

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE - PAUL SABATIER

UFR SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

THÈSE

Pour l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Disciplines : Ethologie, Cognition animale

présentée et soutenue par Sébastien DALY-SCHVEITZER

Le Mars 2008

**RÔLE DE LA MOTIVATION INDIVIDUELLE ET MODULATION
DU COMPORTENT PRÉDATEUR CHEZ LA FOURMI
Gnamptogenys sulcata Smith (Formicidae ; Ectatomminae)**

Directeurs de thèse:

Jean-Paul LACHAUD et Guy BEUGNON

JURY

Centre de Recherches sur la Cognition Animale CNRS - UMR 5169 UPS Toulouse III

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Alain Lenoir d'avoir accepté d'être un des deux rapporteurs de cette thèse. Je tiens à le saluer pour la sympathie et l'intérêt manifestés à chacune de nos rencontres tout au long de l'avancement de ce travail. Ses travaux ont grandement contribué à ma compréhension des aspects liés, entre autres, aux spécialisations comportementales chez les fourmis.

Je remercie également Claire Detrain d'avoir accepté d'être l'autre rapporteur de ce travail de thèse. Ses compétences en matière de processus auto-organisationnels m'ont aidé à mieux appréhender et enrichir mon approche du fourragement chez les fourmis.

Je tiens à remercier Raymond Campan et Luc Passera, qui lorsque j'étais leur étudiant, m'ont témoigné leur sympathie. Leur passion et leur immense connaissance de l'éthologie et des comportements sociaux, ont grandement contribué à mon intérêt personnel dans ces domaines.

Je tiens à remercier tout particulièrement Martin Giurfa pour son soutien autant humain que scientifique et pour ses conseils avisés qui m'ont été d'une aide précieuse tout au long de ce travail de thèse.

Je remercie également Jean-Michel Lassalle qui m'a toujours soutenu dans cette aventure personnelle que constitue une thèse de doctorat.

Je remercie évidemment Jean-Paul Lachaud, co-directeur de cette thèse, qui par sa connaissance de la biologie et du comportement des fourmis ponéromorphes mais aussi par son enthousiasme a su me guider dans la valorisation de ce travail. Je voudrais le remercier pour le temps et l'énergie investis dans la récolte, au Mexique, des colonies de fourmis sans lesquelles ce travail n'aurait pas été possible. J'en profite pour remercier à travers lui les membres du laboratoire « Ecoetología de Artrópodos », du centre de recherche mexicain El Colegio de la Frontera Sur, qui ont largement participé à ces récoltes, et notamment José Antonio López-Méndez et José Alvaro García-Ballinas.

De la même manière, je voudrais remercier Guy Beugnon, co-directeur de cette thèse, pour son soutien et sa disponibilité, tant sur le plan administratif que scientifique, qui ont permis la poursuite de ce travail de thèse durant toutes ces longues années de labeur.

Je veux remercier chaleureusement certains membres du laboratoire et notamment David Macquart, Patrice Déglise, Guillaume Barbara et Julie Benard pour leur soutien moral et logistique ainsi que pour les discussions et les rigolades que nous avons partagées.

Je voudrais dire un grand « merci » à mes parents pour leur extrême patience et leur soutien indéfectible tant affectif que matériel tout au long de ces « innombrables » années d'étude et notamment de thèse.

Enfin, j'ai une pensée toute particulière pour toutes les *Gnamptogenys sulcata* avec qui j'ai passé tant de temps, sans oublier les centaines de drosophiles, grillons et vers de farine qui ont été sacrifiés sur l'autel de la science.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les insectes sociaux sont des animaux présents dans de très nombreux biotopes terrestres de la planète. Un tel succès écologique est dû à leur remarquable capacité d'adaptation à des milieux différents et, notamment, à la flexibilité comportementale des individus qui leur permet de réagir avec rapidité et efficacité aux différentes contraintes biologiques et écologiques de leur environnement. La caractéristique la plus importante de ces sociétés est représentée par l'existence d'une caste ouvrière non reproductrice dont les actions altruistes lient fortement entre eux les membres impliqués et rendent possibles des formes plus ou moins avancées de spécialisation (Oster et Wilson, 1978 ; Hölldobler et Wilson, 1990). Chez les insectes sociaux comme les fourmis, les deux aspects les plus marquants du comportement des ouvrières sont, d'une part, la division du travail entre les individus d'une même colonie représentée par le monopole de la reproduction assuré par quelques individus, voire par un seul, alors que le reste des membres du groupe est impliqué dans des activités telles que les soins au couvain, la maintenance du nid, la défense du nid, et d'autre part, l'établissement de stratégies de fourragement suffisamment flexibles pour pouvoir exploiter efficacement, et si possible de façon optimale, les ressources présentes.

Pour tous les animaux, solitaires comme sociaux, le fourragement est une activité cruciale sous-tendant la survie individuelle et collective. La survie de la colonie est en effet largement conditionnée par une alimentation suffisante en qualité et en quantité. La recherche de nourriture ainsi que les comportements alimentaires qui s'y réfèrent constituent une grande part de l'investissement en temps et des dépenses énergétiques des animaux. L'efficacité de la recherche et de la récolte alimentaire vont directement déterminer les chances de survie d'un individu, ainsi que son potentiel reproducteur (Schoener, 1971 ; Pyke et coll., 1977 ; Bell, 1991). Sur les bases d'une coopération ou d'un altruisme entre les individus, les animaux tirent un bénéfice à s'associer en groupe social (Wilson, 1975 ; Curio, 1976 ; Trivers, 1985 ; Krebs et Davies, 1993, Ruxton et Krause, 2002). Chez les vertébrés sociaux (Curio 1976 ; Alcock 1993), comme chez les insectes sociaux (Wilson 1971 ; Oster et Wilson 1978 ; Franks 1986 ; Moffet 1988 ; Schmid-Hempel 1991 ; Duncan et Crewe, 1993), l'exploitation coopérative des sources de nourriture augmente l'efficacité du fourragement en réduisant les coûts énergétiques totaux et en diminuant les risques de prédation individuelle.

Dans le cas des insectes sociaux, qui sont des « *central place foragers* », un fourragement efficace repose sur un échange d'informations permettant le partage des

tâches et l'exploitation de sources alimentaires variables dans un environnement complexe. Ceci est particulièrement important, par exemple, chez les abeilles qui réalisent, au nid et de manière très sophistiquée, le codage et le transfert à leurs congénères des informations de direction et de qualité de la source de nourriture. Ainsi, fourrager à partir d'un point central, en visant à maximiser les apports énergétiques, implique la recherche et la récolte des sources alimentaires les plus rentables (voir revue par Fewell, 1988).

Chez les fourmis, le fourragement est principalement basé sur une série de stratégies innées déterminant spontanément les préférences parmi les sources alimentaires et les schémas de recherche (Fourcassié et Traniello, 1993, 1994). Au cours de l'évolution, ces animaux ont développé des stratégies de fourragement déterminées par :

- des éléments intrinsèques comme les qualités individuelles des ouvrières (taille, force, réserves énergétiques, degré de spécialisation comportementale ou élitisme, expérience individuelle) et les caractéristiques coloniales (taille des colonies, structure coloniale, proportion de fourrageuses, état nutritionnel global)
- des éléments relatifs aux caractéristiques des items alimentaires exploités (taille, poids, qualité, disponibilité et accessibilité de la source alimentaire) (Oster et Wilson, 1978 ; Traniello, 1983, 1989 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; *Detrain et coll., 1990 ; Detrain et Pasteels, 1991* ; Schmid-Hempel, 1991 ; *de Biseau et Pasteels, 1994 ; Fewell et coll., 1996 ; Detrain et Deneubourg, 1997 ; Portha et coll., 2004*).

La combinaison de ces éléments conduit à une flexibilité comportementale qui permet aux fourmis de s'adapter aux modifications de leur environnement. Une telle flexibilité est illustrée par le fait que les fourmis sont capables d'utiliser différentes stratégies de fourragement selon la quantité (Bernstein, 1975 ; Hölldobler, 1976 ; Hahn et Maschwitz, 1985 ; Baroni-Urbani, 1987 ; Mercier et Lenoir, 1999 ; Johnson et coll., 2003) ou la qualité (Crawford et Rissing, 1983 ; Hölldobler et Traniello, 1980 ; Schatz et coll., 1996) de l'item alimentaire rencontré. Contrairement à ce qui a été souvent avancé par de nombreux auteurs privilégiant l'hypothèse de comportements très stéréotypés (par exemple, les chercheurs qui ont une approche behaviouriste du

comportement comme dans le conditionnement classique du type Stimulus-Réponse (Watson, 1913 ; Guthrie 1935)), les insectes sont en fait capables de réaliser des traitements cognitifs complexes de l'information (Beugnon, 1989 ; Beugnon et coll., 1996). Ainsi les capacités de mémorisation permettent, en tenant compte de l'expérience individuelle, une augmentation de l'efficacité du fourragement en rendant possible l'exploitation d'une gamme plus large de sources alimentaires ou de secteurs plus riches en proies (Deneubourg et coll., 1985, 1987 ; revue par Lachaud et coll., 1994). Ces capacités cognitives nécessaires à l'élaboration d'une mémoire posent le problème de l'autonomie décisionnelle des individus dans l'organisation de leur comportement prédateur. Cette autonomie de décision est potentiellement très importante pour adapter les comportements à mettre en œuvre à un environnement connu mais changeant.

Lorsque l'on parle de sociétés d'insectes, il vient communément à l'esprit deux caractéristiques intimement liées : celle de vie en collectivité et celle de multitude. Les études récentes portant sur les phénomènes d'auto-organisation traitent précisément de cet aspect collectif et montrent que les comportements complexes observés lors du fourragement seraient en fait issus d'interactions entre les individus réalisant eux-mêmes des comportements simples. Dans de telles situations, il n'est alors pas nécessaire d'invoquer la complexité comportementale individuelle (Deneubourg et Goss, 1989 ; Seeley et coll., 1991 ; Bonabeau et coll., 1997 ; Camazine et coll., 2001 ; Sumpter et Pratt, 2003). C'est ainsi que les espèces de fourmis qui présentent des colonies matures de grande taille comme *Monomorium pharaonis* (Beekman et coll., 2001), ou *Lasius niger* (Mailleux et coll., 2003a), et qui fourragent en utilisant des phéromones de piste, ont besoin d'une taille minimale de colonie pour fonctionner efficacement. Chez ces espèces, les décisions prises à chaque instant par une ouvrière en vue d'accomplir ou non telle ou telle tâche, dépendent de l'interaction avec les autres ouvrières (Gordon, 1991, 2002, 2003) et pas de décisions individuelles. Au contraire, le fourragement chez les espèces organisées en petites colonies ne dépend que de quelques individus épars qui de ce fait ne peuvent pas s'appuyer sur de telles interactions, puisque chaque fourmi n'est en mesure de rencontrer que peu de congénères dans sa zone de chasse. Ainsi Thomas et Frameneau (2005) ont montré que les choix

stratégiques individuels chez la fourmi ponéromorphe¹ *Rhytidoponera metallica* dépendaient de la taille des colonies : les temps et les distances des trajets réalisés par les fourrageuses des colonies de petite taille étaient plus courts que ceux des colonies de taille plus importante. En effet les petites colonies semblent devoir investir plus de ressources dans le développement de la colonie ce qui influencerait en retour les choix individuels des ouvrières entre différentes stratégies adaptées de recherche et de récolte alimentaire. Dans ce contexte, le facteur principal influençant la maximisation du développement des colonies reste le compromis fait entre l'augmentation de la charge de travail individuel et celle de la mortalité des ouvrières en raison d'un effort collectif plus grand dans le fourragement (Houston et coll., 1988 ; Schmid-Hempel, 1990). Autrement dit, même si l'apparition de groupes spécialisés est favorisée pour des colonies de grande taille (Oster et Wilson, 1978), lorsque les effectifs sont réduits, les spécialisations individuelles dans le fourragement peuvent tout de même exister, le poids des choix comportementaux réalisés par les fourrageuses tendant alors à augmenter. Ceci se traduit par l'existence de niveaux de performances différents entre les individus, certains étant spécialisés voire hyperspécialisés et appelés alors « élites » (Meudec, 1973 ; Möglich et Hölldobler, 1974, 1975 ; Oster et Wilson, 1978 ; Abraham & Pasteels 1980 ; Meudec et Lenoir 1982 ; Schatz et coll., 1995 ; Robson et Traniello, 1999). Chaque prise de décision effectuée par ces individus particuliers est vitale pour la colonie, leurs capacités liées à l'apprentissage et à la mémoire, leur flexibilité ainsi que leur motivation individuelle étant susceptibles de concourir à une efficacité importante du fourragement.

Un autre exemple de l'importance des décisions individuelles réside dans le fait que, pour toutes les espèces de fourmis, que les colonies matures soient populeuses ou non, l'étape incontournable de la fondation oblige les premières fourmis à prendre des décisions individuelles ayant des répercussions directes sur l'avenir de la colonie. Chez *Ectatomma tuberculatum*, par exemple, lors du début de la fondation, c'est la reine qui fourrage, son efficacité déterminant l'avenir de la future colonie. Ensuite, au fur et à

¹ Le terme "ponéromorphes" désigne les espèces appartenant à six sous-familles (Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae et Proceratiinae) anciennement regroupées sous le terme de "ponérines" (voir Bolton, 2003).

mesure de la croissance de la colonie, les ouvrières remplacent la reine pour le fourragement. A partir d'un effectif donné, les stratégies de prédation s'affinent pour devenir plus efficaces en passant d'une chasse solitaire au hasard à une chasse en embuscade (Dejean et Lachaud, 1992), suggérant l'importance de l'expérience individuelle dans l'efficacité du fourragement.

Les colonies matures peuvent présenter des effectifs relativement limités comme c'est le cas dans la majorité des espèces de fourmis ponéromorphes. L'exemple le plus extrême est celui de l'espèce sans reine *Thaumatomyrmex atrox* (Jahyny et coll., 2002) dont les effectifs coloniaux moyens sont de moins de 5 individus. Dans ce type de colonies, il paraît évident que tout mauvais choix entraînant l'échec de la chasse a des conséquences dramatiques, l'efficacité des individus ou de l'individu qui fourrage étant alors d'une importance vitale. Ainsi, il est logique d'admettre que plus les effectifs coloniaux sont réduits plus les choix individuels sont importants pour la survie de la colonie.

De fait, les stratégies solitaires de fourragement sont le plus souvent associées aux petites colonies (Beckers et coll., 1989) alors que les stratégies coopératives sont plutôt caractéristiques des colonies de grande taille (Beckers et coll., 1989 ; Goss et coll., 1989). Mais certaines espèces de fourmis ponéromorphes divergent de ce schéma général et sont capables de présenter une flexibilité des stratégies impliquant le recrutement de congénères sur la base d'un choix individuel même si elles présentent des colonies aux effectifs limités. Les choix individuels peuvent être modulés par la motivation d'une fourrageuse à intensifier son fourragement individuel ou à choisir une stratégie collective. Chez *Polyrachis laboriosa*, le comportement de dépôt de piste pour recruter apparaît pour des volumes de nectar ou des tailles de proies donnés plus petits lorsque le niveau de motivation augmente (Mercier et Lenoir, 1999). Chez *Pachycondyla senaarensis*, si les larves sont retirées, le nombre d'individus qui sortent pour fourrager diminue, et à l'extrême, les individus ne sortent plus. Si l'on rétablit les conditions normales, on observe une augmentation de la motivation à chasser comme en témoigne l'augmentation du nombre de proies ramenées au nid sans qu'il y ait pour autant de modification de la stratégie prédatrice (Lachaud et Dejean, 1994).

Bien qu'il présente un intérêt central dans l'approche de l'influence de l'individu et de ses choix sur la survie de la colonie, l'importance de cette motivation individuelle dans les colonies de petite taille est cependant un aspect très peu étudié.

Le travail de thèse présenté ici a ainsi pour objectif général de mieux appréhender les mécanismes qui sous-tendent le choix d'une stratégie permettant d'assurer au mieux la survie de la colonie dans son ensemble. Notre travail a ainsi pour objectif majeur l'étude de la motivation individuelle comme facteur de prise de décision en faveur de telle ou telle stratégie au sein d'une population à effectifs réduits. Pour se faire, le choix du matériel expérimental s'est porté sur l'espèce *Gnamptogenys sulcata* (Formicidae, Ectatomminae) (Chapitre 1) qui présente des colonies de taille relativement réduite (inférieure à 120 adultes en moyenne sur le terrain (Lachaud et coll. 2005)) comme d'ailleurs la plupart des espèces de fourmis ponéromorphes. Ces effectifs réduits facilitent l'observation du comportement individuel au laboratoire. En outre, l'analyse de l'organisation sociale permet d'étudier le nombre et le degré des spécialisations comportementales dans la colonie en précisant la taille en effectifs de chaque groupe de spécialistes et en particulier de celui concerné par l'approvisionnement de la colonie (Chapitre 2). Pour ce dernier groupe, compte de tenu de la taille des colonies, l'hypothèse plausible d'un petit nombre d'individus concernés devrait faciliter l'étude de l'impact de leur éventuelle expérience individuelle sur leurs performances et sur la flexibilité de leurs comportements. Des observations préliminaires sur le terrain et en laboratoire (Lachaud, obs. pers.) ont indiqué que chez *G. sulcata* les petites proies sont habituellement transportées individuellement mais que dans certains cas plusieurs individus se regroupent autour de proies plus volumineuses suggérant la possibilité d'un système de recrutement *faisant probablement appel à un dépôt de piste chimique*. On sait par ailleurs que plusieurs espèces des différentes sous-familles de fourmis ponéromorphes présentent une certaine flexibilité comportementale et que des espèces, de la sous-famille des Ectatomminae, comme *E. ruidum*, sont même capables d'employer au moins trois stratégies différentes de prédation en fonction du poids des proies (Schatz et coll., 1997). Le chapitre 3 de ce travail de thèse a ainsi pour objectif l'étude d'une éventuelle flexibilité prédatrice fondée sur un choix individuel de la stratégie de transport en fonction de la perception des caractéristiques physiques des proies et notamment de leur poids.

Au-delà des paramètres liés à la proie et influant sur le comportement des fourrageuses, la motivation individuelle est susceptible de moduler l'intensité du comportement prédateur et le choix de la stratégie prédatrice. Ainsi, l'âge des ouvrières, le ratio entre le nombre d'ouvrières et la quantité de couvain et le niveau nutritionnel de

la colonie sont connus pour entraîner des modifications de la motivation à fourrager (Hölldobler et Wilson, 1990). Une partie de notre travail a donc été consacrée à l'étude d'une éventuelle augmentation de la motivation à chasser suite à un jeûne préalable susceptible de moduler la perception des caractéristiques de la proie et ainsi d'influencer les choix stratégiques individuels (Chapitre 4).

La flexibilité comportementale peut par ailleurs être influencée par les capacités d'apprentissage et de mémoire que les individus peuvent présenter, optimisant ainsi l'efficacité du fourragement lorsqu'une situation donnée se répète. Il a été rapporté que les capacités d'apprentissage et de mémoire dans la sous-famille des Ectatomminae sont assez développées pour des fourmis dites « primitives ». Certains auteurs considèrent ainsi que la sous-famille des Ectatomminae est, sur le plan comportemental, la plus évoluée des sous-familles de fourmis ponéromorphes (Brown, 1958 ; Baroni-Urbani et coll., 1992), fait qui semble d'ailleurs corroboré sur la base d'études moléculaires récentes (Ouellette et coll., 2006). Chez certaines espèces phylogénétiquement proches de *G. sulcata*, comme *E. tuberculatum* et *E. ruidum*, il a été mis en évidence des capacités cognitives développées, tout au moins pour des ponéromorphes, notamment pour ce qui est de l'orientation dans l'espace et de l'apprentissage spatio-temporel (Schatz et coll., 1994, 1999a). De plus, les fourrageuses de *E. ruidum* sont capables de percevoir la taille globale d'un groupe de petites proies par l'estimation du taux de contact et d'employer ensuite différentes stratégies qui deviennent de plus en plus collectives au fur et à mesure que la densité des proies augmente (Schatz et coll., 1999b). Dans le dernier chapitre (Chapitre 5), nous avons tenté de montrer si les ouvrières de *G. sulcata* recrutent des congénères, comme chez *E. ruidum*, sur la base d'un mécanisme d'évaluation similaire de la taille de l'amas. Notre hypothèse est que les fourrageuses élites de *G. sulcata* exploiteraient individuellement la source alimentaire. Dans ce cas, le mécanisme d'évaluation pourrait être différent. A partir de là, nous avons essayé de déterminer quelles caractéristiques émanant des proies seraient susceptibles d'être perçues lors de leur chasse par les fourrageuses élites. Dans un deuxième temps on peut se poser la question de savoir si les ouvrières sont capables d'utiliser leur expérience individuelle pour être plus efficaces lors des éventuels allers-retours? Ainsi pour répondre aux différentes questions que nous nous sommes posées dans ce chapitre, nous avons observé la cinétique d'exploitation d'une source alimentaire constituée de petites proies présentées en amas de taille variable.

Au total, à partir d'une étude de l'organisation sociale des petites colonies de *G. sulcata*, notre travail porte successivement sur les différents paramètres susceptibles de déterminer la flexibilité du comportement des individus « élites » comme la perception des caractéristiques physiques de la proie, la motivation individuelle des fourrageuses *dépendante de l'état nutritionnel de la colonie* et enfin leurs capacités d'apprentissage et de mémoire *liées à la motivation*.

1 PRÉSENTATION DE L'ÉCOLOGIE DE L'ESPÈCE ET DU DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

1.1 Présentation de l'écologie et de la reproduction de l'espèce étudiée

Parmi les Ectatomminae, le genre *Gnamptogenys* reste un genre peu étudié bien qu'il présente une grande diversité d'espèces et une distribution géographique étendue. Les espèces de *Gnamptogenys* sont relativement abondantes dans les zones où elles sont présentes (73 espèces dans le nouveau monde, du Texas à l'Argentine, et quelques espèces dans la région indo-australienne) (Lattke, 1995) (Figure I-1). Cette abondance ainsi que la possibilité de récolte sur le terrain de colonies de *G. sulcata* grâce à la coopération avec le laboratoire Ecosur (Tapachula, Mexique), facilitent l'utilisation de *G. sulcata* pour des études en laboratoire au cours desquelles les différentes caractéristiques environnementales sont contrôlables.

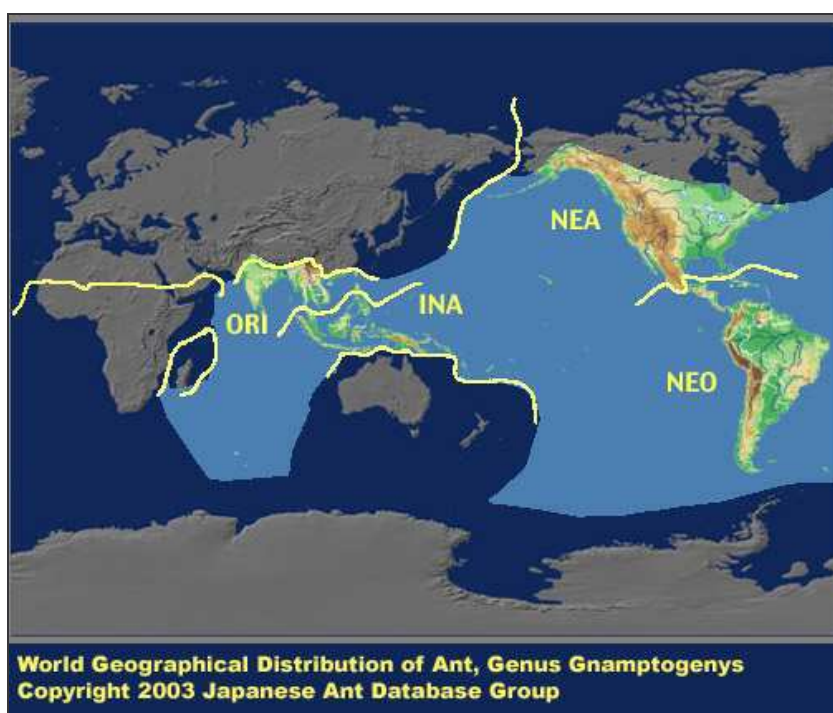


Figure I-01 : Répartition mondiale du genre *Gnamptogenys*, Japanese Ant database Group, 2003. (ORI : zone orientale, INA : zone indo-malaise, NEA : zone néarctique, NEO : zone néotropicale)

Gnamptogenys sulcata est une ponéromorphe monomorphe et relativement petite (pour les ouvrières : 5 à 6 mm de long; 2 à 2,8 mg, (Figures I-2 et I-3)). Cette espèce est fréquemment rencontrée dans les plantations de café et de cacao du sud du Mexique où elle fait partie des espèces assez abondantes. Cette abondance dans de tels milieux fait de cette espèce un possible candidat comme agent de lutte biologique contre certains insectes ravageurs. Néotropicale, elle est présente dans les forêts caduques sèches

secondaires ou à la limite de la forêt et de la savane. Elle nidifie dans la litière à même le sol ou dans des branches de bois mort.



Figure I-02. Vue frontale de la tête d'une ouvrière *G. sulcata*



Figure I-03. Vue latérale d'une ouvrière *G. sulcata*

L'analyse de 192 colonies, récoltées dans des plantations de café et de cacao du Soconusco (Etat du Chiapas, sud du Mexique (Figure I-4)) et possédant toutes au moins une femelle désailée, montre que l'effectif moyen des colonies est de 110,3 individus (écart-type : $\pm 6,8$) mais peut aller dans certains cas extrêmes jusqu'à 705 individus. Dans 83,4% des colonies récoltées, plusieurs femelles désailées (de 2 à 40) étaient présentes. La dissection de 38 reines issues de 10 colonies polygynes a montré que, non seulement toutes possédaient une spermathèque pleine, mais que, au total, 28 étaient physiologiquement fonctionnelles (ovaires bien développés, au moins 3 ovarioles de chaque côté, présence de plus de 2 ovocytes mûrs à la base des ovaires). De plus, 16 d'entre elles avaient pondu récemment avec la présence de corps jaunes parfaitement

visibles (voir Peeters, 1997). La polygynie chez cette espèce est donc fonctionnelle (Lachaud et coll., 2005).

