 15 ceux de la boîte 4. Globalement, les repères visuels positifs de chaque boîte sont donc appris par les fourrageuses qui reviennent à leur nid en traversant le labyrinthe dont la direction correspond à celle de leur vecteur d'intégration de trajet.

Lorsque le tunnel est en forme de U avec un labyrinthe rectiligne ou également en U (deuxième et troisième dispositifs), aucun repère positif des quatre boîtes n'est appris (Fig. 2B et 2C). Pour ces deux dispositifs, un nombre important d'individus a été éliminé, ceux-ci se montrant peu disposés à se déplacer dans le labyrinthe dont la direction initiale est respectivement orthogonale ou opposée à celle du tunnel menant à l'aire de fourragement.

Lorsque le tunnel est rectiligne avec un labyrinthe en U (quatrième et cinquième dispositifs), les individus ont uniquement appris les repères positifs des boîtes qui sont disposées en direction du nid, montrant ainsi qu'ils sont capables d'apprendre les repères visuels positifs d'une partie seulement du labyrinthe (Fig. 2D et 2E). Ainsi, les boîtes 3 et 4 sont apprises dans le quatrième dispositif, c'est-à-dire lorsque le passage de 3 vers 4 rapproche l'ouvrière du nid. Inversement, ce sont les boîtes 1 et 2 qui sont apprises dans le cinquième dispositif, c'est-à-dire lorsque c'est cette fois le passage de 1 vers 2 qui rapproche l'ouvrière du nid. En fait, nous montrons que si le vecteur d'intégration diminue lorsque les ouvrières se déplacent dans le labyrinthe, elles apprennent les repères visuels des différentes boîtes. Par contre, aucun apprentissage visuel n'intervient lorsque ce vecteur augmente.

Apprentissage moteur de la séquence

Parallèlement, nous avons voulu tester si le vecteur d'intégration avait la même influence sur l'apprentissage moteur. Pour ce faire, les deux derniers tests ont été répétés en autorisant cette fois l'apprentissage moteur, c'est-à-dire en laissant la séquence motrice inchangée d'un passage à l'autre. Dans ces conditions, toutes les boîtes ont été apprises et ceci de façon relativement plus rapide (Fig. 3a et 3b). Il semble donc que l'apprentissage moteur puisse se mettre en place indépendamment de la direction donnée par le vecteur d'intégration.

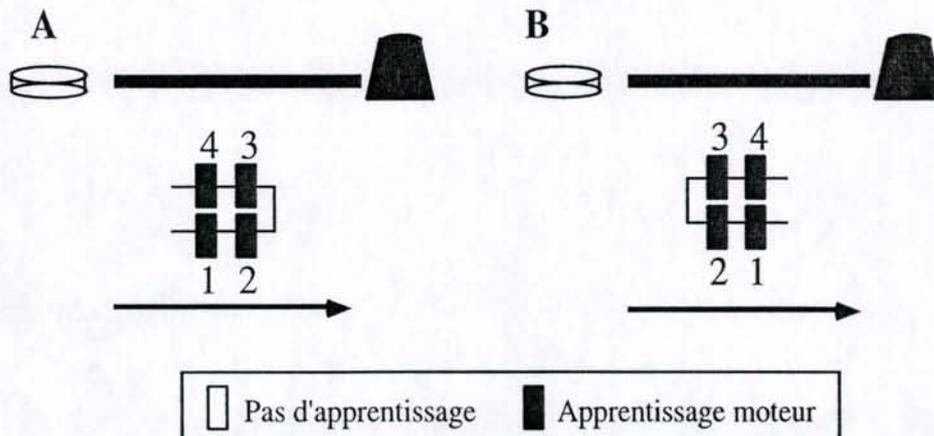


Figure 3: Schéma des résultats obtenus pour l'apprentissage moteur dans les deux dispositifs utilisés.
 Schema of results obtained for motor learning in the two set-ups used.

DISCUSSION

Les résultats obtenus au cours de cette étude nous semblent particulièrement intéressants car de nombreuses espèces de fourmis sont capables de mémoriser certains repères pertinents de l'environnement et de les utiliser pour orienter plus efficacement leurs trajets de retour au nid. Le rôle des mécanismes d'intégration du trajet démontré chez *C. cursor* pourrait donc se retrouver chez d'autres espèces. De plus, de telles routes constituent une structure mnésique de connaissance de l'environnement plus robuste et plus économique qu'une représentation sous forme de cartes (Wehner et coll., 1990).