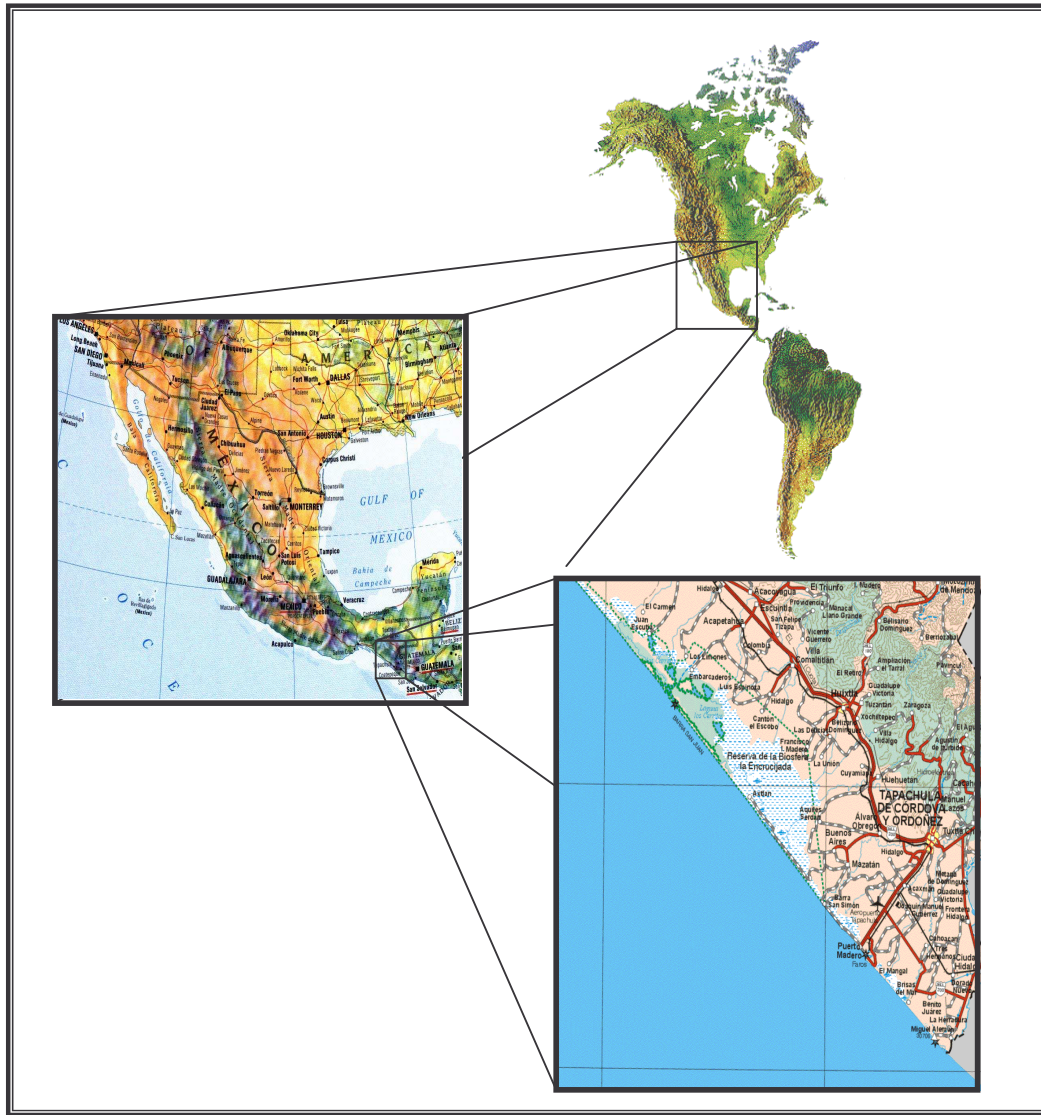


Figure I-04. Caractéristiques topographiques de la zone d'étude

Toutefois dans nos conditions de laboratoire, toutes les colonies polygynes deviennent monogynes au bout d'un certain temps très certainement en raison d'une baisse importante des pressions biotiques et abiotiques (absence de prédateurs, diminution de la compétition et disparition de la mortalité due aux inondations par la pluie) qui entraîneraient une moins grande pression pour pondre (Nonacs, 1988). Ainsi il ne serait pas nécessaire d'avoir plusieurs reines pour maintenir un effectif colonial important permettant la survie.

1.2 Les proies sur le terrain et en laboratoire

Au laboratoire, nous avons observé que les ouvrières de *G. sulcata* ne se nourrissaient pas de solutions sucrées mais qu'elles préféraient les proies vivantes et, dans une moindre mesure, les proies fraîchement tuées. Comme d'autres espèces du complexe *sulcata* (Lattke 1990), elles chassent toute une gamme de petits arthropodes : petits orthoptères de la famille des Arididae, petits coléoptères tel que le scolyte *Hypothenemus hampei* et d'autres espèces de fourmi (Longino, 1998 ; Vélez et coll., 2003). Nous leur avons donc fourni une alimentation constituée de proies fraîches et variées, à savoir, entre autres, des larves et des adultes de coléoptères (larves de *Tenebrio molitor* et adultes de *Rhyzopertha dominica*), des fourmis de l'espèce *Lasius flavus*, des grillons (*Gryllus assimilis*) et des drosophiles (*Drosophila melanogaster*).

1.3 Méthode d'étude

Les expériences ont été réalisées sur 12 colonies adultes (*composition en couvain : entre une dizaine et une quarantaine d'œufs, entre 15 et 65 larves et entre 10 et 50 cocons*) récoltées dans deux plantations de café (Station expérimentale de Rosario Izapa de l'INIFAP et Rancho « San Antonio » à Tuxtla Chico) près de Tapachula, Chiapas, Mexique. D'autres colonies, de même provenance, mais présentant dans la plupart des cas un développement moins complet, ont également été utilisées de façon occasionnelle.

Les colonies ont été installées dans une pièce thermostatée où la température et le taux d'humidité étaient maintenus respectivement à $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ et $60\% \pm 5\%$. La photopériode choisie a été de 12 heures de lumière suivies de 12 heures d'obscurité. Les nids (figure I-5), fabriqués en plâtre, ont été placés dans des aires de chasse fluonées de 30 x 45 cm de façon à ce que les ouvrières soient libres de circuler tout autour du nid sans cependant pouvoir sortir de l'aire (Figure I-6). Les fourmis disposaient d'un accès permanent à un distributeur d'eau et ont été approvisionnées régulièrement (au moins 6 fois par semaine) avec des proies fraîches (cf. supra), déposées dans l'aire de chasse.

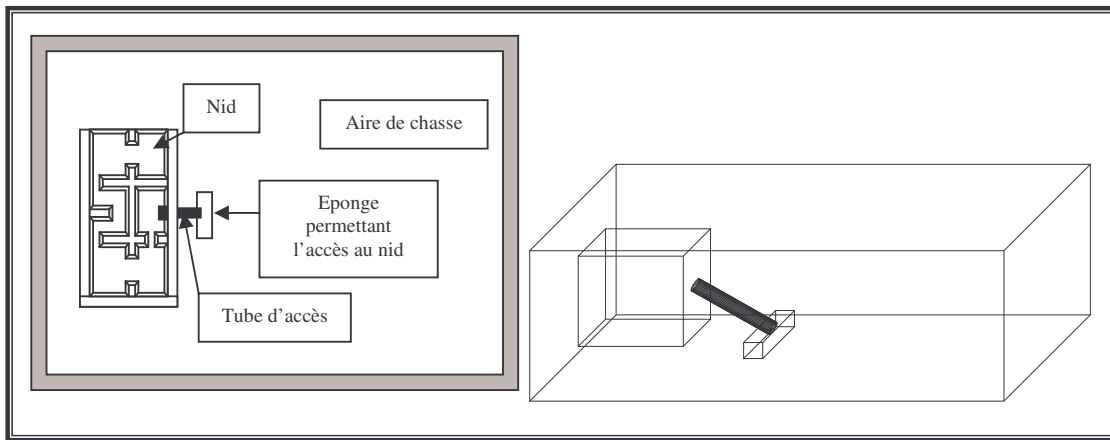


Figure I-05. Dispositif d'élevage - Vue de dessus et en 3 dimensions

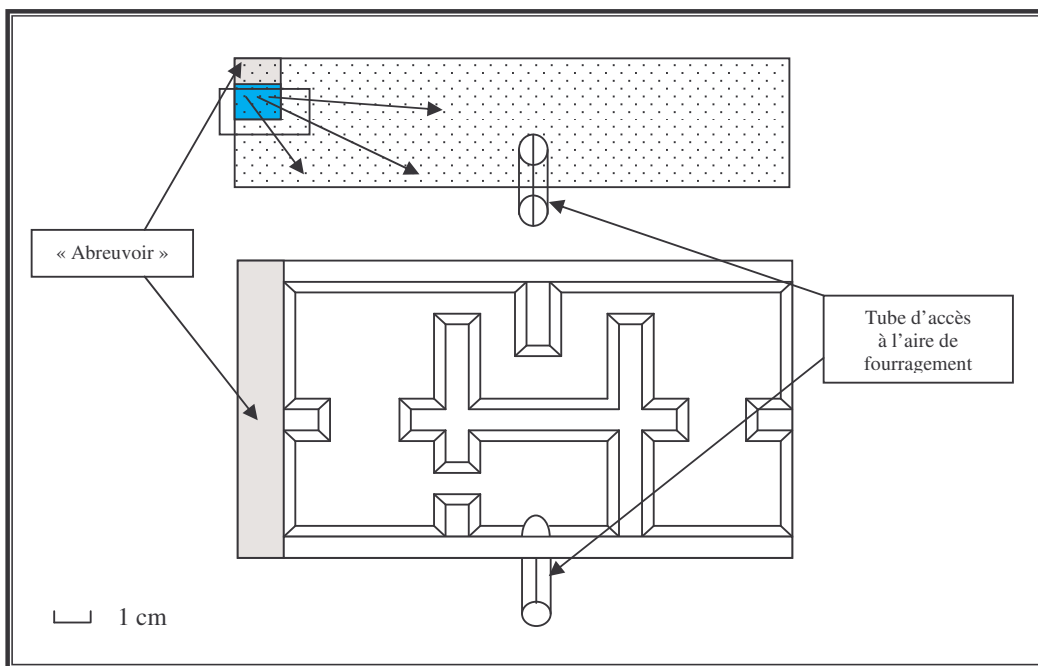


Figure I-06. Nid -vue de profil et vue de dessus

2 OBSERVATIONS SUR L'ORGANISATION SOCIALE

2.1 La division du travail et les spécialisations comportementales

2.1.1 Introduction

La vie en société est très largement répandue au sein du règne animal. Chez les insectes, elle présente divers degrés de coopération : de la simple interattraction jusqu'à l'extrême sophistication de l'organisation des insectes eusociaux. Avec ces derniers, apparaît la spécialisation d'individus dans la seule reproduction. Cette spécialisation nécessite toutefois une coopération de tous les individus, indispensable au maintien de l'homéostasie sociale et au développement normal des colonies. Les insectes eusociaux sont caractérisés par le recouvrement d'au moins deux générations, la coopération dans les soins aux jeunes et la division du travail ou polyéthisme. D'après Hölldobler et Wilson (1990), le polyéthisme contribue au succès écologique des insectes sociaux en augmentant l'efficacité et la fiabilité des colonies pour répondre à l'imprévu en étant capables de réaliser en parallèle des tâches différentes. Ainsi, les individus de la caste ouvrière se spécialisent en groupes fonctionnels pour certaines tâches comme le soin au couvain, la défense de la colonie ou la récolte alimentaire (Weir 1958, Wilson, 1971). L'existence de ces groupes fonctionnels entraîne la constitution d'un profil comportemental spécifique pour une espèce donnée (Fresneau, 1984 ; Pérez-Bautista et coll., 1985 ; Jaisson et coll., 1988). Ce profil caractérise l'importance relative de l'investissement dans les différentes tâches et permet de déterminer le niveau de spécialisation dans les différents groupes fonctionnels et notamment dans celui comprenant les individus en charge des activités de fourragement. Chez les fourmis ponéromorphes, il existe certaines espèces où seuls quelques individus sont engagés dans un fourragement solitaire avec possibilité de recruter ou non des congénères (par exemple des espèces exclusivement solitaires comme *Amblyopone pallipes* (Traniello, 1978 ; Lachaud, pers. comm.) ou *Pachycondyla apicalis* (Lachaud et coll., 1984 ; Fresneau, 1985), et des espèces capables de recruter comme *Ectatomma ruidum* (Lachaud et coll., 1984 ; Schatz et coll., 1997) ; dans d'autres espèces, tous les individus de la colonie réalisent des raids (comme par exemple *Leptogenys distinguenda* (Witte et Maschwitz, 2000)). Il apparaît évident que l'investissement d'un individu spécialisé dans l'approvisionnement alimentaire est plus important dans le premier groupe d'espèces que dans le second. Dans les espèces possédant des colonies à effectifs

relativement réduits, comme chez *G. sulcata*, et réalisant principalement un fourragement solitaire avec possibilité de recrutement de congénères pour le transport (Lattke 1995 ; Lachaud, obs. pers.), les choix réalisés par les quelques individus responsables de l'approvisionnement alimentaire présentent donc une importance cruciale.

Ce sous-chapitre a pour but de déterminer chez *G. sulcata*, le degré de spécialisation des ouvrières, et plus précisément des fourrageuses, et d'évaluer l'investissement qui en résulte au niveau de l'ensemble de la colonie.

2.1.2 Méthode d'observation

Comme préalable habituel à toute étude de division du travail, il a été nécessaire d'établir un inventaire de tous les actes réalisés par l'espèce étudiée ou « répertoire comportemental ». Ce répertoire a permis d'obtenir une description qualitative des différents comportements réalisés par les membres de la colonie et a servi de guide pour l'étude quantitative (Corbara et coll., 1986 a et b ; Rubin et coll., 1989). L'étude a été réalisée sur une colonie (colonie 1) comprenant au départ 61 individus (1 reine et 60 ouvrières), marqués individuellement sur la partie dorsale selon un code de couleur peint au niveau de trois emplacements distincts (un sur le thorax et deux sur l'abdomen). La reine n'a pas été marquée afin de pouvoir la distinguer plus facilement des autres et pour éviter tout risque de mortalité lors de la manœuvre de marquage. *Le premier jour d'observation, le couvain été réparti de la manière suivante : un paquet d'une trentaine d'œufs, 65 larves et 48 cocons.*

Pendant les observations, le nid a été placé sous une loupe munie d'un éclairage pour permettre une identification correcte des fourmis. L'enregistrement des données comportementales a été réalisé selon la méthode du « balayage visuel » (ou *visual scanning*, voir Altmann, 1974 ; Villet, 1991) à raison de 7 à 8 balayages par jour pendant plusieurs jours consécutifs. A chaque balayage, nous avons noté le comportement de chacune des 61 fourmis ce qui a permis d'obtenir le profil comportemental de l'ensemble de la colonie. *D'après Fresneau et Dupuy (1988) et repris ensuite par Villet (1991), entre 65 et 400 balayages il n'y a pas de différence dans les groupes d'individus donnés par l'analyse statistique.* Nous avons ainsi effectué 65 balayages avec un total de 3965 actes comportementaux enregistrés.

Les données brutes obtenues ont été compilées pour obtenir une matrice présentant la fréquence d'occurrence de tous les items du répertoire comportemental, c'est à dire des différents comportements observés (éthogramme de la colonie). Pour une meilleure lisibilité de l'éthogramme social, les comportements ont été regroupés en catégories comportementales les plus homogènes possibles au regard de leur rôle fonctionnel au sein de la colonie. Cette nouvelle matrice synthétique a été utilisée pour obtenir un dendrogramme par le biais d'une analyse de classification hiérarchique sur SPSS 10 (utilisant le carré de la distance euclidienne et la distance moyenne entre les classes) à partir des différents profils comportementaux individuels et selon leur degré d'analogie. Le dendrogramme fait alors apparaître des groupes d'individus dont le profil comportemental est proche. A partir des catégories comportementales et de la fréquence de réalisation de ces comportements par les différents groupes d'individus, un sociogramme a été construit de façon à ce que les spécialisations de chaque groupe dans chacune des catégories comportementales apparaissent en diagonale sur le profil général de la colonie (Fresneau et coll., 1982 ; Jaisson et coll., 1988 ; Fresneau et Dupuy, 1988 ; Villet, 1991).

2.1.3 Résultats

Le répertoire comportemental présenté ici n'est pas exhaustif, et ce pour deux raisons. D'une part parce que le nombre d'items comportementaux dépend de la précision avec laquelle l'observateur définit chaque item (Jaisson et coll., 1988 ; Corbara et coll., 1989) et d'autre part parce que nos observations ne concernent, pour l'essentiel, que ce qui se déroule dans le nid et ne détaillent pas les activités réalisées à l'extérieur.

Le répertoire comportemental élaboré dans cette étude est constitué de 41 comportements dont la fréquence d'occurrence (en pourcentage) est donnée dans l'éthogramme de la colonie (Tableau II-a).

Comportement	Abréviation	Fréquence d'occurrence (%)
Position en anneau sur les œufs	An O	5,47
Soins aux larves	SL	13,20
Soins aux cocons	SC	1,89
Soins aux œufs	SO	0,40
Soins aux nymphes	SNy	0,83
Ponte	Ponte	0,13
Toilette individuelle	TI	9,56
Toilette donnée	TD	4,59
Toilette reçue	TR	3,96
Transport de débris	TrD	4,46
Garde devant les œufs	GO	0,03
Garde sur les larves	GL	0,33
Garde sur les cocons	GC	1,36
Garde à l'entrée du nid	GE	3,05
Garde à l'intérieur du nid (sauf à l'entrée et sur le couvain)	GIN	9,51
Déplacement dans le nid	EN	7,16
Déplacement sur les cocons	ENC	8,95
Entretien du nid	Ent	2,57
Alimentation donnée aux larves	DML	1,46
Transport d'une larve sur une proie	Tr LP	0,38
Transport d'une larve	Tr L	1,61
Transport d'un cocon	Tr C	1,84
Transport d'un paquet d'œufs	Tr O	0,43
Transport d'une nymphe	Tr Ny	0,08
Transport d'une proie à l'intérieur du nid	Tr P	0,40
Transport collectif d'une proie à l'intérieur du nid	Trc P	0,18
Fourragement (extérieur)	F	2,22
Capture d'une proie (extérieur)	Hunt	0,28
Découpe une proie	DP	2,60
Retour au nid avec une proie (extérieur)	Ret	0,15
Aide à éclosion des cocons	AE	1,39
Découpe un cocon vide	DC	0,83
Découpe un cadavre	DCA	0,20
Transporte un cadavre	Tr CA	0,05
Alimentation sur une proie	MP	1,34
Contact antennaire interindividuel	CA	0,28
Inactivité sur les œufs	INO	0,05
Inactivité sur les larves	INL	0,48
Inactivité sur les cocons	INC	1,54
Inactivité à l'entrée du nid	INE	0,81
Inactivité à l'intérieur du nid (Hors INE, et IN sur couvain)	IN	3,98

Tableau II-a : Répertoire comportemental et éthogramme de la colonie

Comme chez les *Ectatomma*, les œufs sont regroupés en un amas compact. Cependant, on observe des comportements spécifiques peu courants, voire même atypiques pour des ponéromorphes, qui nécessitent une mention particulière. C'est le cas du comportement noté « anneau sur les œufs » qui correspond à la position des ouvrières qui maintiennent hors-sol le paquet d'œufs dont elles ont la charge en positionnant leur corps en anneau autour de ce paquet d'œufs tout en s'appuyant sur une paroi verticale du nid (Figure II-1 B).

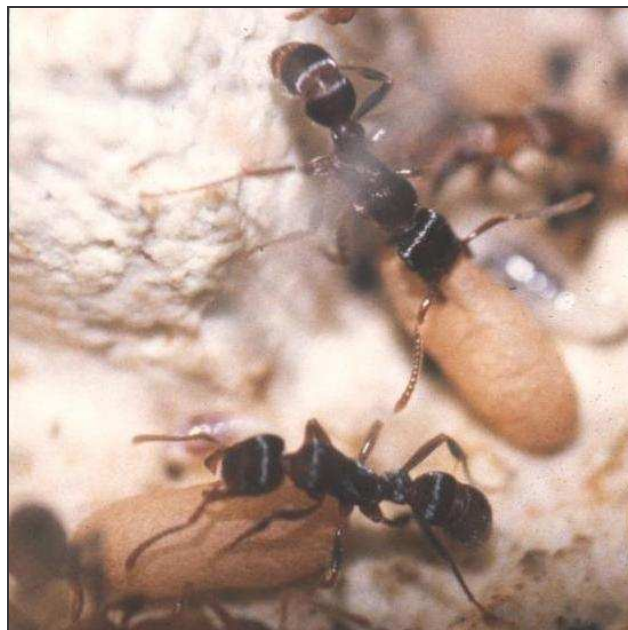
L'observation des soins aux nymphes indique la présence rare, chez les ponéromorphes, de nymphes nues occasionnelles, aux cotés des cocons dont la présence est plus habituelle. Les gardes et l'inactivité sont deux comportements où les ouvrières restent immobiles mais la différence réside dans la position des antennes qui sont pointées vers l'avant à l'horizontale pendant les gardes (Figure II-1 C ouvrière du bas) et sont pendantes quasiment jusqu'au sol pendant les phases d'inactivité (Figure II-1 A).



A



B



C

Figure II-01. A : inactivité ; B : comportement de mise hors sol des œufs les ouvrières se placent en anneau ; C : soin au couvain (transport d'un cocon ouvrière du haut et garde sur les cocons ouvrière du bas) .

Dans un second temps les 41 comportements élémentaires ont été regroupés sur la base d'une analogie fonctionnelle en 13 catégories comportementales permettant de représenter le profil de la colonie (Tableau IIb, Figures II-2 et II-3). *Les inactivités et les gardes au niveau du couvain n'ont pas été considérées comme telles mais comme des soins passifs au couvain car tout comportement qui met en contact l'ouvrière et le couvain indique que ce comportement est orienté spécifiquement vers lui.*

Catégorie comportementale	Comportements regroupés
Soins au couvain - œufs (SCO)	Tous les comportements en relation directe avec les œufs comme la ponte (Ponte), les soins aux œufs (SO), la position en anneau sur les œufs (An O), le transport d'un paquet d'œufs (TrO), la garde devant les œufs (GO) et l'inactivité sur les œufs (INO)
Soins au couvain - larves (SCL)	Tous les comportements directement en relation avec les larves comme les soins aux larves (SL), le transport d'une larve (TrL), transporter une larve sur une proie (Tr LP), donner à manger aux larves (DML), la garde sur les larves (GL) et l'inactivité sur les larves (INL)
Soins au couvain - cocons (SCC)	Soins aux cocons (SC), le transport de cocon (Tr C), les gardes sur les cocons (GC), les déplacements sur les cocons (ENC), l'inactivité sur les cocons (INC) et l'aide à éclosion (AE)
Soins au couvain - nymphes (SCN)	Soins aux nymphes (SNy) et le transport de Nymphes (TrNy).
Interactions sociales (IS)	Toilettes données (TD), les toilettes reçues (TR) et les contacts antennaires interindividuels (CA)
Toilette individuelle (TI)	Correspond à la toilette individuelle (TI) uniquement
Alimentation (Alim)	Regroupe l'alimentation sur une proie (MP), découpe la proie (DP), le transport d'une proie (TrP) et le transport collectif d'une proie (TrcP)
Exploration du nid (EN)	Correspond au déplacement dans le nid (EN)
Nettoyage du nid (NET)	Regroupe l'entretien du nid (Ent), les transports de débris (TrD), le transport de cadavre (TrCA), découpe un cocon vide (DC) et découpe un cadavre (DCA)
Gardes à l'intérieur du nid (GIN)	Correspond aux gardes réalisées à l'intérieur du nid (ni à l'entrée ni vers le couvain) (GIN)
Gardes à l'entrée du nid (GE)	Correspond aux gardes réalisées à l'entrée du nid (GE) et l'inactivité à l'entrée du nid (INE)
Inactivité (IN)	Correspond à l'inactivité dans le nid (IN) sauf quand elle est réalisée sur le couvain ou à l'entrée du nid
Activités à l'extérieur du nid (AEN)	Regroupe le fourragement (F), la capture de proies (Hunt) et le retour au nid avec une proie (Ret).

Tableau II-b : Détail des 13 catégories comportementales

L'analyse de classification hiérarchique permet d'établir un dendrogramme où les individus sont regroupés selon la similarité de leurs profils comportementaux. (Figure II-2).

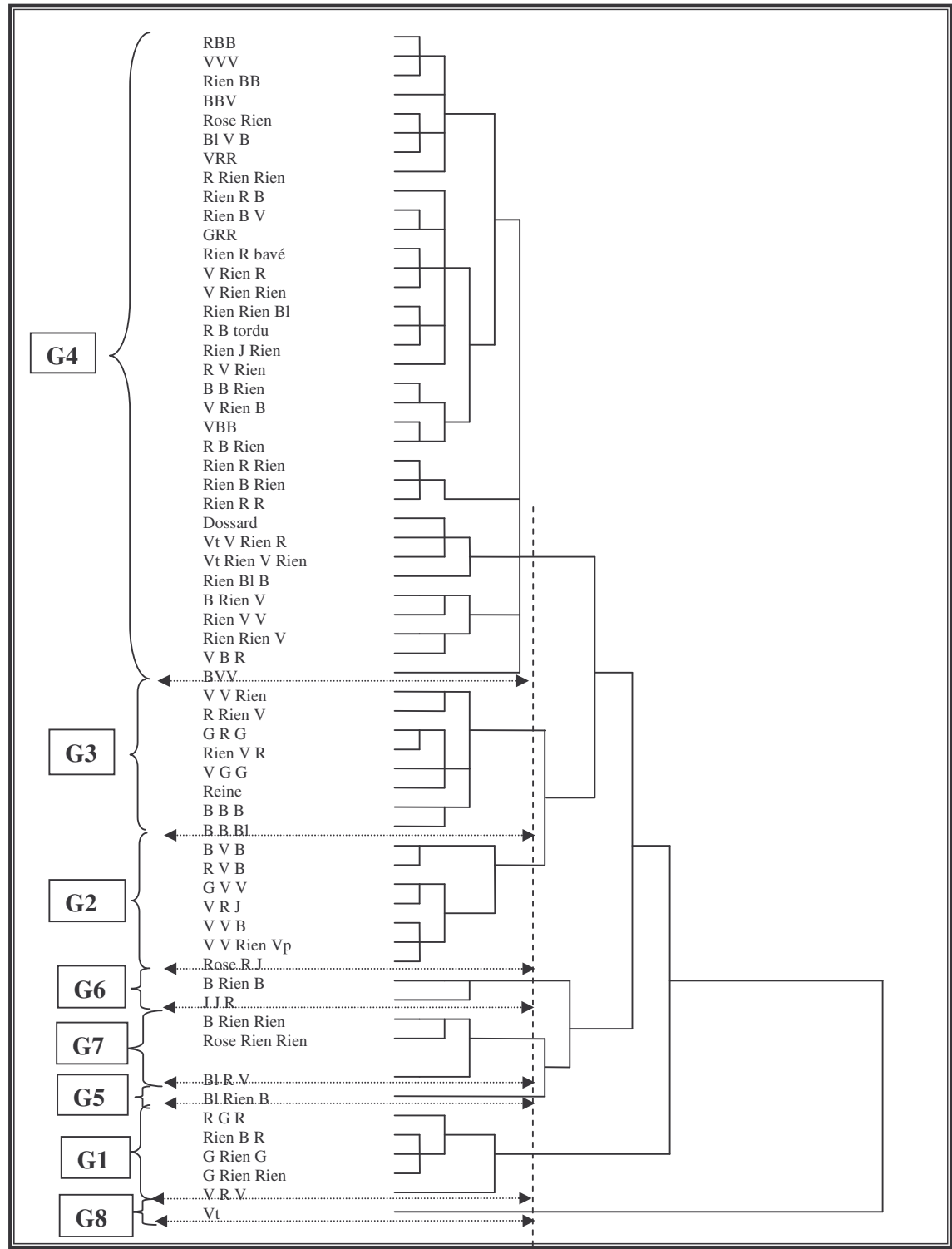


Figure II-02 : Dendrogramme obtenu par analyse de classification hiérarchique (carré de la distance euclidienne – distance moyenne entre les classes) des différents profils comportementaux individuels selon leur degré d'analogie.

Le nombre de groupes d'individus est déterminé à la fois en fonction de la précision nécessaire pour l'analyse et en évitant un trop grand nombre de groupes rendant complexe l'exploitation des résultats. Dans le cadre de notre travail, 8 groupes ont été retenus présentant chacun une bonne homogénéité sur le plan comportemental. Il est ainsi possible de définir un profil comportemental pour la colonie dans son ensemble et pour chaque groupe sous forme de sociogramme. Le sociogramme (Figure II-3) a été construit sur la base des 13 catégories comportementales retenues et des 8 groupes fonctionnels obtenus par l'analyse de classification hiérarchique ce qui conduit aux 8 sous-castes comportementales suivantes :

- **Groupe 1** : groupe comportant 5 individus caractérisés par l'importance des soins donnés aux larves (SCL) et aux œufs (SCO) qui représentent l'essentiel de leur activité (57 % de l'ensemble des activités du groupe).
- **Groupe 2** : groupe de 7 individus caractérisés par l'importance des soins donnés aux œufs (SCO), aux larves (SCL), aux nymphes (SCN) et surtout aux cocons (SCC), ainsi que par une participation importante au nettoyage du nid (NET), le tout représentant 68 % de l'ensemble de l'activité du groupe.
- **Groupe 3** : groupe de 8 individus (dont la reine) caractérisés par l'importance des soins donnés aux œufs (SCO), aux cocons (SCC), aux nymphes (SCN), et surtout aux larves (SCL), l'ensemble représentant 65 % des activités du groupe.
- **Groupe 4** : c'est le plus grand groupe fonctionnel, car il comprend 34 individus : ce groupe se caractérise par la réalisation relativement importante de tâches non spécifiques comme les toilettes individuelles (TI), les interactions sociales (IS), la garde à l'intérieur du nid (GIN), l'exploration du nid (EN) et le nettoyage (NET) et l'inactivité (IN) qui représentent au total 61% de l'ensemble des activités du groupe. C'est le groupe présentant la plus forte inactivité avec des comportements orientés vers l'extérieur du nid très réduits.
- **Groupe 5** : ce groupe ne comporte qu'un seul individu spécialisé dans le nettoyage du nid (NET), dans l'exploration du nid (EN), dans l'inactivité

(IN) et dans les activités à l'extérieur du nid (AEN) représentant au total 54 % de l'ensemble de ses activités.

- **Groupe 6** : le groupe comporte 2 individus dont l'activité est caractérisée par l'importance de l'alimentation (Alim), des gardes à l'entrée du nid (GE), des activités à l'extérieur du nid (AEN) et dans une moindre mesure, par l'exploration du nid (EN), pour un total de 58 % de l'ensemble des activités du groupe.
- **Groupe 7** : groupe de 3 individus caractérisés par l'importance des activités à l'extérieur du nid (AEN), des interactions sociales (IS), de l'alimentation (Alim) et de la garde à l'entrée du nid (GE) soit au total 51 % de l'ensemble des activités du groupe.
- **Groupe 8** : ce groupe ne comporte qu'un seul individu hyperspécialisé caractérisé par l'importance des activités à l'extérieur du nid (hyperspécialisation : activité qui représente à elle seule 43% de l'activité globale de cet individu) (AEN), de l'alimentation (Alim), des gardes à l'entrée du nid (GE) et du nettoyage du nid (NET), représentant au total 75 % de l'ensemble de ses activités.

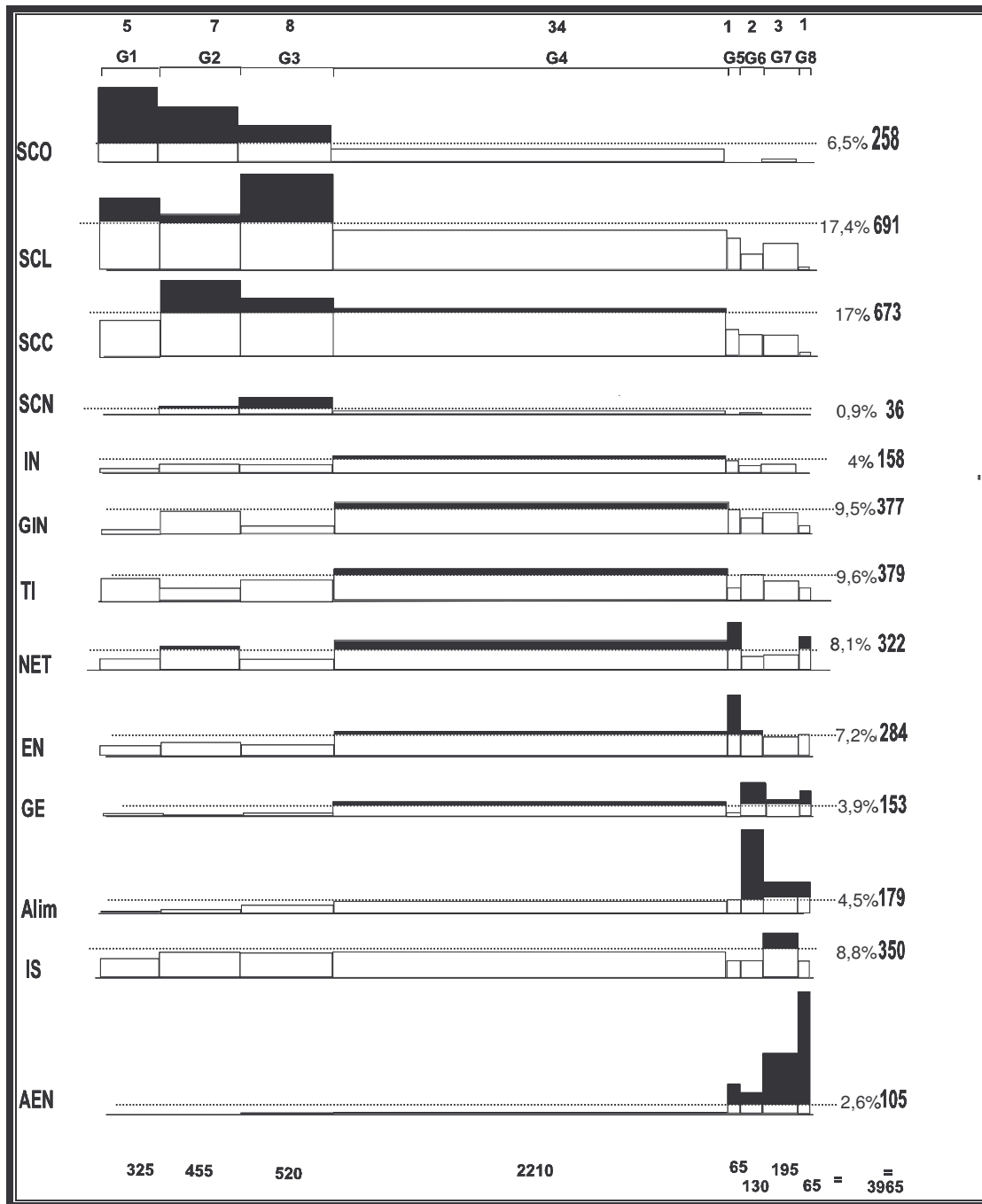


Figure II-03: Sociogramme de la colonie de *Gnamptogenys sulcata*. Les parties en noir correspondent au pourcentage situé au-dessus de la fréquence moyenne d'occurrence de la tâche (ligne pointillée) sur l'ensemble de la colonie, reflétant ainsi la spécialisation fonctionnelle du groupe. Les chiffres à droite représentent le nombre d'actes correspondant à chaque catégorie comportementale. Les chiffres situés en haut de la figure représentent l'effectif de chaque groupe fonctionnel (la largeur de chaque colonne étant proportionnelle à cet effectif) et ceux du bas le nombre d'actes réalisés par les individus de chaque groupe fonctionnel.

2.1.4 Discussion

Les résultats précédents montrent qu'il existe une spécialisation marquée des ouvrières au sein des différents groupes fonctionnels. Les individus se répartissent en effet en trois grands groupes fonctionnels : un premier groupe ($n = 20$) spécialisé dans les activités orientées vers le couvain, un deuxième groupe intermédiaire ($n = 34$), non spécialisé ou très modérément orienté vers des activités non spécifiques telles que la garde à l'intérieur du nid, les toilettes individuelles et le nettoyage à l'intérieur du nid, et enfin un troisième groupe ($n = 7$) qui montre une spécialisation marquée pour les activités orientées vers l'extérieur.

Les spécialisations les plus nettes sont retrouvées dans ce troisième groupe, où existent des individus très spécialisés dans la maintenance du nid ($n = 1$), la découpe des proies à l'entrée du nid ($n = 2$) ou encore l'activité de fourragement ($n = 1$). Même si la plupart des tâches sont réalisées au moins une fois par tous les individus de la colonie, le sociogramme de *G. sulcata* confirme l'existence d'individus spécialistes voire hyperspécialistes (comme l'individu du groupe 8) d'une catégorie comportementale donnée, à l'image de ce qui a été observé chez une autre Ectatomminae, *E. ruidum* (Schatz et coll., 1995).

Bien que cette étude ne soit réalisée que sur une colonie, la division du travail au sein de l'espèce *G. sulcata* *s'organiserait* autour de deux catégories d'individus, l'une constituée d'hyperspécialistes soit dans les soins au couvain soit dans les activités orientées vers l'extérieur, et l'autre faite d'un groupe assez important d'individus qui réalisent de manière moyenne l'ensemble des tâches non spécifiques.

Le profil comportemental global de la colonie présente quant à lui trois caractéristiques principales :

- Un important niveau d'activité générale,
- Un fort investissement dans des actes orientés vers le couvain (œufs, larves, cocons et nymphes). *La quantité de couvain et l'effectif de la colonie colonie utilisée ici sont compris dans l'écart de quantité de couvain (entre 0 et 193 larves et entre 0 et 660 cocons), et l'écart d'effectifs (entre 2 et 703 individus), rencontrés sur le terrain (Lachaud et coll., 2005).*

- Un faible investissement dans des actes tournés vers l'extérieur du nid.

Le niveau d'activité générale est en effet très élevé puisque le pourcentage d'inactivité est seulement de 4%, l'inactivité étant considérée comme un comportement à part entière ayant une importance spécifique dans le fonctionnement de la société (Corbara et coll., 1989 ; Villet, 1991). *En effet certains auteurs ont fait l'hypothèse que ces individus inactifs constitueraient une réserve d'individus mobilisables pour répondre aux besoins qui pourraient brusquement survenir (Weir, 1958a et b ; Lenoir, 1979 ; Mirenda et Vinson, 1981 ; Fresneau et Dupuy, 1988, Corbara, 1991) comme par exemple, défendre le nid d'une intrusion.* Ensuite, l'investissement de la colonie en actes tournés vers le couvain représente plus de 40 % des actes réalisés par cette colonie dans son ensemble, avec des actes surtout orientés vers les cocons ou les nymphes (17,9%) et les larves (17,4%) par comparaison avec ceux orientés vers les œufs (6,5%). De plus, plusieurs actes non spécifiques réalisés à l'intérieur du nid représentent une proportion assez importante de l'activité coloniale (9,6% de toilettes individuelles, 9,5% de gardes à l'intérieur du nid et 8,8% d'interactions sociales) ce qui peut expliquer, au moins en partie, le faible investissement de la colonie dans les activités à l'extérieur du nid, qui ne représentent que 2,6 % des actes réalisés par la colonie dans son ensemble.

Au total, parmi les 61 individus qui composent la colonie, une seule fourmi appelée « fourmi élite » est en charge de près du tiers (26,7%) des actes liés au fourragement.

Ces particularités comportementales de *G. sulcata* ont été comparées à neuf autres espèces de fourmis dites « primitives » sur la base de ces trois caractéristiques principales (Tableau II-c). Ces espèces ont été étudiées dans les mêmes conditions que *G. sulcata* (méthode d'observation et conditions d'élevage similaires). Elles correspondent à trois espèces de la sous-famille des Ectatomminae comme *G. sulcata* (toutes du genre *Ectatomma*), à cinq autres ponéromorphes appartenant à d'autres sous-familles (une Amblyoponinae et quatre Ponerinae du genre *Pachycondyla*), et à une Nothomyrmecinae.

Pour pouvoir comparer les profils comportementaux de ces différentes espèces, il a été nécessaire de regrouper dans la catégorie « inactivité » (IN, tableau II-c) les gardes à l'intérieur du nid (GIN) et l'inactivité (IN) car ces deux catégories comportementales n'avaient pas été différenciées dans toutes les études.

Cette comparaison interspécifique montre que *G. sulcata* semble occuper une position particulière par rapport aux autres espèces. A l'exception de *Pachycondyla apicalis*, elle correspond en effet à l'espèce dont le niveau d'activité générale est le plus important parmi les 10 espèces étudiées (Tableau II-c). Inversement, *G. sulcata* montre une inactivité plus faible que les autres ponéromorphes. Pour ce qui concerne l'investissement dans les soins au couvain, *G. sulcata* montre également le deuxième taux le plus important parmi les espèces comparées. Avec *P. apicalis*, le niveau d'investissement dans les soins au couvain chez *G. sulcata* est de 1,5 à 2 fois supérieur à celui des autres Ectatomminae. De plus, *G. sulcata* se trouve être l'espèce qui réalise le plus de nettoyages du nid et parmi celles qui réalisent le plus de toilettes individuelles et d'activités en rapport avec l'alimentation. Enfin, en ce qui concerne les activités à l'extérieur du nid, *G. sulcata* se situe parmi les espèces présentant le pourcentage le plus faible, entre 2 et 10 fois plus faible que les autres Ectatomminae. (Tableau. II-c).

Espèce	SCO	SCL	SCC	IS	TI	Alim	EN	NET	IN	GE	AEN
<i>Amblyopone pallipes</i> (Lachaud et coll., 1988)	1,56	10,34	5,58	9,55	7,49	0,34	14	0,61	41,62	4,41	4,64
<i>Ectatomma ruidum</i> (Corbara et coll., 1989)	0,45	11,36	8,89	18,6	10,64	4,03	18	0,62	20,57	3,06	4,27
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Fresneau et coll., 1982 et données non publiées)	1,41	10,16	10,7	4,19	8,26	3,97	15	1,1	19,56	2,06	23,4
<i>Ectatomma permagnum</i> (Schatz, données non publiées)	0,79	19,50	4,76	13,5	5,91	2,67	7,45	7,81	14,62	9,57	2,24
<i>Pachycondyla apicalis</i> (Fresneau et Lachaud, données non publiées)	4,26	13,24	25	4,37	8,63	8,38	11	0,24	10,94	1,34	13
<i>Pachycondyla obscuricornis</i> (Fresneau, 1984)	3,88	9,27	10,6	16,6	6,69	3,54	6,8	0,29	24,66	2,32	15,3
<i>Pachycondyla unidentata</i> (Lachaud, données non publiées)	1,75	4,89	7,08	7,68	7,09	1,71	15	1,35	25,21	0	6,93
<i>Pachycondyla villosa</i> (Perez-Bautista et coll., 1985 et données non publiées)	7,95	5,34	1,62	3,32	7,44	1,39	19	0,15	28,71	1,62	23,8
<i>Nothomyrmecia macrops</i> (Jaisson et coll., 1992)	0	6,62	5,03	0,77	4,16	1,04	13	0,61	65,58	2,86	0,17
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (ce travail)	6,51	17,43	17,9	8,83	9,56	4,51	7,2	8,12	13,49	3,86	2,65
Place	2	2	2	5	2	2	9	1	9	3	8

Tableau II-c : Comparaison des profils comportementaux de 10 espèces étudiées selon la même méthodologie. (La dernière ligne du tableau correspond à la place de *G. sulcata* par rapport aux neuf autres espèces).

*Si on compare la quantité de couvain présente dans la colonie observée ici et celle présente dans des colonies de *E. ruidum* de taille similaire (Corbara, 1991), elles sont assez proches (entre 20 et 40 œufs, entre 35 et 60 larves, et entre 18 et 45 cocons pour *E. ruidum* par rapport aux 30 œufs, 65 larves et 48 cocons pour *G. sulcata*). De manière similaire, la quantité de couvain chez *Pachycondyla apicalis* (Fresneau, 1994) se répartit ainsi : entre 0 et 122 œufs, entre 0 et 150 larves, et entre 0 et 176 cocons. *G. sulcata* semble donc pas présenter une quantité de couvain particulièrement élevée comparée à ces deux autres ponéromorphes.*

L'activité générale chez *G. sulcata* est donc très orientée vers les soins au couvain et sa protection, *et n'est a priori pas due à une abondance particulière du couvain dans cette espèce.* Cette orientation semble se confirmer par l'existence d'un comportement rencontré uniquement chez *G. sulcata*, à savoir le maintien quasi permanent "hors-sol" des œufs, assuré par quelques ouvrières et correspondant au comportement qui consiste à se positionner en anneau sur les œufs (AnO). Ce comportement permet d'isoler les œufs du substrat et, *a priori*, de les maintenir dans des conditions optimales. Les ouvrières manipulent le paquet en le scindant régulièrement en deux pour prodiguer des soins à tous les œufs de manière équivalente car si la configuration spatiale du paquet ne change pas, les œufs se situant au milieu sont plus difficilement atteints et donc moins bien soignés. De plus on peut imaginer que les œufs ainsi disposés sont plus facilement et rapidement transportables en cas de menace extérieure au nid (attaque d'animaux ou inondation par exemple). Ceci constituerait un avantage écologique découlant du type de nidification de *G. sulcata*.

En conclusion, bien que la méthodologie employée ne permette pas une analyse très fine des activités se déroulant à l'extérieur du nid, nous avons pu néanmoins démontrer le faible niveau d'investissement de la colonie dans les activités liées au fourragement.

Par ailleurs, la majorité des comportements liés au fourragement ne sont réalisés que par un nombre extrêmement réduit d'individus (82 % de la tâche réalisés par 6 individus seulement dans la colonie étudiée). Sur l'ensemble des colonies que nous avons utilisées dans les différentes expériences réalisées pour ce travail, le groupe hyper-spécialisé dans les activités de fourragement n'est constitué que de un à quatre individus. Cette spécialisation extrême, témoin d'une grande variabilité interindividuelle tant qualitative que quantitative, reste cependant commune chez les

fourmis. Cette variabilité d'activité individuelle des fourrageuses entraînant l'hyperspécialisation d'un très petit nombre d'ouvrières dans cette fonction, ou « élitisme », permet d'augmenter leur expérience individuelle et leur efficacité dans le fourragement (Schatz et coll, 1994, 1995, 1999a). Ces individus « spécialistes-élites », terme décrit par Oster et Wilson (1978), ont ainsi une importance primordiale dans la survie de la colonie. Cet élitisme est retrouvé chez des genres plus évolués qui réalisent du recrutement de masse comme *Formica* (Combes, 1935, 1937) où il existe des variations interindividuelles de l'activité de fourragement allant de l'inactivité à l'hyperactivité. Chez *Lasius niger* (Lenoir et Ataya, 1983) ou chez *E. ruidum* (Schatz et coll., 1995), il existe également des niveaux d'activité différents chez les fourrageuses qui se divisent en spécialistes et hyperspécialistes (Figures II-4). Les individus spécialistes d'une tâche sont ceux qui présentent un niveau de réalisation supérieur au niveau moyen de réalisation de la tâche par les individus du groupe réalisant cette tâche. Le critère d'élitisme a été défini comme correspondant au niveau de réalisation d'une tâche supérieur à 2 fois le niveau moyen de réalisation de la tâche par l'ensemble des individus réalisant cette tâche (Figure II-4). Ainsi, pour les soins aux larves on obtient 23 ouvrières spécialistes et 3 ouvrières spécialistes-élites, et, pour les activités à l'extérieur du nid, nous obtenons 3 spécialistes et 3 spécialistes-élites. On retrouve bien ainsi la forte implication de l'ensemble des individus de la colonie dans les SCL dont presque la moitié (26 individus sur 61 soit 42,6 %) sont des spécialistes voire des hyperspécialistes. De plus, on confirme le faible nombre d'individus spécialisés dans les AEN, ici au nombre de 6.

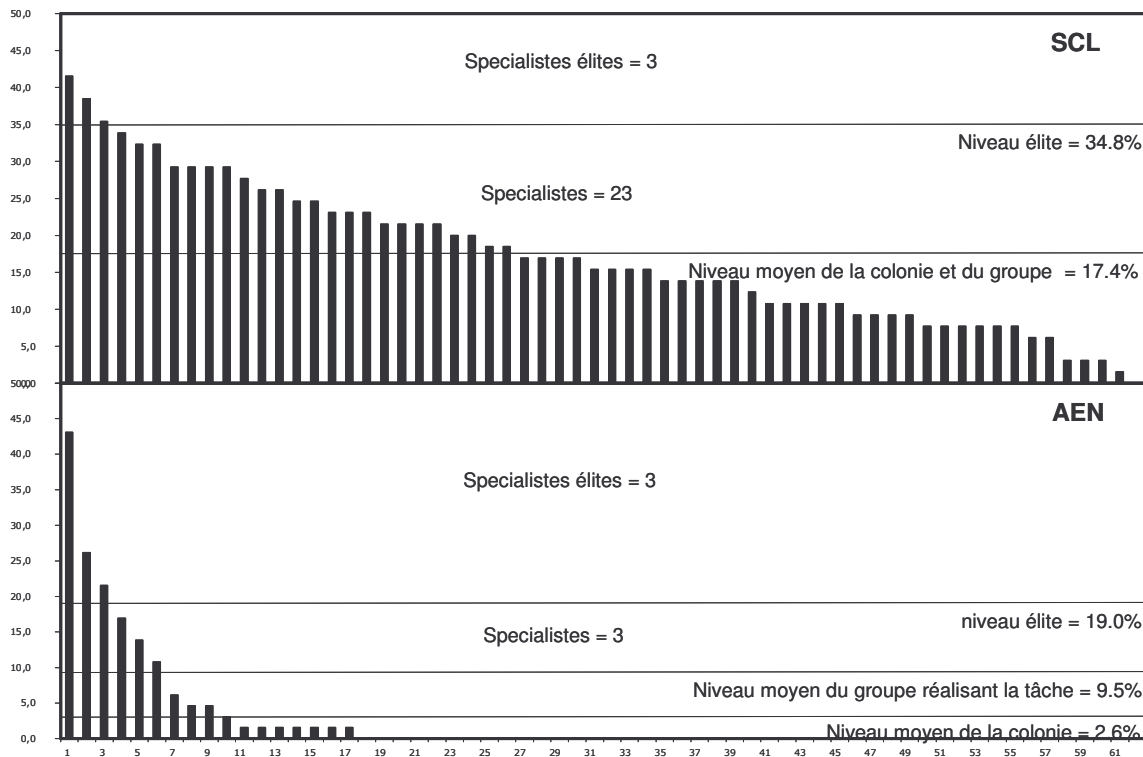


Figure II-04 : Répartition des individus vis-à-vis de leur investissement dans les soins aux larves (SCL : soins au couvain - larves) et les activités à l'extérieur du nid (AEN).

L'étude de l'importance de ces spécialisations comportementales des ouvrières dans le fourragement est présentée dans les chapitres suivants.

Mais auparavant, l'étude du décours temporel de l'apparition de ces spécialisations au sein de la colonie nous permettra, dans la suite de ce chapitre, d'explorer les modalités d'acquisition de ces fonctions particulières par les individus investis dans l'approvisionnement alimentaire.

2.2 Le polyéthisme d'âge

2.2.1 Introduction

Les insectes sociaux, plus particulièrement les insectes eusociaux tels que les abeilles ou la plupart des espèces de fourmis, présentent non seulement une division du travail au sein de la caste ouvrière mais une flexibilité dans le temps de ce polyéthisme. Les individus passent ainsi au cours de leur vie d'une tâche à une autre en fonction de leur âge. Ce phénomène de polyéthisme temporel est observé tant dans les sous-familles considérées comme les plus primitives, par exemple chez les ponéromorphes (Lachaud

et Fresneau, 1987 ; Lachaud et coll., 1988 ; Pratt, 1994 ; Masuko, 1996 ; Pie, 2002), que chez les espèces plus évoluées (Wilson, 1971 et 1980 ; Brandão, 1978 ; Calabi et Traniello, 1989). Ces travaux ont montré que les tâches de soins au couvain sont plutôt réservées aux jeunes individus tandis que les activités à l'extérieur du nid sont menées par les individus âgés possédant une expérience individuelle plus importante.

Pour décrire la mise en place et l'évolution des spécialisations comportementales chez *G. sulcata*, nous avons réalisé le suivi individuel de jeunes ouvrières toutes écloses le même jour et constituant ainsi des individus appartenant à une même cohorte d'âge.

2.2.2 Méthode

Une colonie (colonie 2) récoltée à Tapachula (Soconusco, Chiapas, Mexique) contenant une reine, 71 ouvrières et du couvain (un paquet d'œufs, 59 larves, 37 cocons au départ de l'expérience) a servi de support aux expérimentations décrites dans ce chapitre. Les six ouvrières écloses au jour 1 sont marquées par de petits points de peinture sur le thorax et l'abdomen.

Selon la méthode élaborée par Altmann (1974), puis reprise par Villet (1991), nous avons réalisé deux « *scannings* » visuels par jour des six individus et ce pendant 60 jours. Le nombre limité de *scannings* quotidiens est dû à des contraintes temporelles imposées à l'expérimentateur par l'observation sur d'autres colonies le matin de l'effet du jeûne sur le comportement prédateur. Il nous a ainsi été possible de ne réaliser qu'un seul *scanning* le matin pendant cette période et, par souci d'équilibre, un seul *scanning* a été réalisé les après-midi correspondant. Le répertoire comportemental est le même que celui utilisé dans la première partie de ce chapitre pour l'observation de la division du travail.

Blatrix (2000) a déterminé chez *G. striatula* que la durée nécessaire à la pigmentation définitive des ouvrières néonates était de 11 jours. Des observations préalables (obs. pers.) semblent indiquer que cette période serait équivalente chez *G. sulcata*. Afin de s'assurer que notre première période d'observation englobe bien cette période de pigmentation nous avons regroupé les résultats dans cinq périodes successives d'observations de 12 jours. Cette séparation arbitraire nous permet de suivre l'évolution temporelle des profils comportementaux des six individus, et ce de manière soit groupée soit individuelle.

2.2.3 Résultats

L'étude de la distribution de la fréquence de réalisation des comportements au cours du temps a permis de préciser l'évolution des tâches tout au long des 2 mois d'observation. L'évolution des profils groupés pour les six fourmis montre l'apparition ou la disparition de comportements au cours des périodes successives de 12 jours (Figure II-5).

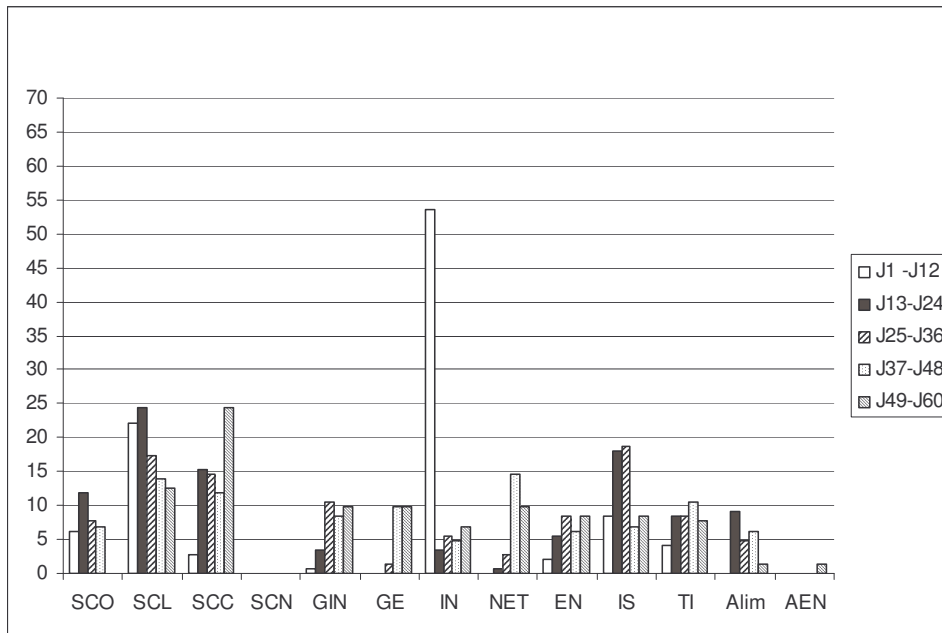


Figure II-05. Comparaison des taux de tâches effectuées au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation pour l'ensemble des 6 individus de la même cohorte.