Les résultats présentés ici nous permettent d'établir un scénario en trois étapes de l'établissement progressif de ces routes chez la fourmi *C. cursor* (Schatz et coll., 1999a). (i) Lors des premiers trajets, chaque ouvrière retourne au nid, guidée par son vecteur d'intégration. Ce faisant, elle peut mémoriser une suite de séquences motrices. L'orientation de ces segments de trajets par rapport au vecteur d'intégration de l'individu ne semble pas influencée cette première phase; la mise en place de cette première représentation du trajet retour sous la forme d'une séquence motrice pouvant donc intervenir quelle que soit la direction de cette séquence. (ii) Lors des trajets suivants, l'apprentissage visuel va se mettre en place uniquement lorsque les ouvrières se rapprochent de leur nid, c'est-à-dire lorsque la direction de leur déplacement correspond à celle de leur vecteur d'intégration. Ce résultat confirme notre hypothèse de départ, à savoir que la perception d'une diminution de ce vecteur est nécessaire à l'acquisition des scènes visuelles le long de la route de retour. De plus, un rôle de signal renforteur du vecteur d'intégration autoriserait un apprentissage indépendant de chaque repère visuel par rapport aux autres repères de la route. (iii) La troisième étape de l'établissement des routes correspond à une optimisation de ce trajet de retour au nid. Le vecteur d'intégration pourrait en effet donner une information contextuelle fiable permettant aux individus de développer une plus grande sensibilité aux repères correspondants à chaque étape du trajet. Au cours des retours successifs, le trajet devrait donc progressivement s'améliorer grâce à la prise en compte de plus en plus précoce des repères visuels le long du parcours, aussi précoce que le permet le terrain.

Ces résultats permettent donc de mieux comprendre l'orientation de la fourmi *C. cursor* dans son milieu, et les interactions existant entre les différents mécanismes navigationnels. Ils pourraient ainsi inciter la comparaison à d'autres espèces de fourmis, d'insectes et même de vertébrés à place centrale de fourrage.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par la Commission Européenne (programme TMR) pour B.S. et T.S.C., le MENESR pour S.C., le programme Cogniscience du CNRS pour G.B., le BBSRC et le programme Human Frontier Science pour T.S.C. Nous remercions également V. Fourcassié, P. Graham, M. Jones et J. Lauga pour leurs commentaires qui ont permis d'améliorer le texte.

RÉFÉRENCES

- Baerends G.P., 1941. Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. *Jur. Tidjschr. Ent.* 84: 81-275.
- Chameron S., B. Schatz, I. Pastergue-Ruiz, G. Beugnon & T.S. Collett, 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 2309-2313.
- Collett T.S., 1998. Rapid navigational learning in insects with a short lifespan. *Conn. Sci.* 10: 255-270.

- Collett T.S., E. Dillmann, A. Giger & R. Wehner, 1992. Visual landmarks and route following in desert ants. *J. Comp. Physiol. A* 170: 435-442.
- Collett T.S., S.N. Fry & R. Wehner, 1993. Sequence learning by honeybees. *J. Comp. Physiol. A* 172: 693-706.
- Heinrich B., 1976. Foraging specialisations of individual bumble bees. *Ecol. Monogr.* 46: 105-128.
- Janzen D.H., 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science N.Y.* 171: 203-205.
- Lenoir A., E. Nowbahari, L. Querard, N. Pondicq & C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologica* 11: 3-18.
- Rosengren R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fenn.* 133: 1-106.
- Schatz B., S. Chameron, G. Beugnon & T.S. Collett, 1999a. Path integration as a source of reinforcement signals for visual sequence learning in the ant *Cataglyphis cursor*. *Nature* 399: 769-772.
- Schatz B., J.-P. Lachaud & G. Beugnon, 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Formicidae). *Sociobiology* 26: 269-282.
- Schatz B., J.-P. Lachaud & G. Beugnon, 1999b. Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum*. *J. Exp. Biol.* 202: 1897-1907.
- Schmid-Hempel P. & R. Schmid-Hempel 1984. Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc.* 31: 345-360.
- Schmidt I., T.S. Collett, F.X. Dillier & R. Wehner 1992. How desert ants cope with enforced detours on their way home. *J. Comp. Physiol. A.* 171: 285-288.
- Thomson J.D., M. Slatkin & B.A. Thomson, 1997. Trapline foraging by bumblebees. II. Definition and detection from sequence data. *Behav. Ecol.* 8: 199-210.
- Thorpe W. H., 1950. A note on detour experiment with *Ammophila pubescens* Curt. (Hymenoptera; Sphecidae). *Behaviour* 13: 257-263.
- Wehner R. 1987. Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahara desert) and *Ocymyrmex* (Namib desert). In: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects (Experientia Suppl. 54)* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg Eds.), pp. 15-42. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Wehner R., 1992. Arthropods. In *Animal homing* (ed. F. Papi), pp. 45-144. London: Chapman and Hall.
- Wehner R., B. Michel & P. Antonsen, 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol.* 199: 129-140.
- Wehner R. & S. Wehner 1990. Insect navigation: use of maps or Ariane's thread? *Ethol., Ecol. & Evol.* 2: 27-48.
- Wehner R., S. Bleuler, C. Nievergelt & D. Shah, 1990. Bees navigate by using vectors and routes rather than maps. *Naturwissenschaften* 77: 479-482.