En dehors de certaines activités peu spécifiques comme l'inactivité (IN), les toilettes individuelles (TI), l'exploration du nid (EN) et les interactions sociales (IS), seules deux activités fonctionnellement importantes pour la colonie s'expriment d'une manière forte durant la première période : les soins aux œufs (SCO) et surtout les soins aux larves (SCL). Les gardes à l'intérieur du nid (GIN) et les soins aux cocons (SCC) s'expriment aussi au cours de cette première période d'observation mais de manière très faible. Les autres activités n'apparaissent qu'à partir de la 2^{ème} période ou même beaucoup plus tard pour les activités tournées vers l'extérieur du nid comme les gardes à l'entrée du nid (GE) à partir de la 3^{ème} période et les activités extérieures au nid (AEN) seulement à partir de la 5^{ème} période. Il est intéressant de noter qu'une activité apparemment aussi spécifique que les SCO n'est plus assurée à partir du 49^{ème} jour période qui correspond au moment où apparaissent les premières AEN. A partir de la 2^{ème} période on observe une chute drastique de l'IN qui passe de 53,5% au cours de la

première période d'observation à 5,2% en moyenne sur les 4 dernières périodes avec parallèlement un fort investissement dans de nombreuses tâches.

L'étude individuelle des profils comportementaux des différentes fourmis observées a pour but de déterminer quels individus réalisent quelles tâches comportementales, à quel niveau elles sont réalisées et comment elles évoluent dans le temps.

La fourmi F1 (Figure II-6) montre un niveau élevé de SCO et surtout de SCL (ce dernier restant constant au cours du temps), un niveau très élevé de SCC dans la dernière période avec par contre un niveau relativement faible de GIN, d'alimentation (Alim) et d'EN. Son profil est également caractérisé par l'absence d'activités de nettoyage (NET), de GE, et d'AEN, et un très faible niveau de TI.

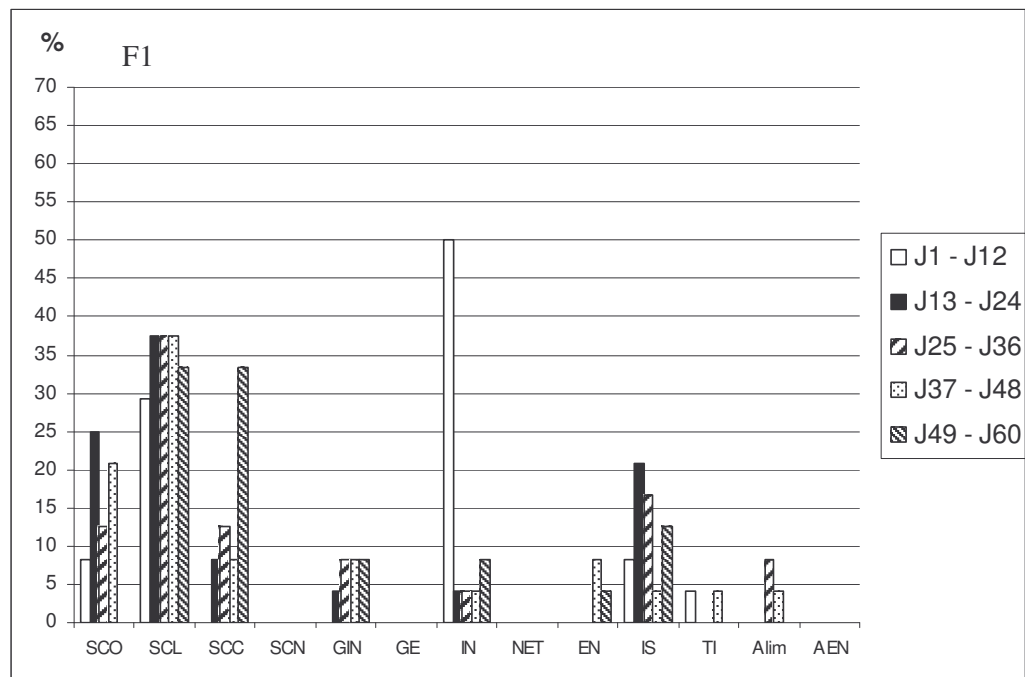


Figure II-06 : Evolution des profils comportementaux de la fourmi F1 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation.

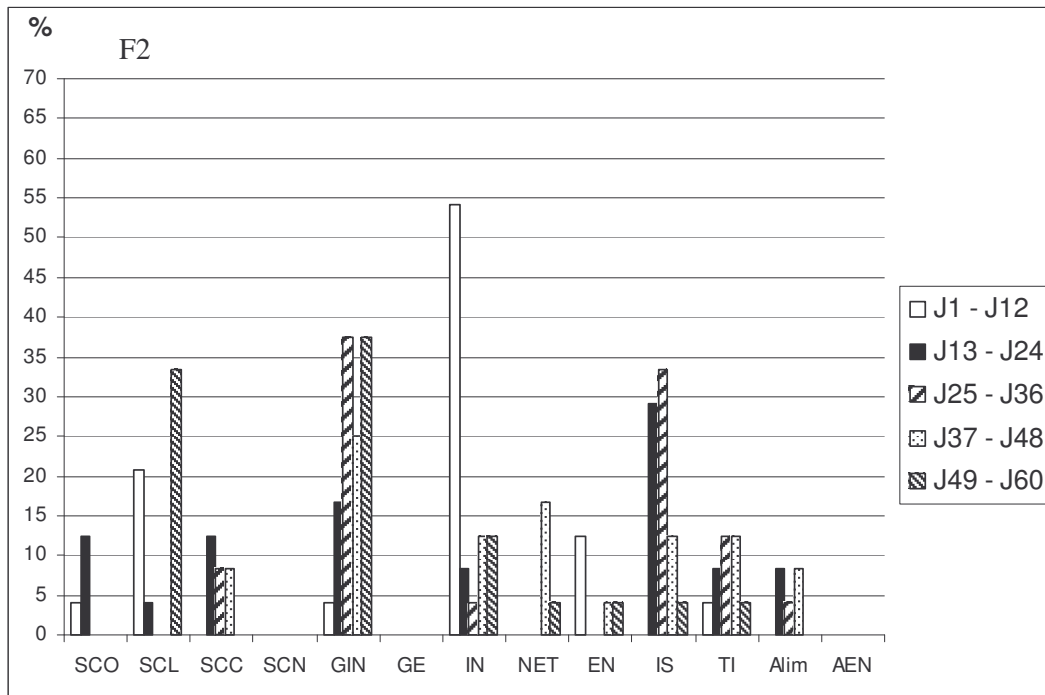


Figure II-07. Evolution des profils comportementaux de la fourmi F2 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation.

La fourmi F2 (Figure II-7) est caractérisée par une faible participation aux soins au couvain en général sauf au cours de la dernière période d'observation où son activité de SCL augmente très fortement. Elle est également caractérisée par un très fort niveau de GIN et d'IS ainsi que par l'absence de comportements de GE et d'AEN.

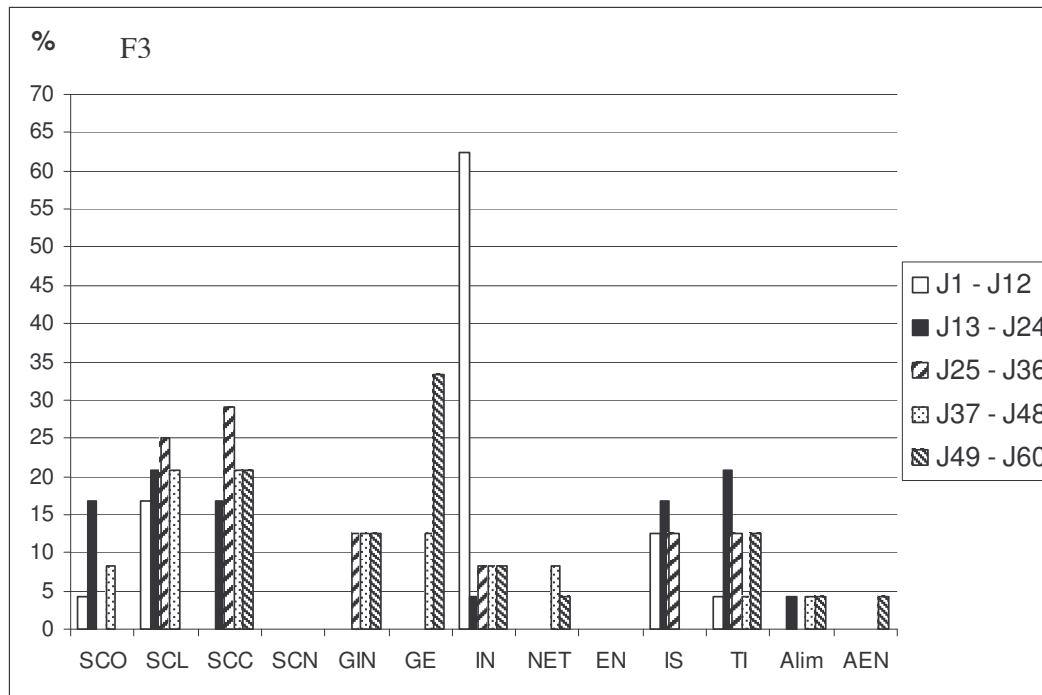


Figure II-08 : Evolution des profils comportementaux de la fourmi F3 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation.

La fourmi F3 (Figure II-8) a une activité caractérisée par une relativement forte participation aux SCL (de la période 1 à 4 et pas du tout au cours de la période 5) et SCC (de la période 2 à 5 et pas du tout lors de la période 1). Elle est également caractérisée par un niveau moyen de GIN (dans les trois dernières périodes) et surtout, dans la période 5, par un niveau important de GE ainsi que par l'apparition d'AEN.

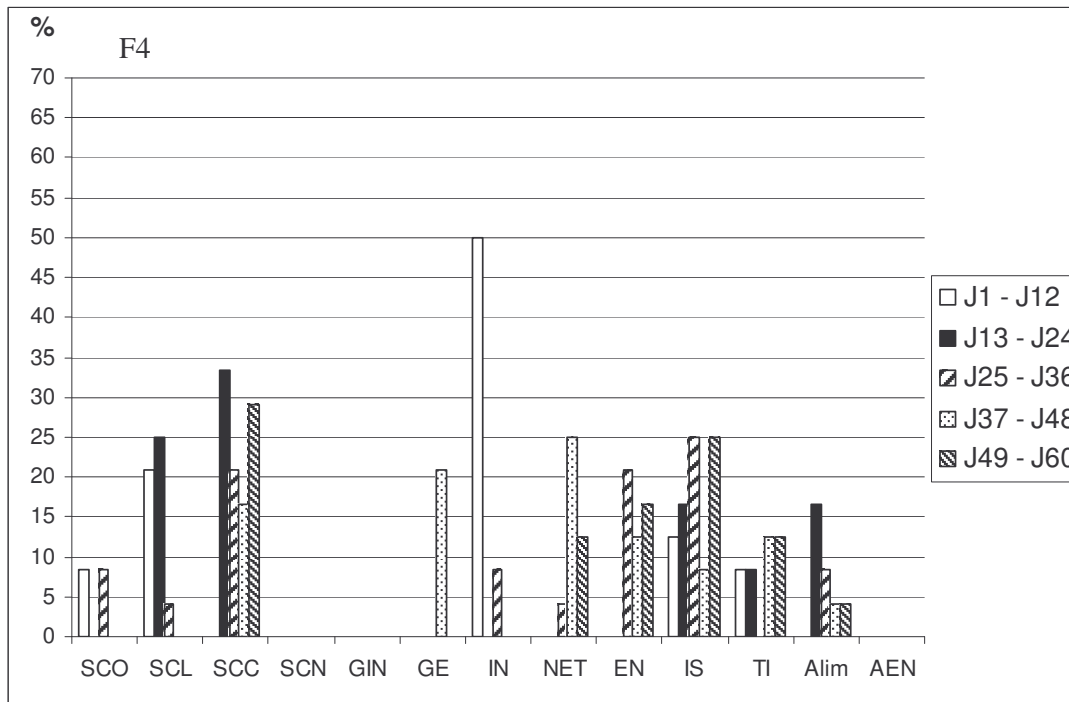


Figure II-09 : Evolution des profils comportementaux de la fourmi F4 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation.

La fourmi F4 (Figure II-9) se caractérise par un fort niveau de SCC (dans les périodes 2 et 5 mais pas du tout lors de la période 1) ainsi que par un niveau important d'IS et de NET, surtout dans la période 4 pour ce dernier. Elle est également caractérisée par une forte participation aux GE au cours de la seule 4^{ième} période et pas du tout pendant la 5^{ième}, ainsi que par l'absence de GIN et d'AEN.

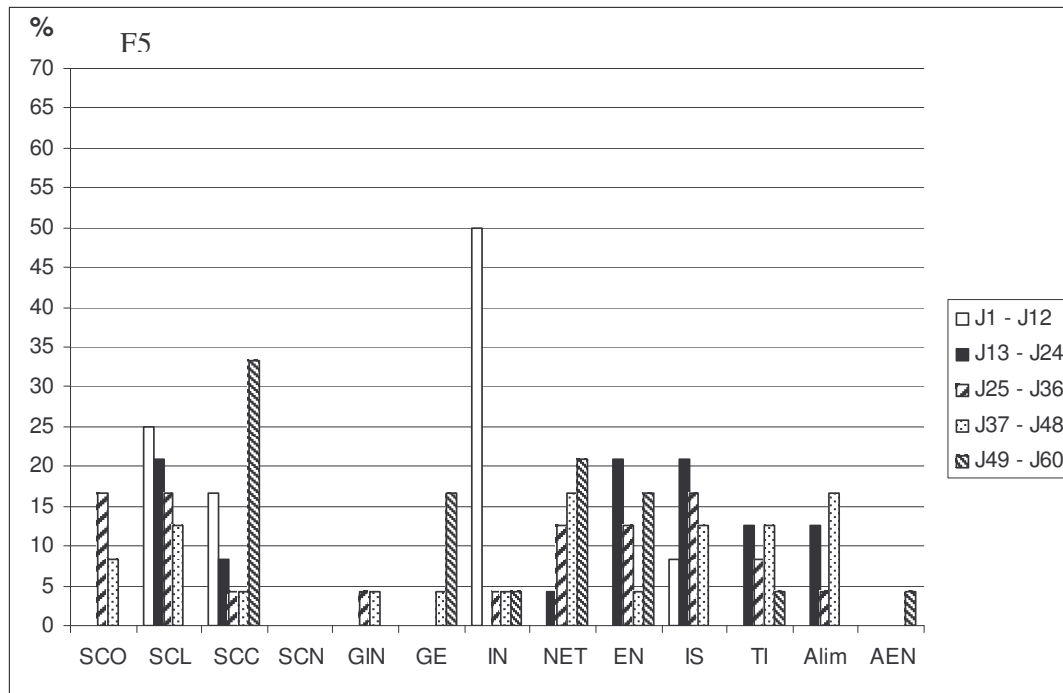


Figure II-10. Evolution des profils comportementaux de la fourmi F5 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation.

La fourmi F5 (Figure II-10) présente une activité caractérisée par un niveau moyen de soins au couvain sauf pour les SCL, qui diminuent pour finir par disparaître dans la période 5, et pour les SCC qui augmentent fortement pendant cette même période. Cette fourmi participe de manière croissante au cours du temps aux NET (de la période 2 à 5). Elle participe aussi de manière relativement forte aux GE et commence à réaliser des AEN au cours de la dernière période d'observation.

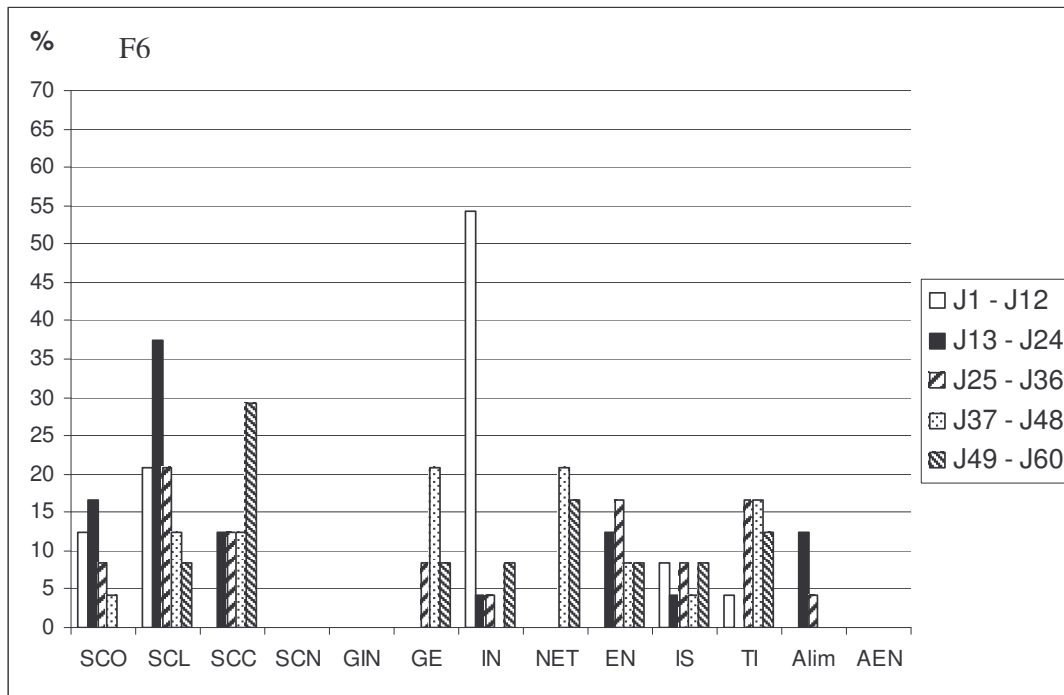


Figure II-11. Evolution des profils comportementaux de la fourmi F6 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation.

La fourmi F6 (Figure II-11) est caractérisée par une relativement forte implication dans les soins aux différentes catégories de couvain. Elle participe de moins en moins au cours du temps aux SCL mais participe plus fortement aux SCC au cours de la période 5. Elle participe de manière importante aux NET dans les périodes 4 et 5 et réalise un niveau important de GE, notamment au cours de la période 4. Par contre, elle n'effectue ni GIN ni AEN tout au long des 5 périodes successives d'observation.

Au cours de leur existence, les individus observés se spécialisent assez précocement dans des tâches précises et peuvent même se cantonner à certaines fonctions. Les fourmis F1 et F6, par exemple, se sont fixées pendant toute la durée de l'étude sur les soins aux larves. La fourmi F5 quant à elle s'est fixée sur les soins aux cocons pendant toute la durée de l'observation. Elle a été la seule à réaliser ces soins dès la première période, les quatre fourmis F1, F3, F4 et F6 ne se fixant sur cette tâche qu'à partir de la période 2 jusqu'à la fin des 60 jours d'étude. La fourmi F2 se fixe moins longtemps sur les soins aux cocons (de la période 2 à la période 4) mais par contre se fixe pendant toute la durée de cette étude sur les gardes à l'intérieur du nid.

2.2.4 Comparaison des profils et discussion

2.2.4.1 Variabilité interindividuelle

Chez les insectes sociaux, la spécialisation des individus dans une série de tâches est connue pour être associée à l'âge, la taille et/ou la morphologie (chez les fourmis, voir revue générale par Oster et Wilson, 1978 ; Jaisson et coll., 1988 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; et chez les abeilles, Seeley, 1995). En outre, les études sur l'organisation du travail dans les colonies de fourmis montrent que les individus d'une même caste physique ou temporelle présentent des profils comportementaux différents, notamment vis à vis de leur tendance à réaliser ou à persister dans une tâche donnée (Jaisson et coll., 1988 ; Lachaud et coll., 1994). Des hyper-spécialisations ont été démontrées pour plusieurs activités comme la construction du nid (Gordon, 1989), le déplacement du nid (Abraham et coll., 1984 ; Cerdá et Retana, 1992), le transport du couvain (Verron, 1976 ; Lenoir, 1981) et le fourragement (Agbogba et Howse, 1992 ; Schatz et coll., 1995 ; De Biseau et Pasteels, 2000 ; Portha et coll., 2004). La variabilité des performances de réalisation d'une tâche peuvent s'expliquer par des variations aussi bien qualitatives que quantitatives dans les niveaux individuels de réponses en postulant que les individus sont caractérisés par différents seuils internes de réponse à un stimulus donné (Lachaud et Fresneau, 1987 ; Beshers et Fewell, 2001).

Dans ce travail, l'analyse des différents profils individuels (Figure II-6 à II-11) des ouvrières appartenant à une même cohorte d'âge est en faveur d'une très forte idiosyncrasie telle qu'elle a été décrite par de nombreux auteurs (Brian et Brian, 1952 ; Blum, 1977 ; Abraham, 1980 ; Abraham et Pasteels, 1980 ; Abraham et coll., 1984).

Nous avons retrouvé ces variations individuelles quantitatives et qualitatives, notamment sous la forme d'une dichotomie qualitative entre les comportements des individus observés. Au cours des 60 jours d'étude, deux individus (F1 et F2) ne participent jamais aux activités orientées vers l'extérieur du nid (pas de GE, ni de AEN). Parmi les quatre autres, deux (F4 et F6) qui assurent des GE dès la 3^{ème} période d'observation n'auront pas d'activité à l'extérieur du nid. Par contre, les deux autres individus (F3 et F5) qui assurent des GE uniquement lors des 4^{ème} et 5^{ème} périodes d'observation sont les seuls à réaliser des AEN quoique très faiblement. Ce résultat est à mettre en parallèle avec l'organisation sociale observée sur la colonie entière dans la première partie de ce chapitre où les comportements de prédation ne constituent, et de

manière particulière chez *G. sulcata*, qu'une très faible part des comportements en général.

Au-delà de cette dichotomie qualitative, il existe également une variabilité quantitative dans les niveaux de réalisation des différentes tâches (Figure II-12).

En se focalisant sur les activités spécifiques comme les soins au couvain, à l'exception des soins aux nymphes qui ne sont jamais exprimés du fait de l'absence de nymphes nues pendant les 5 périodes d'observation de cette étude, on observe une variabilité importante pour chaque tâche entre les différents individus. Les soins aux œufs sont réalisés plus intensément par les ouvrières F1 et F6, de manière moyenne par F3 et F5 et faiblement par F2 et F4. Les soins aux larves sont réalisés selon le même schéma par les mêmes individus même si globalement l'investissement dans les SCL est plus important que dans les SCO. Les soins aux cocons, quant à eux, sont réalisés différemment des précédents à l'intérieur de la cohorte d'âge: ils sont fortement réalisés par F3 et F4, moyennement par F1, F5 et F6 et très faiblement par F2.

Les plus fortes variations de niveaux de performance entre les individus de la cohorte d'âge sont retrouvées chez les individus qui réalisent des gardes à l'intérieur du nid : F4 et F6 n'en réalisent pas, par contre la fourmi F2 est très fortement spécialisée dans cette tâche. Les niveaux de performances dans la réalisation des gardes à l'entrée du nid sont également très variables. Là encore, deux individus n'en réalisent pas mais ces derniers sont différents des individus qui ne réalisaient pas de gardes à l'intérieur du nid. Les fourmis F4 et F5 présentent un niveau moyen de GE alors que F6 et surtout F3 sont spécialisées dans cette tâche. Il est intéressant de noter que sur l'ensemble de la période d'observation de 60 jours, ce ne sont pas toujours les individus de la cohorte les plus spécialisés dans les GE qui réalisent les comportements à l'extérieur du nid (AEN) puisque F6 n'y participe pas. Ce résultat est à mettre en parallèle avec l'analyse chronologique des profils individuels qui montrent que les AEN ne sont réalisées que par les individus qui réalisent des gardes dans les deux dernières périodes d'observation. La période d'observation au cours de laquelle sont réalisées les GE semble donc être un facteur plus déterminant pour la capacité à réaliser des activités à l'extérieur du nid que le niveau de performance général de réalisation de GE tout au long de la durée de l'observation complète.

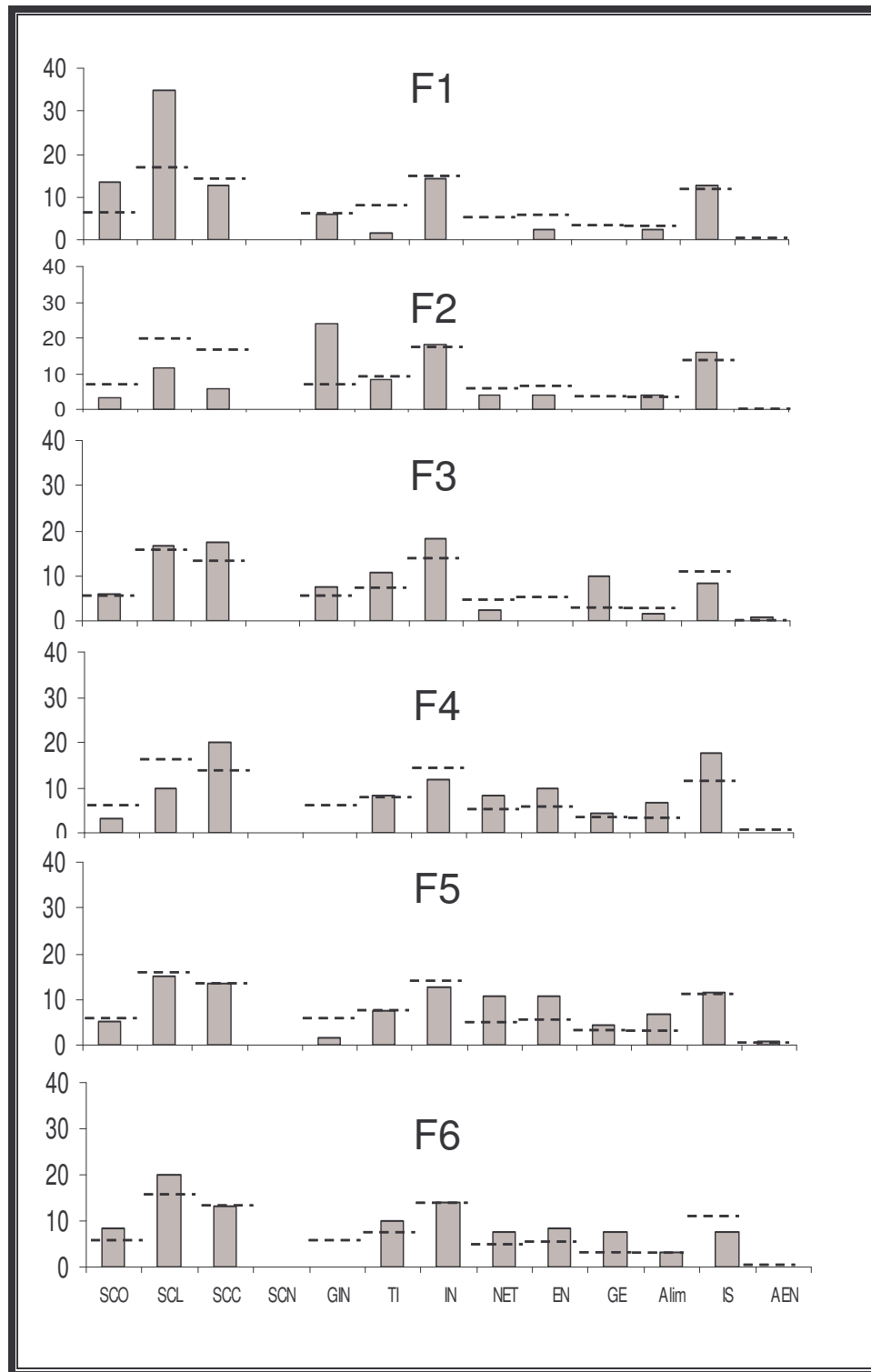


Figure II-12. Les 6 différents profils comportementaux individuels sur l'ensemble de la période d'étude. Le pourcentage moyen de chaque tâche correspondant à toute la cohorte d'âge est en pointillé.

2.2.4.2 Polyéthisme lié à l'âge

En dépit de cette forte variabilité interindividuelle, il existe un passage progressif au fil du vieillissement vers les activités tournées vers l'extérieur du nid. Tout d'abord, au cours des 12 premiers jours d'observation, le profil comportemental cumulé des six individus marqués (Figure II-13, juvéniles), est caractérisé par une inactivité très importante (53,5% des comportements observés) et par l'orientation de l'activité restante principalement vers les soins au couvain (31.3%) avec une absence totale de comportements d'entretien du nid, d'alimentation et d'activités tournées vers l'extérieur du nid.

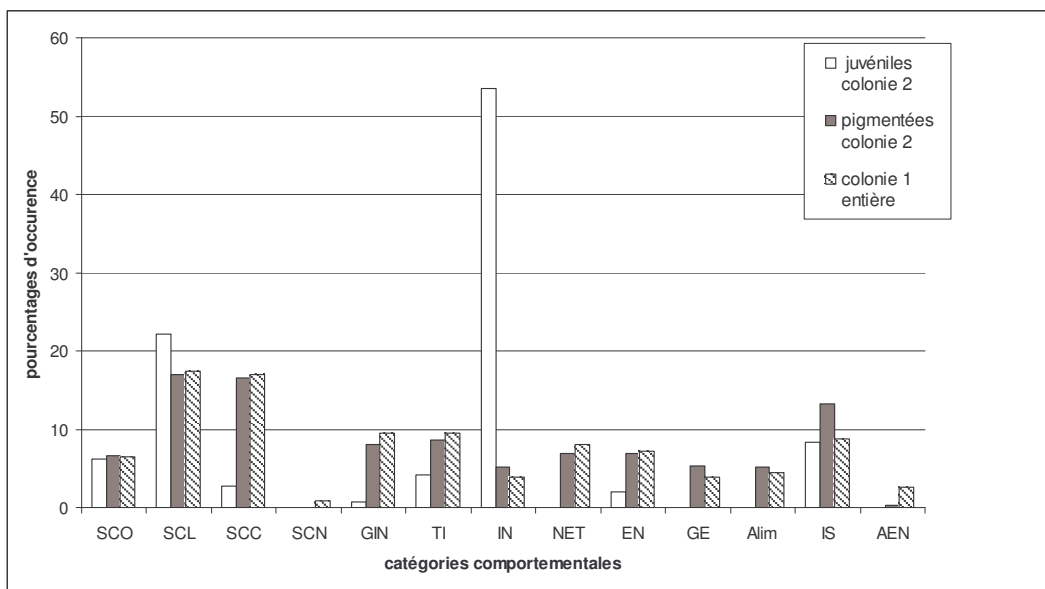


Figure II-13 : Profils comportementaux des colonies 1 et 2. Les juvéniles ont moins de 12 jours de vie. Les pigmentées ont plus de 12 jours de vie.

Le profil cumulé de ces six mêmes individus entre le treizième jour et le soixantième jour (Figure II-13, pigmentées) est caractérisé par une activité toujours soutenue autour des soins au couvain (40,1%) et par une diminution drastique de l'inactivité (5,2%) au profit de tous les autres comportements à l'intérieur du nid. Au cours de cette même période nous avons observé l'apparition des comportements de garde à l'entrée du nid et d'entretien du nid ainsi que celle des comportements à l'extérieur du nid. Le profil comportemental des six fourmis pigmentées est statistiquement équivalent à celui de la colonie 1 utilisée dans l'étude de la division du travail (test de Kruskal et Wallis. $h=1.95$; $p=0.43$, non significatif). *Toutefois le faible effectif d'individus observés dans cette même cohorte d'âge pourrait induire une erreur*

d'interprétation car cette similarité des profils pourrait être éventuellement due au hasard. Néanmoins, la chute drastique chez tous les individus de l'inactivité au-delà de la 1^{ère} période d'observation fait que cette première période pourrait donc être qualifiée de « période juvénile » au cours de laquelle le comportement social est en train de se développer (Champalbert, 1985). On peut toutefois noter que l'investissement en AEN est plus marqué dans la colonie adulte alors que les interactions sociales sont, elles, plus marquées chez les ouvrières âgées de moins de 2 mois, phénomène à mettre vraisemblablement en relation avec une intégration progressive de ce groupe dans la colonie et une stabilisation des relations sociales. Nous avons pu montrer dans cette partie de l'étude que les soins aux œufs sont surtout réalisés dans les premières périodes d'observation et jamais dans la dernière, que les soins aux larves sont de moins en moins pratiqués au cours du temps et que les soins aux cocons, eux, sont réalisés de façon plus marquée dans la dernière période d'observation.

En restant au sein du nid mais en s'éloignant un peu plus de la zone où l'on trouve la reine et les œufs, les comportements de garde à l'intérieur du nid présentent des profils temporels en fréquence croissante au cours du temps dans la mesure où ces comportements apparaissent surtout au cours des 3 dernières périodes d'observation. En ce qui concerne les activités de nettoyage elles sont réalisées principalement dans les 2 dernières périodes. Enfin pour ce qui est des activités les plus éloignées de la zone de la reine et des œufs, comme les activités extérieures au nid, elles n'apparaissent qu'à partir du 49^{ième} jour d'observation et ne concernent pas tous les individus comme nous l'avons vu précédemment. Il semble, au vu de nos observations, que les gardes à l'entrée et les activités à l'extérieur du nid soient associées au cours des deux dernières périodes d'observation. On peut donc en conclure que les ouvrières occupent une place de plus en plus périphérique à mesure qu'elles vieillissent, ce qui corrobore les données publiées pour d'autres espèces (Traniello, 1977 ; Corn, 1980 ; Wilson, 1980 ; Porter et Jorgensen, 1981). Les activités proches de la sortie ou des bords du nid et celles à l'extérieur du nid n'apparaissent que très tardivement dans les profils observés, suggérant, de la même façon que chez les abeilles ou chez d'autres espèces de fourmis (Hölldobler et Wilson, 1990), que ces tâches plus « risquées » sont réservées aux individus plus âgés possédant une meilleure expérience individuelle. A l'opposé des activités extérieures au nid, les activités proches de la reine, comme les soins aux œufs, sont plutôt réservées aux individus jeunes comme cela a été décrit par Wilson (1976)

chez *Pheidole dentata* ou par Seeley (1995) chez *Apis mellifera*. Ainsi, comme chez une autre *Gnamptogenys*, *G. horni* (Pratt, 1994), il existe un polyéthisme lié à l'âge chez *G. sulcata*, amenant les individus à effectuer initialement des activités dans la zone proche de la reine et des œufs, puis, au fur et à mesure de leur vieillissement, à s'orienter vers les activités tournées vers l'extérieur du nid. *Des observations complémentaires devraient être réalisées sur un effectif plus important pour nous permettre de confirmer que le polyéthisme d'âge mis en évidence ici se déroule en effet comme ces données le suggèrent.*

Ces tâches extérieures essentiellement représentées par le fourragement sont assurées par les individus élites de manière principalement solitaire.

Cette étude donne des indications sur la façon dont la division du travail s'organise et évolue dans le temps. La division temporelle du travail et la forte idiosyncrasie entre les individus sont apparemment à la base de l'existence d'un groupe réduit d'individus fourrageurs chez *G. sulcata*. En outre, de nombreux auteurs (Combes, 1935, 1937 ; Verron, 1974 ; Traniello, 1977 ; Lenoir et Ataya, 1983 ; Lenoir, 1987) ont montré que les différences de niveaux d'activité notamment dans le fourragement sont à la base de l'hyperspécialisation des fourmis fourrageuses en individus élites. Dans les chapitres suivants, nous allons ainsi tenter de déterminer à quel point ces individus sont de bons candidats pour l'étude de l'importance des capacités individuelles dans la survie de la colonie puisque la charge de l'approvisionnement alimentaire est donnée à un très petit nombre d'individus.

3 FLEXIBILITÉ DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR

3.1 Introduction

Le fourragement repose habituellement sur une série de stratégies innées qui ont pour résultat la préférence spontanée pour certaines sources alimentaires et l'existence de prédispositions comportementales qui guident la recherche de nourriture (Fourcassié et Traniello, 1993, 1994). Néanmoins, certains paramètres, comme l'état physiologique individuel ou les indices environnementaux, peuvent modifier l'expression du comportement, certaines espèces montrant un degré marqué de flexibilité tant au niveau individuel que colonial. Chez les fourmis, une telle flexibilité est illustrée par le fait que les ouvrières sont capables d'utiliser différentes stratégies de fourragement, allant d'une recherche individuelle sans cohésion apparente avec les autres individus, jusqu'à la recherche collective sous la forme d'un raid en groupe ou avec recrutement de masse, selon la quantité (Bernstein, 1975; Hölldobler, 1976; Hahn et Maschwitz, 1985 ; Baroni Urbani, 1987 ; Mercier et Lenoir, 1999 ; Johnson et coll., 2003), la qualité (Hölldobler et Traniello, 1980; Crawford et Rissing, 1983 ; Schatz et coll., 1996) ou le risque (Dejean, 1988 ; Dejean et coll., 1993) associé à un item alimentaire donné. Chez la fourmi ponérine *Pachycondyla analis*, par exemple, les colonies peuvent utiliser un fourragement solitaire ou de groupe (Lévieux, 1966 ; Longhurst et Howse, 1979) selon la distribution et la disponibilité des proies, alors que chez la fourmi moissonneuse européenne, *Messor barbarus*, c'est la forme générale de la piste qui change en fonction des caractéristiques de l'item alimentaire : les colonies forment des pistes plus courtes mais plus ramifiées lorsque les graines sont localement abondantes (López et coll., 1993, 1994). L'existence d'une telle flexibilité chez d'autres espèces proches, permet de penser qu'elle puisse également exister chez *G. sulcata*. Notre hypothèse est que les ouvrières de *G. sulcata* seraient capables de mettre en oeuvre des stratégies prédatrices différentes en fonction des caractéristiques des proies qu'elles rencontrent. Nous avons donc réalisé des expériences qui visent à mettre en évidence chez *G. sulcata* l'existence de stratégies prédatrices différentes ainsi que la capacité d'adaptation des ouvrières lorsqu'elles sont confrontées à différents types de proies possédant des caractéristiques physiques, des modes de locomotion et des modes de défense différents.

3.2 Choix de la stratégie prédatrice en fonction des caractéristiques physiques des proies. Importance du poids (Voir Daly-Schveitzer et coll., 2007 en Annexe)

3.2.1 Introduction

Les espèces de fourmis ponéromorphes sont pratiquement toutes hautement prédatrices et certaines espèces des différentes sous familles peuvent passer du fourragement solitaire au fourragement collectif au cours duquel les ouvrières coopèrent pour le transport de proies volumineuses ou nombreuses (pour revue, voir Peeters et Crewe, 1987). Deux espèces, la paraponérine *Paraponera clavata* (Breed et coll., 1987) et l'ectatommine *Ectatomma ruidum* sont même capables de réaliser des recrutements fins gradués. Les colonies de *E. ruidum* sont capables d'adopter trois stratégies différentes de fourragement en fonction du poids des proies : chasse individuelle ou solitaire, chasse coopérative et chasse en groupe avec recrutement, permettant une bonne adéquation entre le nombre de fourmis impliquées dans le transport de la proie et la taille et le poids de celle-ci (Lachaud, 1985 ; Pratt, 1989 ; Bestmann et coll., 1995 ; Schatz et coll., 1997). Si le poids est un critère utilisé par les fourrageuses pour choisir la stratégie adéquate, la taille, elle, n'intervient que dans la façon d'optimiser la capacité à faire entrer la proie dans le nid, de face ou en arrière, en fonction de la taille du tube d'accès. Une observation similaire, où le nombre de congénères recrutés est proportionnel à la taille des proies, a récemment été reportée chez l'amblyoponine *Amblyopone reclinata* (Billen et coll., 2006) et est en attente de publication détaillée. Chez les espèces d'ectatommines du genre *Gnamptogenys*, le recrutement de congénères en réponse à la prédation de grosses proies ou à des amas denses de proies a été observé en particulier chez *G. horni* (Pratt, 1994), *G. menadensis* (Gobin et coll., 1998a; Johnson et coll., 2003), *G. striatula* (Blatrix et coll., 2002) et *G. moelleri* (Cogni et Oliveira, 2004 a et b), mais aucun recrutement gradué n'a été constaté au cours de ces observations. Toutefois, pendant le recrutement chez *G. moelleri*, le nombre d'ouvrières transportant une proie lourde est positivement corrélé à son poids, suggérant qu'une forme primitive de recrutement gradué pourrait exister dans le genre *Gnamptogenys* (Cogni et Oliveira, 2004a)

Lattke (1990) a suggéré que les ouvrières de *Gnamptogenys sulcata* fourragent de manière solitaire. La prédation solitaire serait en accord avec le fait qu'une colonie de

G. sulcata est caractérisée par un nombre réduit d'individus hautement spécialisés dans les activités de fourragement : seulement de 1 à 3 ouvrières par colonie participent régulièrement au fourragement (Daly-Schveitzer et coll., 2001 ; Lachaud et coll. 2005 ; cf. Chapitre 2 de ce travail). Ces traits comportementaux, caractéristiques des colonies de *G. sulcata*, rendent peu probable l'implication de plusieurs congénères dans le fourragement collectif en conditions naturelles. Néanmoins des observations sur le terrain puis reproduites en laboratoire ont montré que les petites proies sont transportées individuellement alors que les grosses proies sont transportées collectivement, suggérant la possible existence d'un mécanisme de recrutement (Daly-Schveitzer et coll., 2001).

Dans ce sous chapitre, nous étudierons le comportement de fourragement et les stratégies de prédation des ouvrières de *G. sulcata* confrontées à des proies de taille et de poids variables. Nous avons conçu des expériences nous permettant de distinguer l'influence respective de la taille et du poids des proies dans le choix de la stratégie adoptée par les fourrageuses et permettant de déterminer jusqu'à quel point le comportement prédateur est susceptible de flexibilité et d'adaptation. En particulier, nous avons testé si les séquences prédatrices des ouvrières de *G. sulcata* changent en fonction de la forme, de la taille ou du poids caractéristiques de deux items alimentaires vivants différents et comment une modification du poids d'une proie d'une taille donnée, ou de sa mobilité, peut affecter le comportement prédateur de la fourmi chasseuse.

3.2.2 Caractérisation des stratégies de chasse employées par les fourrageuses de *G. sulcata* selon le type, le poids et la taille des proies

3.2.2.1 Méthode

Nous avons tout d'abord cherché à tester si les séquences prédatrices pouvaient évoluer en fonction des caractéristiques physiques des proies vivantes présentées. Deux colonies ont été utilisées ici contenant chacune une reine, du couvain et 90 et 70 ouvrières respectivement. La colonie 3 est confrontée à des nymphes de *G. assimilis* de poids et de taille variables, alors que la colonie 4 est mise en présence de larves de *T. molitor*. A partir du premier jour de test, un nombre variable de proies appartenant à différentes classes de poids et de taille, sont introduites individuellement tout en

maintenant une somme quotidienne pondérale totale constante pour une colonie donnée. Par exemple, pour une colonie approvisionnée quotidiennement avec un poids total de proies fixé à 160mg, on peut présenter une proie de 20 mg + une proie de 140 mg à un jour donné et une proie de 10 mg + une proie de 20mg + une proie de 50 mg + une proie de 80 mg au jour suivant. Ces proies constituent le seul apport de protéines pour la colonie et aucun effet de jeûne n'est supposé intervenir dans le cas présent.

Pour chaque type de proies, 64 répliques ont été réalisées, consistant en des séquences prédatrices complètes. Chaque séquence complète commence quand une chasseuse spécialiste, marquée par un point de peinture sur le thorax, entre en contact avec la proie et la séquence se termine quand la proie est abandonnée ou transportée jusqu'au nid. *Pour chaque type de proies, 2 chasseuses élites ont été suivies par colonie et leurs observations ont été poolées pour l'élaboration des diagrammes de flux.* Chaque proie est déposée à 10 centimètres de l'entrée du tube d'accès mais est capturée à une distance variable allant de 1 à 20 centimètres de l'entrée du tube d'accès du fait de ses déplacements. Chaque comportement individuel est noté. Le nombre de comportements de piqûre, leurs localisations sur le corps de la proie et le temps écoulé avant le transport (ou la tentative de transport) sont enregistrés.

Les observations sont regroupées a posteriori selon la stratégie employée par la fourmi, solitaire ou collective, (voir les résultats pour une description détaillée) vis-à-vis de proies de tailles et de poids différents. Pour chaque stratégie prédatrice, un diagramme de flux a été construit à partir des données d'observation. Pour chaque séquence, les pourcentages d'occurrence ont été calculés par rapport au nombre total de transitions entre chaque acte comportemental (Schatz et coll., 1997).

3.2.2.2 Résultats

3.2.2.2.1 Caractéristiques comportementales générales

Les fourmis chasseuses qui découvrent et maîtrisent une proie, s'engagent dans une phase de transport pouvant impliquer ou non d'autres individus de la colonie. Nous avons examiné l'influence des poids et des tailles des proies en privilégiant le poids plutôt que la taille pour des raisons pratiques reflétant par ailleurs la variabilité plus grande des poids des proies dans la nature (Figure III-1). Ainsi, une distribution des poids relativement large peut être associée à une variation minime de taille, notamment pour les animaux de grande taille. Les poids et les tailles des proies sont en effet corrélées significativement de façon logarithmique à la fois pour *G. assimilis* et *T. molitor* ($r^2_{\text{Gryllus}} = 0,92$ et $r^2_{\text{Tenebrio}} = 0,94$, $p < 0,01$ dans les deux cas) (Figure III-1).

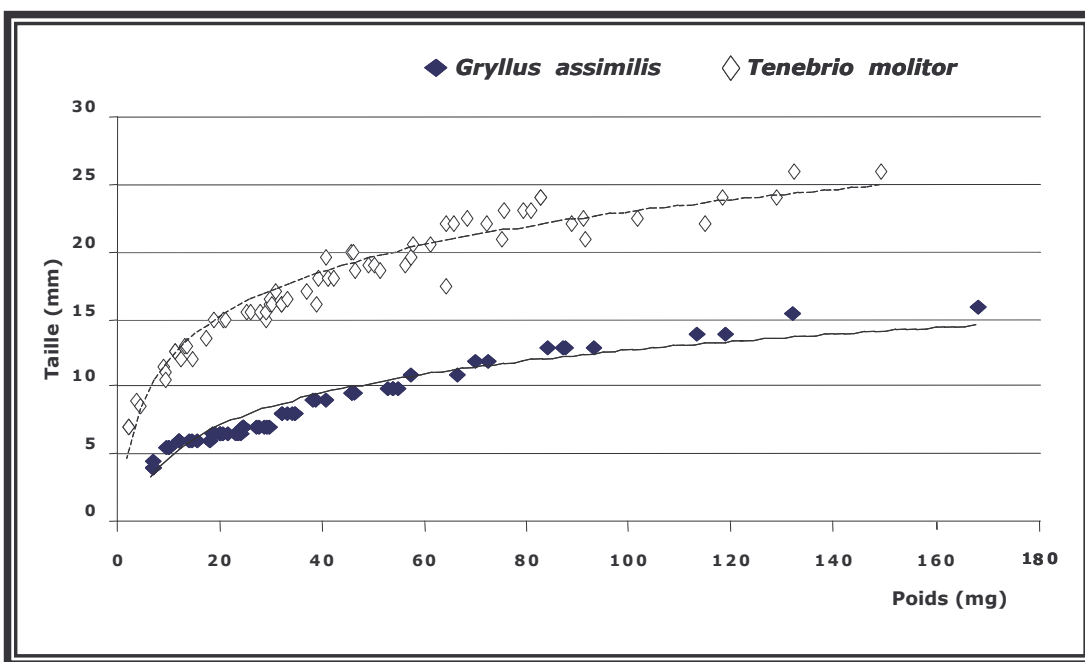


Figure III-01. Relation entre poids (mg) et taille (mm) pour les deux types de larves de proie.

Dans toutes les séquences observées, une seule chasseuse élite était impliquée dans la chasse de la proie et dans le recrutement de congénères quand il est survenu. Quelque soit le type de proie présenté (Figure III-2), les petites proies légères (distribution des poids/taille de 7 mg / 4 mm à 27,7 mg / 7 mm pour *G. assimilis* ; de 2,4 mg / 7 mm à 45,6 mg / 20 mm pour *T. molitor*) sont transportées individuellement par les chasseuses (stratégie solitaire) alors que les grandes proies lourdes (distribution des poids/taille de 23,7 mg / 7 mm à 131,7 mg / 15,5 mm pour *G. assimilis*; de 33,3 mg / 16,5 mm à 149,4 mg / 26 mm à *T. molitor*) déclenchent un effort collectif (stratégie collective). Les proies de poids/taille intermédiaires (de 23,7 mg / 7 mm à 27,7 mg / 7 mm pour *G. assimilis*; de 33,3 mg / 16,5 mm à 45,6 mg / 20 mm pour *T. molitor*)

peuvent être transportées en utilisant soit la stratégie solitaire soit la stratégie collective. Néanmoins, le choix de la stratégie est associé à des poids moyens significativement différents pour les deux types de proies : le poids moyen des larves transportées individuellement ($17,0 \pm 7,3$ mg pour *G. assimilis* ; $22,5 \pm 12,0$ mg pour *T. molitor*) est significativement plus léger que le poids moyen des larves transportées collectivement ($60,8 \pm 34,3$ mg et $75,6 \pm 29,3$ mg, respectivement) (test de Mann et Whitney: $U_{Gryllus} = 11,5$, $z = -6,72$, $p < 0,0001$; $U_{Tenebrio} = 9,0$, $z = -6,75$, $p < 0,0001$). En ce qui concerne la taille des proies, des résultats similaires ont été obtenus : la taille moyenne des proies transportées individuellement ($6,0 \pm 1,1$ mm pour les grillons, $14,3 \pm 3,0$ mm pour les vers de farine) est significativement plus petite que celle des proies transportées collectivement ($10,2 \pm 2,6$ mm et $21,3 \pm 2,4$ mm, respectivement) (test de Mann-Whitney: $U_{Gryllus} = 26,5$, $z = -6,5$, $p < 0,0001$; $U_{Tenebrio} = 25,5$, $z = -6,5$, $p < 0,0001$).

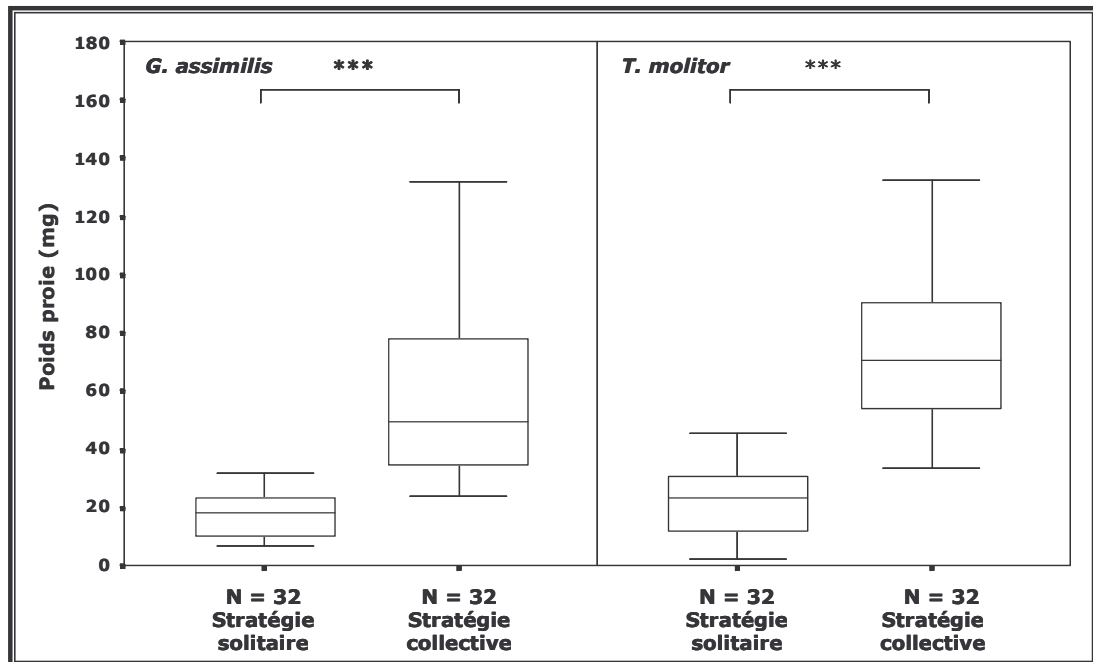


Figure III-02. Distribution des poids des proies en fonction de la stratégie de chasse utilisée par les ouvrières de *G. sulcata* quand elles sont confrontées à des nymphes de *Gryllus assimilis* ou de *Tenebrio molitor*. Représentation en « boîtes à moustache » avec la médiane des poids des larves offertes comme proies (barre du milieu) et les valeurs des quartiles (25% et 75%) (Extrémités de la boîte à moustache); les barres indiquent les valeurs limites à 10% et 90%. Un chevauchement existe entre les catégories adjacentes de poids de proies: deux proies de même poids peuvent déclencher deux réponses prédatrices différentes. ***: $p < 0,0001$

Par ailleurs, il est intéressant de constater que la distribution du poids des proies en fonction de la stratégie individuelle ou collective varie selon le type de proie (Figure III-2). En moyenne, le poids moyen des larves de *T. molitor* transportées individuellement est légèrement, mais significativement, supérieur à celui des nymphes

de *G. assimilis* (test de Mann et Whitney: $U = 362$, $z = -2,02$, $p < 0,05$). La même différence a été retrouvée pour la stratégie collective: les fourmis transportent collectivement des larves de *T. molitor* qui sont plus lourdes (au-delà de 16 à 21 fois le poids d'une chasseuse) que les larves de *G. assimilis* déclenchant la même stratégie prédatrice (au-delà de 10 à 13 fois le poids d'une chasseuse) (test de Mann et Whitney: $U = 321,0$, $z = -2,57$, $p < 0,02$). De ce fait, la distribution du poids des proies intermédiaires, pour lesquelles le choix de la stratégie de transport est aléatoire, apparaît donc plus réduite pour *G. assimilis* que pour *T. molitor* (Figure III-2).

Chaque stratégie de chasse peut être représentée par un diagramme de flux qui décrit la séquence prédatrice type caractéristique.

3.2.2.2 Description de la chasse solitaire

La chasse est initiée par une première phase comportementale comprenant la recherche, la détection et la localisation de la proie (Figures III-3 A et B). Quand la proie est détectée, la chasseuse ouvre ses mandibules et oriente ses antennes vers elle. La localisation précise est faite à courte distance (environ un centimètre), grâce à des indices vraisemblablement produits par la proie tels que les mouvements et l'odeur. Ce comportement suit le schéma classique de prédation rencontré chez d'autres fourmis ponéromorphes (Dejean 1991 ; Lachaud et Dejean 1994 ; Schatz et coll. 1997). Néanmoins, aucune palpation antennaire consécutive à l'approche n'est réalisée puisque la fourrageuse se rue directement sur la proie dès l'ouverture des mandibules.

Au moment du contact avec la proie, une seconde phase commence, consistant en des saisies et des manipulations multiples ainsi que des piqûres répétées jusqu'à ce que la proie soit immobilisée. Pendant cette phase, les chasseuses n'abandonnent la poursuite de la séquence que dans un faible nombre de cas (6,3%), qu'il s'agisse de *G. assimilis* ou de *T. molitor*. Dans la grande majorité des situations où l'attaque est effectivement maintenue, le nombre de piqûres répétées est quasiment le double contre les petits vers de farine que vis-à-vis des petits grillons (respectivement 59,4% et 34,4% des séquences, Figures III-3 A et B).

Les piqûres sont réalisées indistinctement sur toutes les parties du corps des nymphes de *G. assimilis*. Par contre, pour les larves de *T. molitor*, les piqûres sont spécifiquement orientées vers les extrémités du corps avec 63,0 % de toutes les piqûres dirigées vers la région céphalique ($n = 54$) alors que les régions moyenne et postérieure

reçoivent seulement 11,1% et 25,9% des actes de piqûres, respectivement. Une telle distribution spatiale des actes de piqûres, avec une sur-représentation de la région céphalique au détriment des zones médianes et caudales, diverge statistiquement du hasard ($\chi^2 = 23,11$, ddl=2 $p \leq 0,0001$)

Une fois immobilisée, la proie est transportée par la fourrageuse. Pour les deux types de petites proies, la stratégie solitaire de transport est très efficace avec 93,8% de proies transportées jusqu'au nid avec succès.

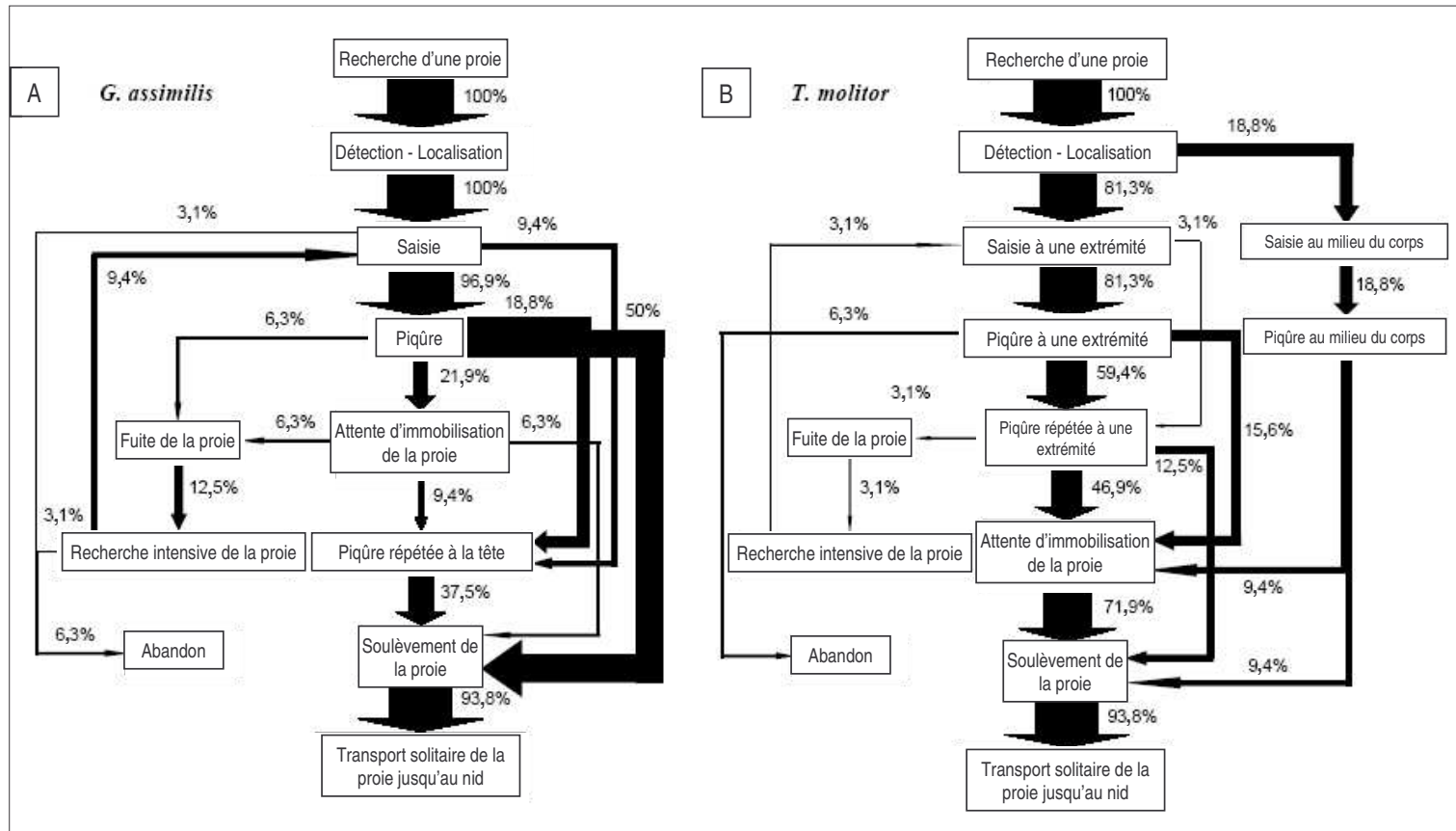


Figure III-03. Diagramme de flux obtenu à partir des résultats de 64 séquences décrivant la stratégie de transport solitaire vis-à-vis de nymphes de *G. assimilis* (A) et de larves de *T. molitor* (B).

3.2.2.2.3 Description de la chasse collective

3.2.2.2.3.1 Séquences types

Indépendamment du type de proie, la stratégie collective suit les mêmes phases initiales que la stratégie individuelle (Figure III-4 A et B), mais les piqûres répétées sont observées dans la plupart des cas quel que soit le type de proies (90,6% pour *G. assimilis*, 84,4% pour *T. molitor*). Comme pour la chasse solitaire, les piqûres sur les vers de farine sont principalement dirigées vers la région céphalique (65,3%, $n = 101$ actes de piqûre) alors que les parties médiane et caudale ne reçoivent respectivement que 2,0% et 32,7% des actes de piqûre. Cette distribution est statistiquement différente du hasard ($\chi^2 = 60,85$, $ddl = 2$ $p \leq 0,0001$). Dans le cas de *G. assimilis*, les piqûres sont également dirigées spécifiquement vers la région céphalique de la proie (90,7% des cas, Figure III-4 A).

Pendant cette phase solitaire de saisie et de piqûre de la proie, plusieurs prédatrices ont abandonné leur attaque (9,4% pour *G. assimilis*, 15,6% pour *T. molitor*). Toutefois, de manière bien plus fréquente, une phase de recrutement est initiée quand la fourrageuse abandonne temporairement la proie immobilisée par le venin et retourne au nid.

Comme pour *Gnamptogenys horni* (Pratt, 1994) et *G. moelleri* (Cogni et Oliveira, 2004b), une piste chimique est déposée par la fourmi en frottant de manière répétée le substrat avec l'extrémité de son abdomen. L'arrivée au nid de la recruteuse entraîne une excitation visible chez ses congénères qui augmentent leur activité locomotrice et déclenchent de nombreuses antennations. Peu de temps après, la recruteuse revient jusqu'à la proie en marquant de nouveau la piste odorante. Pendant le même temps, plusieurs congénères, toujours recrutés en une seule et même vague, commencent à suivre la piste chimique jusqu'à la proie. Toutefois, il ne survient aucun contact visuel ou physique avec la recruteuse qui arrive à la proie toujours bien avant les ouvrières recrutées. Une fois que les fourmis recrutées ont trouvé la proie et ont commencé à la déplacer, la recruteuse s'engage dans la recherche d'une nouvelle proie sans participer elle-même au transport (dans 55 séquences déclenchant un recrutement sur 56). Toutes les ouvrières recrutées qui ont pu localiser la proie participent à son transport mais en se relayant à tour de rôle. Comme la taille de la proie restreint de manière physique le nombre d'ouvrières qui peuvent participer au transport en même temps, une rotation se

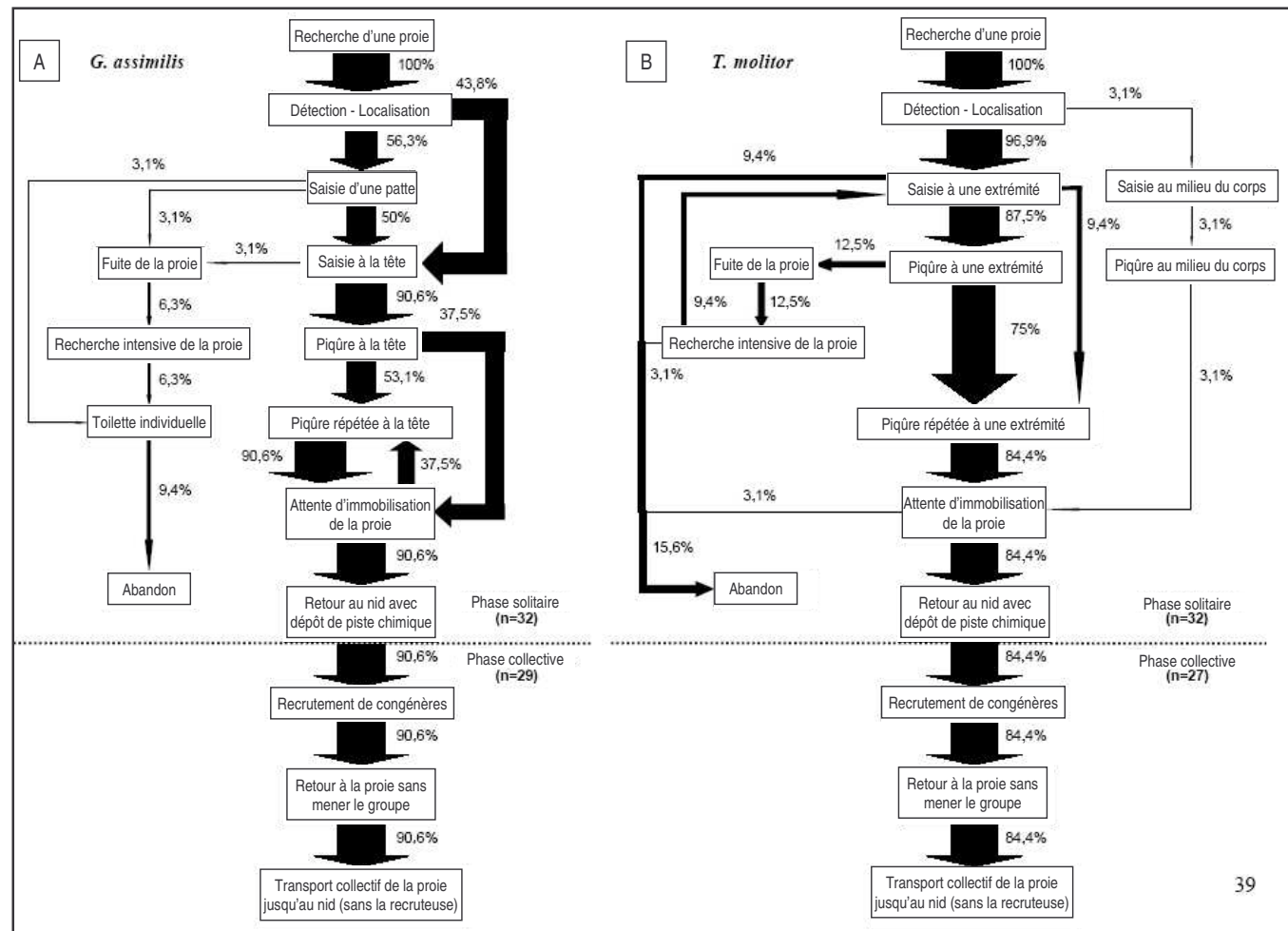


Figure III-04. Diagrammes de flux obtenus à partir des résultats de 64 séquences décrivant la stratégie de transport collective vis-à-vis de nymphes de *G. assimilis* (A) et de larves de *T. molitor* (B).

met en place entre les transporteuses : dès qu'une transporteuse s'éloigne de la proie une autre la remplace et contribue au transport.

Au total, la stratégie collective est efficace dans 100% des cas où elle est déclenchée. Elle se traduit par le transport avec succès jusqu'au nid de 90,6% des nymphes de *G. assimilis* et de 84,4% des larves *T. molitor*, les 9,4% et les 15,6 % d'abandons respectivement observés, ne résultent que de la phase solitaire.

3.2.2.2.3.2 Efficacité du recrutement

Toutes les ouvrières recrutées ne réussissent pas à localiser la proie et ne participent donc pas toutes au transport ; ainsi nous avons pu calculer le pourcentage d'efficacité du recrutement (nombre de fourmis participant au transport / nombre de fourmis recrutées dans le nid x 100). Pour les larves de *T. molitor*, $15,2 \pm 8,1$ ouvrières (moyenne $\pm$ écart type; $n = 27$ séquences) sont recrutées mais seulement $9,4 \pm 3,7$ ouvrières participent réellement au transport de la proie, avec une efficacité moyenne du recrutement de 61,8 %. Des valeurs similaires sont obtenues avec les nymphes de *G. assimilis* : $14,1 \pm 7,1$ ouvrières ($n = 29$ séquences) sont recrutées mais seulement $8,9 \pm 3,2$ individus participent au transport, soit une efficacité moyenne du recrutement de 63,1%.

3.2.2.2.4 Différences comportementales dépendantes du type de stratégie employée

Pendant la phase solitaire de la chasse, le nombre de piqûres nécessaire à l'immobilisation par la fourrageuse d'une proie qui fera ensuite l'objet d'une stratégie collective de transport est statistiquement plus grand que pour une proie maîtrisée et transportée dans le cadre d'une stratégie solitaire (Tableau III-a et voir Tableau III-b pour les comparaisons statistiques). Dans le cas des larves lourdes de *T. molitor* qui déclenchent le transport collectif plutôt que le transport solitaire, les chasseuses piquent en moyenne deux fois plus et le temps avant la tentative de transport est 2,5 fois plus long (Tableau III-a).

		Nombre de séquences	Poids	Taille
Stratégie individuelle	Nombre d'actes de piqûres: 1,8 ± 0,8	N = 30	$\rho = 0,51$ $p \leq 0,01$	$\rho = 0,51$ $p \leq 0,01$
	Latence avant transport (s): 849,9 ± 121,2	N = 30	$\rho = 0,61$ $p \leq 0,01$	$\rho = 0,58$ $p \leq 0,01$
Stratégie collective	Nombre d'actes de piqûres: 3,7 ± 1,1	N = 27	$\rho = 0,25$ NS	$\rho = 0,44$ $p \leq 0,05$
	Latence avant tentative de transport (s) : 2133,4 ± 304,3	N = 27	$\rho = 0,44$ $p \leq 0,05$	$\rho = 0,39$ NS
	Nombre d'ouvrières recrutées: 15,2 ± 8,1	N = 27	$\rho = 0,23$ NS	$\rho = 0,29$ NS
	Nombre d'ouvrières transporteuses: 9,4 ± 3,7	N = 27	$\rho = -0,39$ NS	$\rho = 0,30$ NS

Tableau III-a. Corrélation de Spearman entre le poids et la taille des proies et différentes variables de fourragement impliquées dans les stratégies de transport solitaire et collectif réalisées par les ouvrières de *G. sulcata* vis-à-vis de larves de *T. molitor*.

Pour la stratégie solitaire, le temps avant transport de la proie et le nombre d'actes de piqûres sont corrélés positivement à la fois à la taille et au poids des proies. Cette corrélation est moins marquée dans le cas de la stratégie collective où le nombre de piqûres est alors corrélé à la taille mais est indépendant du poids, alors que le temps avant tentative de transport est lui corrélé positivement au poids et non à la taille. Pour ce qui est du nombre d'ouvrières recrutées ou participant au transport des proies, aucun de ces deux paramètres n'est significativement corrélé au poids ou à la taille.

3.2.3 Discrimination entre le poids et la taille de la proie

Dans un deuxième temps, nous avons cherché à savoir si le poids qui peut varier pour une proie d'une taille donnée entraîne un changement dans la stratégie de prédation des fourmis.

3.2.3.1 Effet d'une proie de poids « infini »

3.2.3.1.1 *Méthode*

Une fois fixée par une épingle au substrat, une proie peut être considérée comme « infiniment » lourde pour une fourmi chasseuse. Si l'espèce de fourmi est capable de déclencher un comportement de recrutement en fonction du poids de la proie, de telles proies artificiellement « alourdies » devraient déclencher une réponse maximale (Schatz et coll., 1997).

Les fourmis de la colonie 4 ont été à nouveau confrontées au cours de 20 séquences successives à des larves légères de *T. molitor* ($21,0 \pm 6,0$ mg / 15 mm), qui se situent nettement en dessous du minimum de poids/taille déclenchant un transport collectif (strictement inférieur à 33,3 mg / 16,5 mm). Ces poids/taille auraient dû susciter le choix de la stratégie solitaire comme cela a été observé dans les expériences précédentes (ces expériences constituent ainsi le groupe contrôle). Toutefois les larves sont maintenant épinglées sur une éponge, le point de fixation se situant entre les parties caudale et médiane du corps sans endommager la chaîne nerveuse ventrale. Les proies ne peuvent pas être transportées mais sont toutefois vivantes et mouvantes.

3.2.3.1.2 Résultats

Dans les 20 réplifications réalisées, la fourmi a essayé initialement de transporter seule la proie épinglée. Dans un seul cas, la fourrageuse initiale a abandonné la séquence. Les 19 autres situations ont conduit à un recrutement massif de congénères par la fourrageuse initiale grâce à deux, voire trois recrutements successifs (respectivement 13 et 6 cas sur 20), et ce jusqu'à ce que la proie soit arrachée de l'épingle.

En moyenne, la fourrageuse réalise $7,7 \pm 2,8$ piqûres (moyenne $\pm$ écart type, $n = 19$ séquences) (Tableau III-a) et passe $818,3 \pm 118,6$ secondes avant la tentative de transport et le premier retour au nid, c'est-à-dire plus de quatre fois le nombre de piqûres nécessaire pour immobiliser une petite proie mais à peu près le même temps avant la tentative de transport (voir Tableaux III-a et III-b).

Le nombre moyen d'ouvrières recrutées au cours de cette expérience (en incluant tous les recrutements), $17,9 \pm 3,5$ ($n = 19$) (Tableau III-b), est significativement plus grand que le nombre moyen de fourmis recrutées dans le cas de larves lourdes de *T. molitor* (test de Mann et Whitney : $U = 127,5$, $z = -2,89$, $p \leq 0,004$). Néanmoins, en moyenne, seulement $11,7 \pm 4,1$ individus participent réellement au transport ce qui donne une efficacité du recrutement de 65.4%. Le nombre moyen de recrutées est de $11,8 \pm 2,9$ dans le premier recrutement ($n=19$), de $5,4 \pm 1,5$ dans le second ($n = 13$) et de $2,3 \pm 0,5$ dans le troisième ($n = 6$). Le nombre d'ouvrières dans le premier recrutement n'est pas différent du nombre d'ouvrières recrutées impliquées dans la chasse de larves lourdes de *T. molitor* comme cela a été décrit dans la première série

d'expériences, présentée plus haut (test de Mann-Whitney : $U = 194,0$, $z = -1,4$, $p = 0,161$).

3.2.3.2 Effet d'une variation du poids de petites proies transportables individuellement

3.2.3.2.1 Méthode

La colonie 5 est utilisée dans cette série d'expériences. Elle comprend une reine, du couvain et 65 ouvrières. Cette série d'expériences a pour but de caractériser plus précisément les effets de la variation du poids de larves transportables appartenant à une catégorie de « petites tailles » sur la stratégie adoptée par les fourrageuses. Pour cela, nous avons recherché si une variation du poids des larves affecte le choix de la stratégie de transport de proies appartenant à une catégorie de taille donnée (16 mm) et normalement transportables par une seule ouvrière. Trois types de traitements sont appliqués aux larves chassées par les fourmis de la colonie 5. Pour chaque groupe, 30 séquences ont été observées sur 3 fourrageuses élités. Dans le premier groupe (contrôle 1), des larves de *T. molitor* non traitées ont été utilisées. Dans le deuxième groupe (cire), une petite quantité de cire d'abeille est appliquée sur le dos des larves de *T. molitor*. Dans le troisième groupe (plomb), la cire est utilisée pour fixer un plomb de pêche de 30 mg sur la partie médiane de la larve (voir Figure III-5). Le poids moyen des larves non traitées est de $30,0 \pm 0$ mg, celui du groupe « cire » est de $30,3 \pm 0,1$ mg et celui du groupe « plomb » est environ le double de celui des deux autres groupes ($60,3$

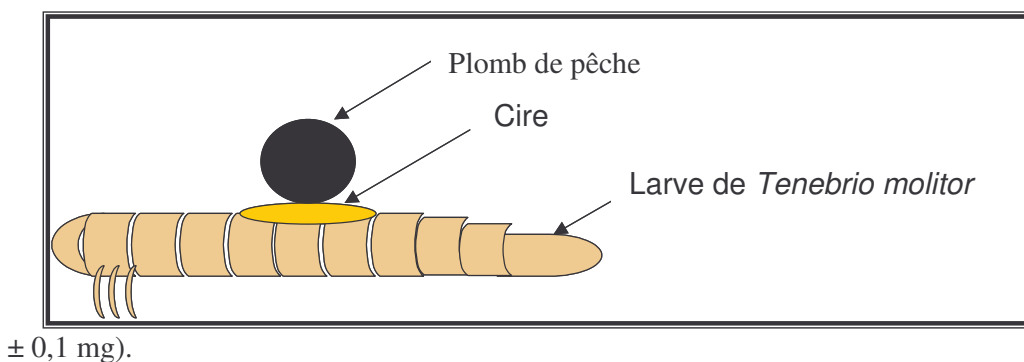


Figure III-05. Schéma de la fixation d'un plomb de pêche sur la partie dorsale d'une larve de *T. molitor*.

3.2.3.2.2 Résultats

Comme on pouvait s'y attendre, toutes les fourmis du groupe contrôle (n=30) utilisent la stratégie de transport solitaire quand elles sont confrontées à des vers de farine non traités (Tableau III-b).

De même, toutes les fourmis du groupe « cire » (n = 30) emploient la même stratégie solitaire que les fourmis du groupe contrôle 1 et le nombre moyen de piqûres n'est pas différent entre les deux groupes. De plus la présence de la cire ne semble influencer ni sur le comportement de la proie ni sur celui de la fourrageuse.

Par contre, dans le groupe « plomb », avec un poids double de la proie, les fourmis ont réalisé une séquence de chasse collective dans 96,7 % des cas (29 sur 30). Le cas restant correspond à un abandon de la proie sans recrutement de congénères. Le nombre de piqûres est deux fois plus important que dans les groupes contrôle 1 et « cire » mais reste équivalent à celui observé lors de l'utilisation de la stratégie collective dans la première série d'expériences (Tableau III-b). Sur les $13,9 \pm 3.6$ ouvrières recrutées (n = 29 séquences), $8,2 \pm 2,8$ sont impliquées dans le transport de la proie, ceci correspondant à une efficacité du recrutement de 59%. Au total, les résultats de stratégie collective ne sont pas différents dans cette expérience de ceux obtenus dans la première série d'observations (Tableau III-b).

3.2.3.3 Effet d'une variation du poids de grosses proies transportables collectivement

3.2.3.3.1 Méthode

La colonie 6, comprenant une reine, du couvain et 80 ouvrières, est utilisée dans cette série d'expériences. Nous avons étudié pour la colonie 6 si une variation du poids d'une larve appartenant à une catégorie de taille donnée (21 mm), normalement transportée collectivement comme cela a été montré dans la première série d'expérience, affecte le choix de la stratégie de transport. Dans le premier groupe appelé « Contrôle 2 », des larves de *T. molitor* pseudo-traitées ont été utilisées. Dans la partie dorso-médiane de la larve, la cuticule est piquée à l'aide d'une seringue sans ponctionner l'hémolymph et est ensuite cautérisée avec un peu de cire d'abeille chaude. Dans le deuxième groupe appelé « ponction », les larves ont reçu le même type de traitement que précédemment mais environ 30 mg d'hémolymph sont ponctionnés.

Le poids moyen ($\pm$ l'écart-type) des larves « pseudo-traitées » et « ponctionnées » est de $60,2 \pm 0,4$ mg, et $30,3 \pm 0,5$ mg, respectivement.

3.2.3.3.2 *Résultats*

Les chasseuses du groupe contrôle 2 ($n = 20$) utilisent toujours une stratégie de transport collectif quand elle sont confrontées à des vers de farines « pseudo traités » de 60 mg (Tableau III-b) et le nombre de piqûres n'est pas différent de celui obtenu dans la première série d'expérience pour de grandes larves de *T. molitor*. Sur une moyenne de $14,3 \pm 5,0$ ouvrières recrutées ($n = 20$), $8,8 \pm 2,7$ sont impliquées dans le transport ce qui correspond à une efficacité du recrutement de 61,8%. Ces valeurs ne sont pas significativement différentes de celles obtenues lors du transport collectif dans la première série d'expériences (Tableau III-b). De plus, le pseudo-traitement n'influe pas significativement sur le comportement de la proie ou de la fourmi. Dans le groupe « ponction » avec un poids moyen de proie de 30,3 mg, les chasseuses s'engagent toujours dans un transport solitaire et le nombre de piqûres est réduit de moitié par rapport au groupe contrôle 2. Il est similaire à celui obtenu pendant la capture des larves déclenchant un transport solitaire lors de la première série d'expériences (Tableau III-b).

	Nombre de séquences	Poids moyen des proies (mg)	Pourcentage d'utilisation de la stratégie collective	Nombre moyen de piqûres	Nombre moyen d'ouvrières recrutées	Nombre moyen d'ouvrières transporteuses
Stratégie solitaire	N = 30	$21,4 \pm 11,6$	0	$1,8 \pm 0,8$ a	0	0
Stratégie collective	N = 27	$67,8 \pm 22,5$	100	$3,7 \pm 1,1$ b	$15,2 \pm 8,1$ a	$9,4 \pm 3,7$ a
Groupe contrôle 1	N = 30	30,0	0	$1,9 \pm 0,9$ a	0	0
Groupe "cire"	N = 30	$30,3 \pm 0,1$	0	$2,1 \pm 0,8$ a	0	0
Groupe "plomb"	N = 29	$60,3 \pm 0,1$	96,7	$3,6 \pm 1,4$ b	$13,9 \pm 3,6$ a	$8,2 \pm 2,8$ b
Poids "infini"	N = 19	$21,0 \pm 6,0$	95,0	$7,7 \pm 2,8$ c	$17,9 \pm 3,5$ b	$11,7 \pm 4,1$ a
Groupe contrôle 2	N=20	$60,2 \pm 0,4$	100	$3,2 \pm 1,3$ c	$14,3 \pm 5,0$ b	$8,8 \pm 2,7$ a
Groupe "ponction"	N=20	$30,3 \pm 0,5$	0	$1,7 \pm 0,9$ a	0	0
Stratégie solitaire : contrôle mobilité	N = 30	$16,6 \pm 6,9$	0	$1,7 \pm 0,6$ a	0	0
Stratégie collective : contrôle mobilité	N = 30	$59,2 \pm 33,0$	100	$3,9 \pm 1,5$ B	$15,3 \pm 7,1$ a	$9,7 \pm 3,4$ a
Stratégie solitaire : test mobilité	N = 30	$16,8 \pm 7,2$	0	0	0	0
Stratégie collective: test mobilité	N = 30	$65,5 \pm 35,3$	100	0	$9,3 \pm 3,2$ c	$4,6 \pm 1,2$ c

Tableau III-b. Comparaison des résultats principaux résultant des différentes séries expérimentales. Dans chaque colonne, les comparaisons statistiques sont effectuées en utilisant le test de Mann-Whitney.

3.2.4 Impact de la mobilité de la proie sur le comportement prédateur

3.2.4.1 Méthode

Les mouvements des proies vivantes sont susceptibles d'influer sur les réponses prédatrices des fourmis. C'est pourquoi nous avons testé le comportement de fourragement de fourmis confrontées à des proies fraîchement tuées. La colonie 7, comprenant une reine, du couvain et 60 ouvrières, est utilisée dans cette série d'expériences. Des larves de *G. assimilis* précédemment congelées pendant 10 minutes ont été utilisées plutôt que des vers de farines qui ne supportent pas la congélation car ils se nécrosent rapidement à tel point qu'ils sont alors ignorés par les fourrageuses.

Soixante séquences de prédation par les fourmis de la colonie 7 ont été enregistrées *et ce sur 2 fourrageuses élites*.

Afin de vérifier que ces fourmis suivent le même schéma comportemental que celles de la colonie 3 utilisée dans la première série d'expérience et ne sortent pas des limites poids/taille qui déclenchent chaque stratégie, 60 séquences supplémentaires avec des larves vivantes de poids et de taille variables ont été enregistrées de façon similaire à ce qui avait été réalisé avec la colonie 3 dans la première série d'expériences

3.2.4.2 Résultats

Confrontées à des larves vivantes de *G. assimilis*, les fourmis de la colonie 7 se comportent comme les fourmis de la colonie 3 testée lors de la première série d'expériences (voir Figure III-6 et Figure III-2). Plus précisément, leur comportement respecte les limites poids/tailles de déclenchement de la stratégie prédatrice collective (27,7mg / 7mm pour la colonie 3 contre 27,2mg / 7mm pour la colonie 7).

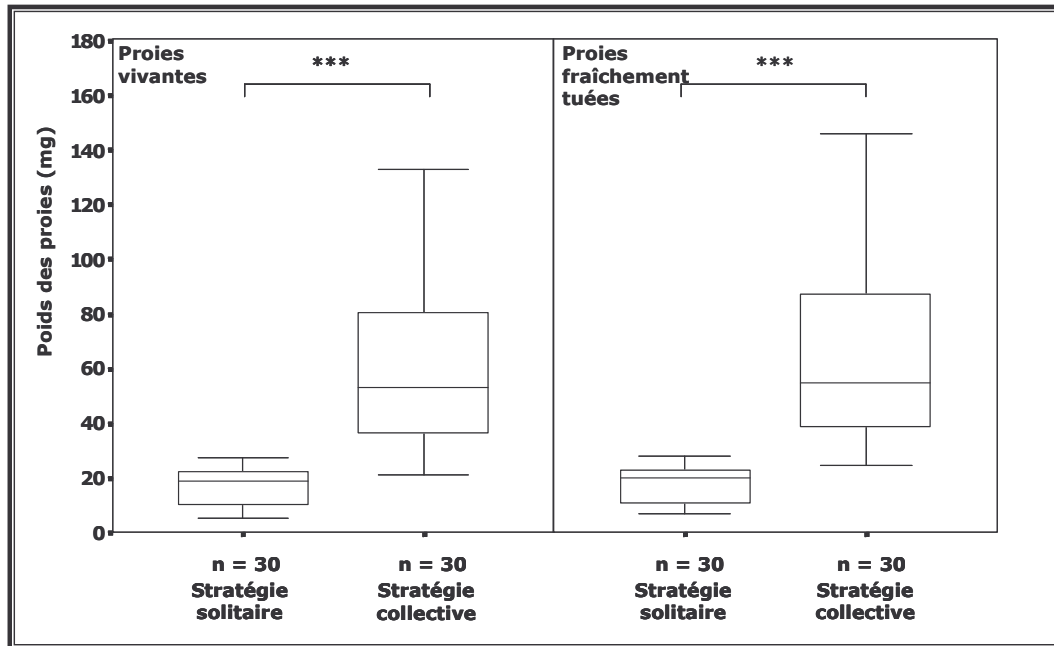


Figure III-06. Distribution du poids des proies en fonction de la stratégie de transport choisie par *G. sulcata* confrontée à des nymphes de grillon vivantes ou fraîchement tuées par congélation. ***: $p < 0.0001$. Voir Figure III-2 pour les précisions complémentaires.

Par contre, quand elles sont confrontées à des larves fraîchement tuées, la détection de la proie morte résulte d'un contact direct et non d'une détection visuelle à distance. Dans ces circonstances aucun comportement de piqure n'a été observé.

Comme on pouvait s'y attendre, le poids des proies transportées individuellement est significativement inférieur à celui des proies transportées collectivement, qu'elles soient vivantes ou fraîchement tuées (Figure III-6). (Test de Mann-Whitney: $U = 20,5$, $z = -6,35$, $p < 0,0001$; $U = 8,5$, $z = 6,53$, $p < 0,0001$, respectivement).

Néanmoins, qu'elles soient transportées individuellement ou collectivement, aucune différence significative n'a été trouvée dans le poids des proies qui déclenchent chacune de ces stratégies de transport selon que les larves sont vivantes ou mortes. (Test de Mann-Whitney: $U = 435,5$, $z = -0,21$, $p = 0,83$; $U = 397,5$, $z = -0,78$, $p = 0,44$, respectivement). La mobilité de la proie ne semble donc pas cruciale dans le choix de la stratégie de transport des proies capturées, contrairement au poids et à la taille.

3.2.5 Discussion

La chasse avec transport solitaire, forme la plus primitive de fourragement, est très répandue chez les fourmis ponéromorphes (Beckers et coll., 1989). Cependant les capacités de transport pour chaque fourrageuse et le bénéfice net pour la colonie sont en

général considérés comme étant réduits par rapport à l'utilisation de stratégies collectives qui peuvent améliorer l'efficacité du fourragement dans certaines circonstances (Oster et Wilson, 1978 ; Hölldobler et Wilson, 1990). Le bénéfice du fourragement issu d'un effort coopératif est habituellement supérieur au bénéfice issu de la somme de chacun des transports individuels de proie. (Schatz et coll., 1997 ; Dejean et coll., 1999)

Les colonies de *Gnamptogenys sulcata* sont caractérisées par un nombre extrêmement faible de fourrageuses hautement spécialisées dans les comportements de chasse (Daly-Schveitzer et coll., 2001 ; Lachaud et coll., 2005). Les choix individuels réalisés par de telles spécialistes sont donc d'une importance cruciale pour la survie de la colonie. Ainsi, les chasseuses de *G. sulcata* présentent des séquences prédatrices qui changent en fonction des caractéristiques statiques (physiques) et dynamiques (comportementales) des proies.

Alors que la chasse strictement solitaire est toujours mise en œuvre en premier, deux stratégies principales de transport sont déclenchées en fonction du poids et de la taille des proies : la stratégie solitaire et la stratégie collective faisant appel au recrutement de congénères. Le poids des proies semble jouer un rôle majeur dans le choix entre la stratégie de transport solitaire et la stratégie collective. Ceci a été confirmé en testant les effets d'une variation de poids de petite proie transportable de taille fixe. En doublant le poids d'une proie d'une taille donnée, déclenchant normalement un transport solitaire, un changement de stratégie est réalisé par les chasseuses de *G. sulcata* en faveur de la stratégie collective. Ceci est confirmé en outre dans l'expérience réalisée avec des proies de poids apparemment « infini » où une petite proie qui déclencherait normalement un transport solitaire mais rendue inamovible, entraîne un changement dans la stratégie employée par les chasseuses de *G. sulcata* en faveur d'un transport collectif. *Des expériences avec des proies infiniment lourdes (épinglées ou sous filet) ont été antérieurement réalisées chez Pheidole crassinoda (Sudd, 1960) et chez Pheidole pallidula (Detrain & Deneubourg, 1997) où le recrutement de congénères se fait de plus en plus tôt en fonction de l'augmentation de la résistance à la traction.* La taille, elle, ne semble pas avoir une importance équivalente au poids comme on peut le voir dans l'expérience où le poids et la taille sont découplés. Après réduction de moitié, par ponction de l'hémolymph, du poids

d'une grande proie qui devrait normalement déclencher un transport collectif, la stratégie employée fait intervenir un transport solitaire.

En règle générale et indépendamment du type de proie ou de sa mobilité, les petites proies légères qui sont maîtrisées avec succès (pesant moins de 8,5 fois le poids d'une fourrageuse) sont toujours transportées individuellement alors que les proies grandes et lourdes (plus de 21 fois le poids d'une fourrageuse) déclenchent toujours le recrutement de congénères et le transport collectif de la proie. Toutefois, pour des poids intermédiaires, entre 8,5 et 21 fois le poids d'une ouvrière chasseuse, il existe une certaine variabilité dans le choix de la stratégie. Cette variabilité est très probablement la manifestation d'une variation des caractéristiques internes des fourrageuses, de leur état motivationnel ou de leur niveau de jeûne (Daly-Schweitzer et coll., 2002 et Chapitre 4). Même si nous n'avons pas testé les capacités de transport de *G. sulcata* en utilisant des proies extrêmement lourdes, comme celles chassées solitairement par les fourrageuses de *Plectroctena minor* qui sont capables de maîtriser et transporter sans aide des proies pesant jusqu'à 117 fois leur poids (Dejean et coll. 2001), dans nos conditions expérimentales, certaines proies pesant jusqu'à 68 fois le poids d'une ouvrière de *G. sulcata* sont maîtrisées solitairement et transportées avec succès grâce à un effort collectif. Toutefois dans ce dernier cas, la possibilité d'exploiter une gamme plus importante de poids de proies ne peut pas être exclue du fait des caractéristiques poids/taille limitées des proies disponibles pour nos expériences et du fait de la nécessité d'utiliser des conditions d'alimentation semi-naturelles pour les colonies expérimentales (en évitant à la fois la satiété et un choix de proies trop restreint).

Le comportement prédateur de *G. sulcata* suit le schéma de chasse typique des autres fourmis ponéromorphes (Dejean, 1991 ; Lachaud et Dejean, 1994 ; Schatz et coll., 1997). Plus précisément, les phases comportementales impliquées dans toutes les séquences prédatrices ainsi que les actes comportementaux intervenant dans ces séquences sont similaires à ceux déjà rapportés pour plusieurs espèces de ponéromorphes non équipées de mandibules longues (Dejean et Bashingwa, 1985 ; Schatz et coll., 1997). Cependant, l'absence de toute palpation antennaire après la phase d'approche est remarquable. Une telle absence de palpation n'a été décrite que chez les fourmis ponéromorphes arboricoles *Pachycondyla goeldii* et *Plathythyrea modesta* (Orivel et coll. 2000 ; Djieto-Lordon et coll., 2001) et chez la fourmi « trap-jaw » *Odontomachus opaciventris* caractérisée par la fulgurance de ses attaques sur tout type

de petites proies (De la Mora, 2006). Comme dans ces trois derniers exemples, l'absence de palpation chez *G. sulcata* peut être attribuée à l'exécution rapide de l'attaque puisque, juste après avoir ouvert ses mandibules, la chasseuse *G. sulcata* se rue directement et indistinctement sur tout type de proie. Ceci semble indiquer que la reconnaissance de la proie se ferait pendant la phase de détection ou au cours du premier contact. L'orientation des antennes en direction de la proie indique que l'olfaction doit vraisemblablement jouer un rôle important dans la reconnaissance et la localisation.

En outre, les informations visuelles doivent probablement avoir une influence puisque, comme pour *Myrmecia nigriceps* (Via 1977 ; Eriksson 1985), *Odontomachus troglodytes* (Dejean et Bashingwa 1985) et *Ectatomma ruidum* (Schatz et coll. 1997), les mouvements de la proie apparaissent nécessaires à sa localisation à distance par les fourrageuses *G. sulcata*.

Sur la base de la présente étude, le comportement prédateur de *G. sulcata* apparaît moins sophistiqué que celui décrit chez l'espèce phylogénétiquement proche *E. ruidum* (Schatz et coll. 1997) étudiée dans des conditions similaires. Contrairement à cette dernière, aucune véritable variation comportementale n'a pu être distinguée au sein des deux stratégies prédatrices utilisées par *G. sulcata* et aucun recrutement à courte distance (chasse « coopérative », impliquant la présence de congénères fourrageant près de la zone de capture) n'a été noté.

De plus, si la performance en terme de prédation est définie comme un gain par « unité » de temps ou par « unité » d'effort, la stratégie collective semble moins efficace que la stratégie solitaire. En effet il faut en moyenne 9 ouvrières de *G. sulcata* pour transporter seulement 3 fois le poids de nourriture transporté par un individu (Tableau III-b). Toutefois, une telle interprétation ne prend pas en compte le temps que chaque fourrageuse investit dans la recherche de nouvelles proies, si bien qu'il pourrait être plus profitable de recruter des congénères et de transporter rapidement une grosse proie plutôt que de l'abandonner. Du fait de la flexibilité du comportement prédateur des chasseuses de *G. sulcata* et de leur agressivité, cette situation ne semble cependant pas avoir de conséquences négatives en terme d'efficacité de prédation, définie comme le pourcentage de proies transportées au nid avec succès. Alors que le taux de réussite pour le transport de proies petites ou moyennes (moins de 21 fois le poids d'une ouvrière) par les chasseuses de *G. sulcata* est similaire à celui d'*E. ruidum* (93.8%

contre 88.0%, respectivement ; voir Schatz et coll. 1997), *G. sulcata* présente une probabilité générale de réussite de captures très supérieure à celle d'*E. ruidum* quand elle est confrontée à des proies lourdes (87.5% contre 12.0%, respectivement). Bien que les chasseuses éclairées montrent une spécialisation comportementale extrême, similaire à celle décrite par Lévieux (1966) chez *Pachycondyla analis*, et qu'elles ne participent en outre jamais au transport collectif des proies capturées, les pourcentages d'efficacité du recrutement enregistrés chez *G. sulcata* (entre 59,0 % à 65,4%) sont plus importants que ceux enregistrés chez *E. ruidum* (entre 40,7% à 57,3%, taux recalculé d'après Schatz et coll., 1997)

Les valeurs d'efficacité du recrutement obtenues pour *G. sulcata* sont presque invariables et sont indépendantes du type de proie et de ses caractéristiques morphologiques. Une telle stabilité dans l'efficacité du recrutement est peut-être la conséquence d'une efficacité limitée de la piste de phéromone déposée par la fourrageuse, ce qui pourrait expliquer le besoin constaté de renforcer la piste quand elle guide les fourmis recrutées jusqu'à la proie immobilisée.

Les difficultés rencontrées par les ouvrières de *G. sulcata* lors de la maîtrise des proies semble résulter à la fois des caractéristiques statiques et dynamiques de la proie. La saisie de la proie dépend à la fois de ses caractéristiques morphologiques et physiques (taille, poids, forme) et de sa capacité à réagir et à se défendre (lutte et mouvements de fuite). Nous avons observé que le nombre et ou l'intensité des piqûres administrées par la fourmi pendant la capture de proies vivantes est corrélé positivement à la difficulté pour maîtriser la proie résultant à la fois de ses caractéristiques statiques et dynamiques. La difficulté apparente des ouvrières de *G. sulcata* à maîtriser des proies grandes et lourdes est très voisine pour les nymphes de *G. assimilis* qui peuvent s'échapper en sautant et pour les larves de *T. molitor* qui sont capables de soubresauts puissants et dangereux. Dans les deux cas, les piqûres sont préférentiellement orientées et répétées vers la région céphalique, ce qui correspond à une stratégie efficace visant à assurer une paralysie rapide de la proie (Dejean, 1982 ; Schatz et coll., 1997 ; Dejean et coll., 1999b, 2001).

Les petits grillons sont plus facilement chassés que les petits vers de farine comme l'indique la faible fréquence de piqûres répétées qui sont réalisées indifféremment sur toutes les parties du corps. Par contre leur transport individuel est plus problématique et amène les chasseuses de *G. sulcata* à s'engager plus volontiers

dans un transport collectif. La forme de la proie semble être responsable d'une telle différence de transport, les vers de farine de forme tubulaire étant plus facilement transportés que les nymphes de criquet de forme irrégulière (Schatz et coll., 1997 ; Dejean et coll., 2001).

La saisie et la maîtrise de la proie apparaissent comme les phases cruciales des séquences prédatrices pendant lesquelles la décision de persister dans la stratégie solitaire ou de passer à la stratégie collective est prise par la fourmi élite. C'est à ce stade que plusieurs chasseuses solitaires peuvent abandonner la poursuite de la séquence. Un bon candidat comme facteur-clé pour la prise de décision semble être le nombre de piqûres nécessaires à l'immobilisation de la proie. Lorsque les ouvrières sont confrontées à des proies vivantes, le nombre de piqûres précédant la décision d'employer une stratégie collective est toujours significativement supérieur à celui enregistré pour une proie déclenchant un transport solitaire. De plus, il y a une corrélation entre le nombre de piqûres réalisées et la difficulté de la tâche (Tableau III-b). Alors que moins de deux piqûres en moyenne sont suffisantes pour maîtriser une petite proie (20-30 mg) dans la chasse solitaire, presque deux fois plus de piqûres sont observées pour des proies lourdes (60-67 mg) et même quatre fois plus pour les proies épinglées, de poids « infini », induisant alors le choix de la stratégie collective. Ce facteur semble être une variable sûre permettant à la chasseuse élite d'estimer approximativement le poids, la taille et la force de la proie et par conséquent la difficulté à maîtriser cette proie et à la transporter jusqu'au nid.

Il faut toutefois noter que les proies mortes, qui ne déclenchent jamais aucun comportement de piqûre de la part des chasseuses de *G. sulcata*, induisent les mêmes choix individuels ou collectifs de transport que ceux réalisés après la capture de proies vivantes. On peut en déduire que la mobilité de la proie n'apparaît pas essentielle dans le choix de la stratégie de transport. Alors que ces deux types d'éléments, dynamiques et statiques, sont clairement impliqués dans la phase de capture de proies vivantes, comme le montre la relation entre le poids de la proie et le nombre de piqûres, seules les caractéristiques statiques peuvent servir de facteurs clés dans la chasse de proies mortes pour déclencher le choix de la stratégie de transport, puisque aucune piqûre n'est réalisée en absence de mobilité. Par conséquent les variables statiques et dynamiques caractérisant les proies sont très vraisemblablement découplées pendant la prise de décision de la stratégie de transport. Un tel mécanisme pourrait expliquer les apparentes

contradictions rencontrées dans les données obtenues au cours de l'expérience où la proie est épinglée sur un support (Tableau III-b). Le poids apparent « infiniment » lourd de la proie induit une augmentation significative du nombre de piqures et une première vague de recrutement impliquant un nombre de congénères qui n'est pas significativement différent de celui rencontré pour des larves lourdes de *T. molitor*. Toutefois, la taille est celle d'une proie déclenchant normalement la stratégie solitaire ce qui conduit alors à sa rapide immobilisation. Une telle situation peut générer un conflit informationnel reflété à la fois par la latence avant la tentative de transport, qui est similaire à celle trouvée pour les proies déclenchant un transport solitaire, et par la réponse légèrement plus faible dans le recrutement déclenché par la fourmi élite. Néanmoins, après que la première vague ait atteint la proie, cette ambiguïté dans le comportement de la chasseuse élite est compensée très vite par la deuxième et la troisième vague ultérieure de recrutement. Même si aucune corrélation significative n'a été trouvée entre, d'une part le nombre de congénères recrutées ou le nombre de fourmis transporteuses, et d'autre part le poids et la taille de la proie (Tableau III-a), reflétant l'incapacité de la part de *G. sulcata* à faire étroitement correspondre le nombre de recrutées impliquées et le poids de la proie transportée, le déclenchement de plusieurs recrutements successifs conduit à un nombre significativement plus important de fourmis recrutées que pour les proies lourdes mais transportables (Tableau III-b). Ces recrutements successifs par la fourmi élite peuvent correspondre à une tentative pour faire coïncider le nombre de congénères recrutés avec le poids « apparent » de la proie à transporter. Bien qu'elles ne montrent pas la même précision dans ce recrutement, que celle qui a été décrite lors du recrutement gradué chez *Paraponera clavata* (Breed et coll. 1987) ou chez *E. ruidum* (Schatz et coll. 1997), le recrutement utilisé par *G. sulcata* apparaît clairement comme étant en relation avec un mécanisme similaire et pourrait constituer un pas évolutif vers le comportement de recrutement gradué. Cela permet aux ouvrières chasseuses de *G. sulcata* de montrer une forte flexibilité comportementale et d'exploiter une large gamme de poids et de tailles de proies augmentant ainsi le spectre des items alimentaires disponibles pour la colonie. Contrairement aux ouvrières de *G. moelleri* (5 mm de long), qui sont limitées à des proies dont le poids n'excède pas 100 mg, même après une période de jeûne et même quand un effort collectif est engagé (Cogni et Oliveira, 2004b), la même petite taille des ouvrières de *G. sulcata* (5-6 mm de long) ne les empêche pas de capturer des proies plus grosses. Les ouvrières sont capables de transporter de 16 à 21 fois (45,6 mg) leur propre

poids pour la stratégie solitaire et de 53 à 68 fois (149.4 mg) pour la stratégie collective; le jeûne pouvant entraîner une augmentation de ces valeurs jusqu'à 61-77 fois leur poids (170 mg) (Daly-Schveitzer et coll., 2002 ; Daly-Schveitzer et Lachaud, en préparation ; voir chapitre 4). En régulant à la fois le choix entre le transport solitaire ou collectif d'une part, et le niveau d'investissement en congénères pour le transport de grosses proies d'autre part, les chasseuses solitaires de *G. sulcata* sont capables de contribuer à optimiser l'efficacité de l'approvisionnement de toute la colonie malgré le nombre extrêmement réduit d'individus constituant le groupe élite.

3.3 Prédation sur deux autres types de proies de petites tailles possédant ou non un système de défense

3.3.1 Introduction

Dans le cadre de l'étude de l'impact des caractéristiques physiques des proies sur la flexibilité du comportement prédateur de *G. sulcata*, l'influence des capacités de défense de la proie n'a pas encore été explorée. En effet, le comportement de la proie possédant ou non la capacité de se défendre ou même d'attaquer la fourrageuse devrait logiquement influencer son comportement. La maîtrise de telles proies oblige généralement le prédateur à adapter son comportement de chasse aux difficultés rencontrées. Chez différentes espèces de fourmis carnivores, l'existence de combats entre les proies et les prédatrices a souvent été montrée ; une proie qui se défend est, par définition, plus difficile à maîtriser qu'une proie de même gabarit qui ne se défend pas (Robertson, 1975 ; Agbogba, 1985 ; Dejean et Bashingwa, 1985).

Dans la première partie de ce chapitre, les expériences ont montré que, quelle que soit la situation, la chasse proprement dite est toujours solitaire et que seule la stratégie de transport est susceptible d'être modifiée. Nous avons vu l'importance de la phase de maîtrise de la proie dans le choix de la stratégie à employer lors de son transport. Nous avons pu également démontrer que les caractéristiques dynamiques des proies n'influaient pas sur le comportement de la fourrageuse pour ce qui est du choix de cette stratégie. Dans ce sous-chapitre, nous nous sommes demandé si des proies même petites qui se défendent ne seraient pas susceptibles, elles aussi, d'induire un comportement collectif de transport et même, éventuellement, un comportement collectif de chasse. Ainsi, afin de déterminer si ces différences de comportements de défense des proies

influent ou pas sur les choix individuels de la stratégie prédatrice, les fourrageuses *G. sulcata* ont été confrontées à deux types différents de proies, l'une ne pouvant pas se défendre et l'autre possédant un système et un comportement de défense, toutes ayant des poids déclenchant normalement l'utilisation d'une stratégie solitaire.

3.3.2 Méthodes

Gnamptogenys sulcata pouvant s'attaquer en conditions naturelles à de petits coléoptères et à d'autres fourmis, la colonie 4 (la même que celle utilisée pour les expériences décrites dans la première partie du chapitre 3) est confrontée à deux insectes aux caractéristiques différentes, des charançons adultes de l'espèce *Rhyzopertha dominica* (2 mg / 4 mm) (simplement protégés par leur forte cuticule) et des fourmis de l'espèce *Lasius flavus* (1 mg / 3 mm) (pouvant mordre et projeter de l'acide formique). Les deux types de proies sont présentés sur deux périodes de temps consécutives : les charançons tout d'abord sur deux jours, puis les *L. flavus* sur 21 jours. A partir du premier jour de test, les proies sont introduites à raison de 5, une à la fois dans l'aire de chasse, et ce chaque jour. Le dernier jour, nous avons présenté 6 *Lasius* et non pas 5 afin d'obtenir au moins 32 séquences dans chacune des stratégies observées (stratégies détaillées dans la partie résultats). Dix séquences de chasse sur les charançons et 106 séquences prédatrices sur *L. flavus* ont ainsi été enregistrées. L'enregistrement commence quand une fourrageuse donnée rentre en contact avec la proie. Chaque comportement individuel est noté, le nombre de comportements de piqure et le temps avant transport (ou tentative de transport) ont été enregistrés.

Les observations sont regroupées a posteriori selon la stratégie employée par la fourmi pour les deux types de proies. Pour chaque stratégie prédatrice, un diagramme de flux est construit à partir des données d'observation. Pour chaque séquence, les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de transitions entre chaque acte comportemental.

3.3.3 Résultats

3.3.3.1 Prédation sur *Rhyzopertha dominica*

L'observation des séquences de prédation sur les charançons adultes montre l'utilisation systématique d'une stratégie solitaire comme elle a été décrite plus haut dans la première partie de ce chapitre 3.

Cette stratégie correspond à des séquences où la proie est transportée majoritairement après une seule piqûre (Figure III-7).

La latence moyenne avant transport est de $53,4 \pm 41,2$ secondes pour un nombre moyen de piqûres de $1,3 \pm 0,5$. Les séquences sont caractérisées par un taux de 100% des proies détectées qui sont ramenées au nid.

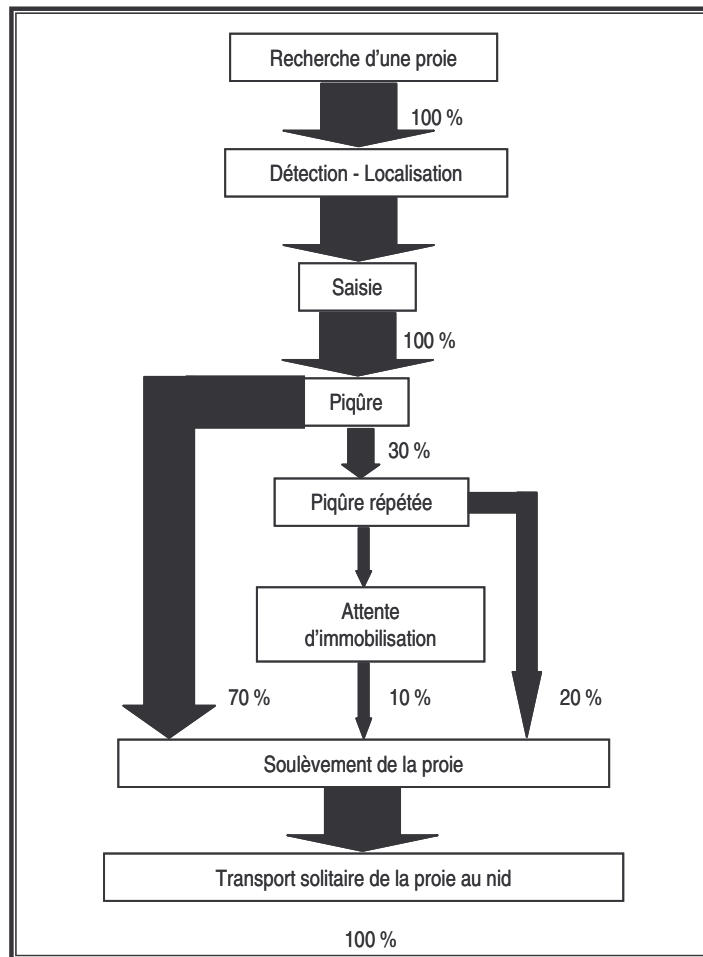


Figure III-07. Séquence solitaire d'attaque par les chasseuses de *Gnamplogenys sulcata* sur des adultes de *Rhyzopertha dominica* (n=10)

3.3.3.2 Prédation sur *Lasius flavus*

Lorsque les fourrageuses élités de *G. sulcata* sont confrontées à une fourmi *Lasius flavus*, nous avons observé trois stratégies différentes.

La première correspond à une stratégie solitaire classique comme vis-à-vis de toute autre proie de petite taille mais aboutissant là encore, comme pour les charançons, à 100 % de retour au nid avec la proie. La séquence la plus fréquemment observée est celle comportant des piqûres répétées (40 cas sur 106) (Figure III-8). Le nombre moyen de piqûres est de $2,3 \pm 1,0$ et la latence moyenne avant transport de la proie est de $86,6 \pm 92,1$ secondes.

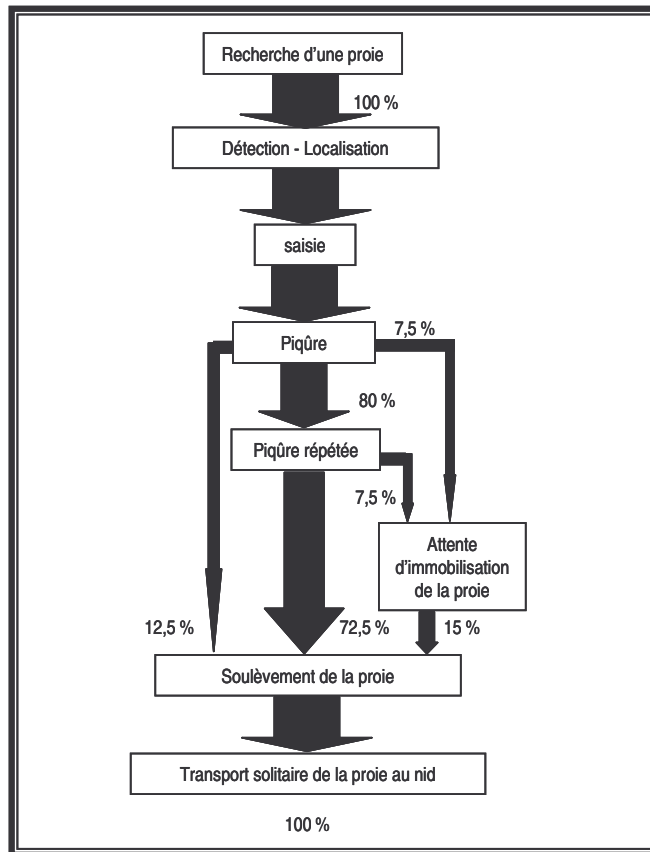


Figure III-08. Séquence solitaire d'attaque par les chasseuses de *Gnampptogenys sulcata* sur des ouvrières de *Lasius flavus* (n=40).

La deuxième stratégie (34 cas sur 106) apparaît en réponse à une réaction de défense de l'ouvrière de *L. flavus* qui, suite à l'attaque par la chasseuse de *G. sulcata*, soit saisit une patte médiane de l'attaquante (50% des cas) soit émet un jet d'acide. Lorsque la *Lasius* émet un jet d'acide, la *Gnampptogenys* abandonne toujours la séquence après s'être toilettée. Quand par contre la *Lasius* saisit la *Gnampptogenys*, cette dernière pique alors plusieurs fois. Ensuite, soit la proie lâche la fourrageuse et tombe au sol avant d'être saisie et transportée jusqu'au nid, soit la proie ne lâche pas et, dans les secondes qui suivent, une ou plusieurs congénères se rapprochent de la fourrageuse (Figure III-9). Lorsque les ouvrières aux alentours se trouvent dans un rayon d'environ 5 cm autour du lieu de la lutte, elles bougent leurs antennes plus rapidement et de manière plus ample puis s'orientent en direction de la première fourrageuse.

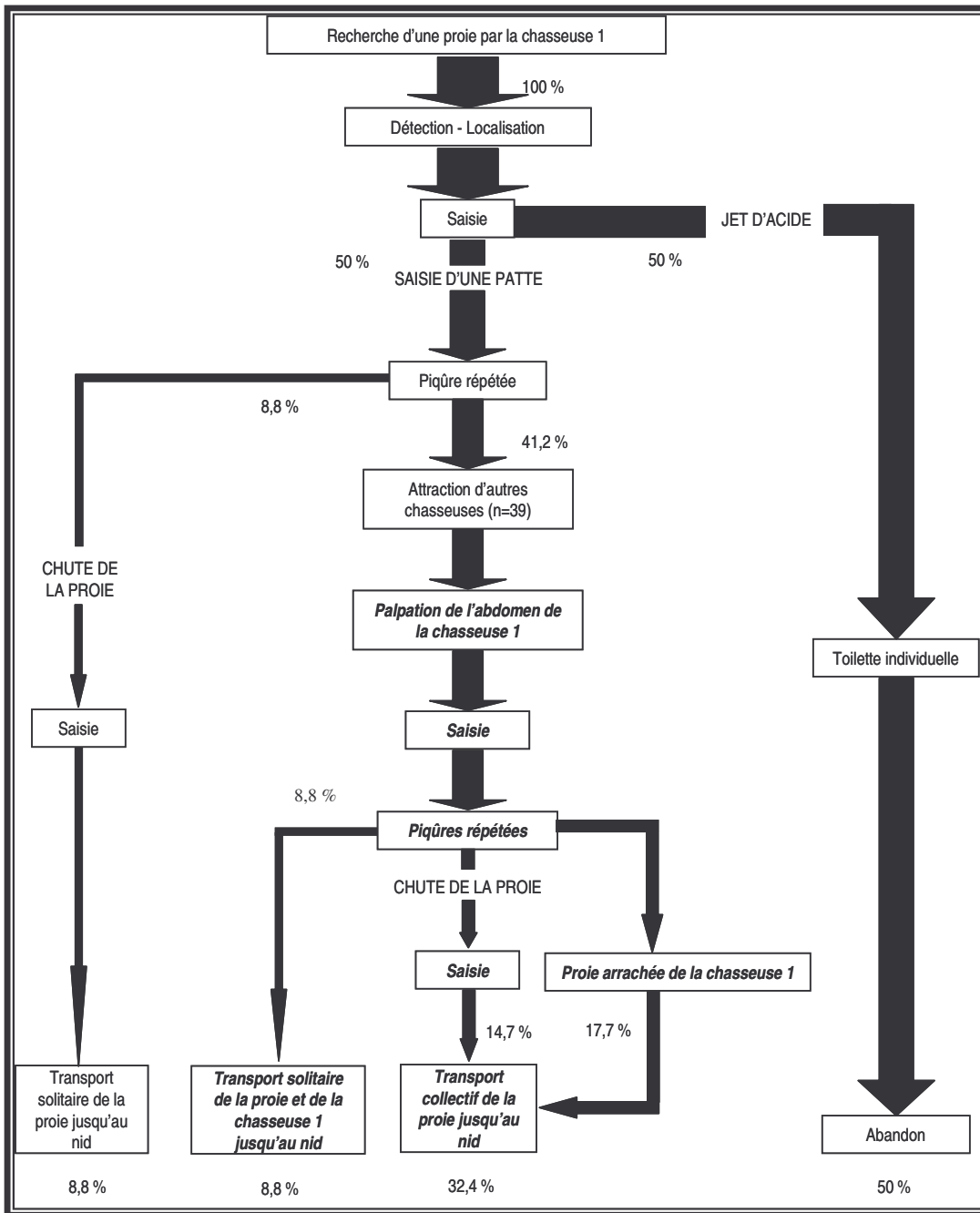


Figure III-09. Séquence prédatrice solitaire et coopérative à partir de l'attaque par les chasseuses de *Gnamptogenys sulcata* et défense par les proies, des ouvrières de *Lasius flavus* (n=34). Les comportements encadrés et notés sans italique et sans caractères gras ni majuscule correspondent à la chasseuse *G. sulcata* 1 qui chasse en premier. Les comportements en majuscules non encadrés correspondent à ceux de la proie. Les comportements encadrés et notés en gras et italique correspondent à ceux des ouvrières *G. sulcata* recrutées localement.

La (ou les) fourrageuse(s) recrutée(s) (en moyenne $2,6 \pm 1,7$ ouvrières recrutées) commence(nt) toujours par palper l'abdomen de la fourrageuse qui a initié la séquence avant que l'une d'elles, la première des ouvrières attirées, se saisisse et pique plusieurs fois la proie. Ensuite une alternative se présente : soit la proie est transportée

collectivement après qu'elle ait lâché la première fourrageuse ou qu'elle en ait été arrachée par la ou une des fourrageuses attirées (en moyenne $1,8 \pm 1,1$ soit une efficacité du recrutement de 67,9 %), soit la proie toujours accrochée à la première fourrageuse et la fourrageuse elle-même sont transportées ensemble jusqu'au nid par une des fourrageuses précédemment recrutées.

La latence moyenne avant transport de $354,4 \pm 152,3$ secondes. Le nombre moyen de piqûres réalisées par la première fourrageuse est de $2,3 \pm 1,4$. Le nombre moyen de piqûres réalisées par la première fourrageuse recrutée est de $1,6 \pm 1,3$.

La troisième stratégie (32 cas sur 106) est mise en oeuvre en réponse à l'attaque de la *G. sulcata* par la *Lasius*. Deux situations sont alors observées. Dans le premier cas la séquence est interrompue très vite par la fuite de la *Gnamptogenys* suite à l'attaque simple par la *Lasius* (28,1%) ou à une attaque avec émission d'un jet d'acide (18,8%). Le deuxième cas est observé quand la *Lasius* saisit une patte de la *Gnamptogenys*. Dans ce dernier cas, les séquences sont strictement identiques à celles observées lors de la mise en œuvre de la deuxième stratégie après la saisie d'une patte de la fourrageuse par la *Lasius* (Figure III-10).

Le temps moyen de capture est ici de $243,2 \pm 140,3$ secondes. Le nombre moyen de piqûres réalisées par la première fourrageuse est de $2,9 \pm 1,3$. Le nombre moyen de piqûres réalisées par la première fourrageuse recrutée est de $2,7 \pm 1,1$. Le nombre moyen de fourrageuses recrutées est de $1,7 \pm 0,8$ et le nombre moyen d'ouvrières participant au transport collectif est de $1,3 \pm 0,5$ soit une efficacité du recrutement de 75 %.

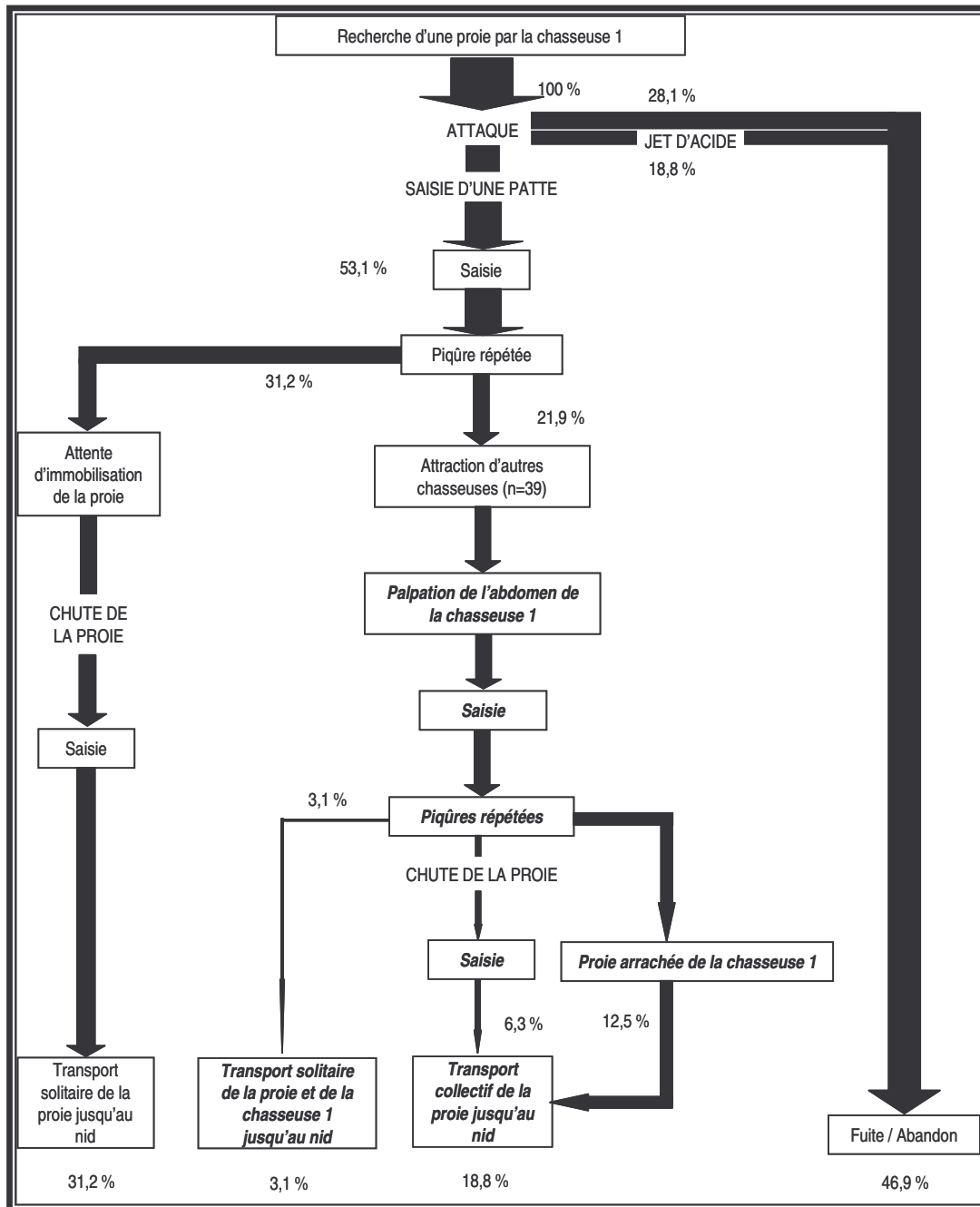


Figure III-10-Séquence prédatrice solitaire et coopérative à partir de l'attaque par les ouvrières de *Lasius flavus* de chasseuses de *Gnamptogenys sulcata* et de la défense par *G. sulcata* (n=32). Les comportements encadrés et notés sans italique et sans caractères gras ni majuscule correspondent aux chasseuses *G. sulcata* 1 qui chassent en premier. Les comportements en majuscules non encadrés correspondent à ceux des proies. Les comportements encadrés et notés en gras et italique correspondent à ceux des ouvrières *G. sulcata* recrutées localement.

3.3.4 Discussion

Les données d'observation précédentes indiquent que quand la proie est sans défense ou n'arrive pas à mettre en œuvre une séquence défensive, la stratégie de *G.*

sulcata est identique à celle habituellement choisie pour les proies de petite taille avec dans ce cas 100% de retour au nid avec la proie. Les différences de comportements et/ou de morphologies des proies expliquent vraisemblablement que le nombre de piqûres et la latence avant transport soient plus importants pour des *L. flavus* que pour des charançons. La latence moyenne avant transport est même très inférieure à celle qui a été observée vis-à-vis des petits grillons ou vers de farine qui, en moyenne, pesaient 10 à 20 fois plus que *R. dominica* ou *L. flavus*, respectivement. Par contre, alors que le nombre de piqûres infligées à *R. dominica* est bien au minimum des valeurs enregistrées, dans le cas de *L. flavus* ce nombre est supérieur même s'il ne diffère pas (Tests de Mann et Whitney. $U_{\text{Gryllus}} = 72,5$; $Z = 0,7$; $p = 0,23$ N.S. $U_{\text{Tenebrio}} = 86,0$; $Z = 1,0$; $p = 0,19$ N.S.) des valeurs obtenues vis-à-vis de petits grillons et vers de farine (voir Tableau III-b). Ces comparaisons semblent indiquer qu'il existerait une gradation dans la difficulté à maîtriser même de petites proies selon qu'elles présentent ou non un système défensif potentiellement dangereux même si elles n'en font pas usage. *Une telle gradation dans les réponses comportementales est retrouvée chez Pheidole dentata qui augmente l'intensité du recrutement en fonction du niveau de dangerosité des espèces auxquelles elle est confrontée (Carlin et Johnston, 1984).* Ces différences pourraient aussi refléter une différence de motivation à chasser des proies possédant une dangerosité potentiellement différente.

Par contre quand la proie met en jeu un système ou un comportement défensif et contrairement à ce que l'on a observé pour des proies lourdes mais qui ne présentaient pas de système de défense (grillons, vers de farine) on a observé, ici, de manière originale un recrutement de congénères pour la maîtrise de la proie et pas uniquement pour son transport. Le taux de retour au nid avec la proie tombe aux environs de 50 %. Cependant, 100% des proies qui, pour se défendre, saisissent une patte de la fourmi chasseuse *Gnamptogenys*, sont ramenées au nid grâce à la participation d'autres *Gnamptogenys* présentes dans l'aire de chasse. Le pourcentage d'efficacité générale de la chasse sur des ouvrières de *L. flavus* (dont 69,8 % sont ramenées au nid) est plus faible que celui obtenu pour la chasse de nymphes de grillons ou de vers de farine de petites tailles mais reste légèrement supérieur à celui observé pour des proies de plus grande taille (voir première partie de ce chapitre ; Daly-Schweitzer et coll., 2007). Le comportement de défense de la proie influe donc sur l'efficacité de la chasse : plus la proie se défend et plus l'efficacité de la prédation solitaire diminue. Toutefois, le taux

de succès reste relativement élevé en raison de la possibilité d'une coopération avec des congénères pour la chasse et le transport de la proie jusqu'au nid.

En fonction du contexte existant au départ de la séquence (initiée soit par l'attaque de la *Gnamptogenys* soit par l'attaque de la *Lasius*), le nombre de cas correspondant à un transport solitaire par la première *Gnamptogenys* diffère. Lorsque la *Lasius* attaque en premier, ce nombre est plus de trois fois supérieur à celui observé lorsque la *Gnamptogenys* attaque en premier (3 cas sur 32 contre 10 cas sur 34). De plus, le nombre moyen de piqûres est supérieur lorsque la *Gnamptogenys* se défend après que la *Lasius* ait initié la séquence à celui constaté lorsque la *Lasius* se défend après que la *Gnamptogenys* ait initié la séquence, même s'il ne diffère pas statistiquement (Test de Mann et Whitney : $U = 98,5$; $Z = 1,4$; $p = 0,18$ N.S.). L'agressivité ou la motivation à se défendre semble donc être plus importante lorsque la *Gnamptogenys* est tout d'abord en position de défense que lorsqu'elle initie elle-même l'attaque. A l'inverse, le nombre de séquences au cours desquelles des fourrageuses sont recrutées, à la suite d'une phase d'attaque de la *Lasius* par la *Gnamptogenys* (14 cas sur 17), est le double de celui observé à la suite d'une attaque initiée par la *Lasius* (7 cas sur 17). Le nombre moyen de fourmis recrutées est plus important lorsque la séquence est initiée par l'attaque de la fourrageuse *G. sulcata* que quand elle est initiée par l'attaque de la *L. flavus* même si la différence n'est pas statistiquement significative ($U = 35,0$; $Z = 1,1$; $p = 0,27$ N.S.). Cette différence pourrait être mise sur le compte d'une plus grande agressivité ou motivation à recruter des congénères lorsque la fourrageuse se trouve au départ de la séquence dans le rôle du prédateur que quand elle se trouve être dans le rôle de la proie qui se défend.

Gobin et ses collaborateurs (1998b) ont montré qu'il existe chez *G. menadensis* un recrutement local qu'ils soupçonnent d'être effectué par l'intermédiaire d'un signal olfactif via des substances attractives à courte distance issues de leur glande pygidiale. De plus, Duffield et Blum (1975) ont montré l'existence d'une phéromone d'alarme chez *G. pleurodon*. Au vu de leur comportement, nos résultats suggèrent que les chasseuses de *G. sulcata* puissent également émettre, en cas de danger, une phéromone d'alarme pour attirer des congénères. La vraisemblance de cette hypothèse est étayée par le fait observé que les fourmis recrutées commencent toujours leur approche en palpant l'abdomen de la fourmi recruteuse. En outre, le fait que l'ouvrière de *Lasius*,

dont le poids est très faible, soit transportée collectivement est en faveur d'une stratégie coopérative avec recrutement local comme cela a été montré chez d'autres espèces de ponéromorphes telles que *E. ruidum* (Schatz et coll., 1997). *Ce recrutement local pourrait être réalisé par l'intermédiaire soit du venin émis lors des piqûres, d'une phéromone d'alarme ou éventuellement de stridulations. En effet l'existence de stridulations est rencontrée régulièrement chez les ponéromorphes, Schatz et collaborateurs (1997) proposent même comme hypothèse leur utilisation dans le cadre d'un recrutement pour la prédation.* Dans la mesure où ce transport collectif survient uniquement après l'attraction de congénères, consécutive à une situation de danger, on peut penser que *G. sulcata* possède les moyens d'utiliser un tel recrutement. Il est toutefois peu probable qu'elle puisse le faire en conditions naturelles compte tenu du fait qu'il n'y a généralement pas d'autres congénères à proximité immédiate. Nous avons observé également au cours de ces expériences un comportement particulièrement original consistant, pour une des fourmis recrutées, à transporter au-dessus de sa tête la proie qui continue à agripper une patte de la première fourrageuse. Les deux individus sont ainsi transportés ensemble à l'intérieur du nid comme s'il s'agissait d'une séquence solitaire ce qui exclurait alors l'existence d'une véritable stratégie coopérative chez *G. sulcata*. La proie et la première fourrageuse sont prises en charge par les ouvrières présentes à l'entrée du nid pour faire alors lâcher prise à la *Lasius* et libérer la première fourrageuse. La fourrageuse ayant transporté les deux individus ressort immédiatement, sans participer à la libération de sa congénère ce qui contribue à un gain de temps et d'énergie supplémentaire pour la recherche d'une nouvelle proie puisque les congénères qui sont recrutables sur le terrain font obligatoirement partie du groupe extrêmement réduit des spécialistes du fourragement dont dispose la colonie.

3.4 Discussion du chapitre

La chasse solitaire est la forme la plus primitive de fourragement, la possibilité d'élaborer des stratégies collectives permettant de renforcer son efficacité dans certaines circonstances (Oster et Wilson 1978; Hölldobler et Wilson 1990). Par ailleurs, le bénéfice du fourragement issu de la chasse collective est supérieur au bénéfice résultant de la somme de chacun des transports individuels de proie (Schatz et coll. 1997; Dejean et coll. 1999).

Bien que les premières observations sur le terrain (Lattke, 1990 ; Lachaud, comm. pers.) indiquent que les ouvrières *G. sulcata* présentent un fourragement principalement

solitaire, l'étude en laboratoire montre que les ouvrières chasseuses sont capables d'une grande flexibilité comportementale qui leur permet d'exploiter une large gamme de poids et de tailles de proie. Cette flexibilité, si elle est possible dans des conditions naturelles, constitue un véritable avantage écologique puisqu'elle permet d'augmenter la gamme potentielle de proies pour la colonie (Oster et Wilson 1978 ; Traniello 1989 ; Hölldobler et Wilson 1990 ; Schatz et coll. 1997).

Au cours des différentes expériences dont les résultats ont été présentés dans ce chapitre, la flexibilité comportementale individuelle dans le choix de la stratégie de transport apparaît comme un facteur primordial dans la résolution des tâches auxquelles les fourrageuses sont confrontées (Lachaud et Fresneau, 1987 ; Corbara et coll., 1989 ; Lachaud et coll., 1994 ; Schatz et coll., 1997). Cette flexibilité se traduit par la possibilité de mobiliser des congénères pour une tâche que la fourmi élite ne peut réaliser seule : recrutement d'un groupe d'ouvrières pour le transport d'une grosse proie ou recrutement local de fourrageuses en cas de défense de la proie mettant la fourrageuse en danger. Dans le cas d'une séquence collective, il existe même une division du travail entre fourrageuses, la recruteuse devenant une tueuse exclusive et les recrutées des transporteuses.. Cette division du travail rappelle celle observée chez les ouvrières prédatrices d'*E. ruidum* (Schatz et coll., 1996) qui se répartissent dans deux groupes fonctionnels celui des tueuses et celui des transporteuses. *Chez G. sulcata, les individus recrutés pourront éventuellement devenir des chasseuses lorsque les fourrageuses en place devront être remplacées. Nous n'avons pas réalisés d'expérience où les fourmis fourrageuses élités sont retirées mais nous avons considéré que, de manière très classique dans les phénomènes de régulation sociale, les individus élités devraient être remplacées par des individus préorientés dans cette tâche (Fresneau et Lachaud, 1985 ; Lachaud et Fresneau, 1987 ; Fresneau et coll, 1987 ; Fresneau, 1994). Les fourrageuses non élités sont les candidates les plus évidentes pour remplacer ces élités. On trouvera probablement parmi les ouvrières qui ont déjà une petite expérience du milieu extérieur comme celles qui ont été recrutées, celles qui constitueont les futures spécialistes de la chasse.*

Dans le cas de proies potentiellement dangereuses comme les *Lasius*, le fait que la première recrutée soit celle qui pique et maîtrise la proie peut faire penser à une forme de spécialisation individuelle que l'on pourrait qualifier de « contextuelle » soit

parce qu'elle est la plus proche (du lieu de la lutte entre une congénère et une telle proie) soit parce qu'elle est la plus sensible à une éventuelle phéromone d'alarme.

Cependant cette flexibilité de la réponse de la colonie observée repose sur la flexibilité comportementale exprimée initialement par les fourrageuses au niveau individuel. C'est en effet au niveau de l'individu qui fourrage que le choix de la stratégie à employer est réalisé en fonction de la perception des caractéristiques physiques de la proie. C'est donc au niveau individuel qu'est faite l'estimation de la transportabilité d'une proie, c'est-à-dire du poids apparent pour choisir de recruter ou non des congénères. C'est également au niveau individuel qu'est réalisée l'estimation du risque potentiel que représente une proie dotée d'un système de défense.

Le mode de locomotion et les comportements liés aux caractéristiques morphologiques des proies n'influent que sur les comportements fins des séquences réalisées par les fourrageuses de *G. sulcata*. L'ajustement d'un comportement prédateur à la situation rencontrée est ainsi directement associé à ces deux niveaux de flexibilité.

Au-delà des grandes capacités de transport et de l'efficacité du fourragement démontrées par les chasseuses de *G. sulcata*, nous avons pu mettre en évidence, dans des conditions extrêmes, des ébauches de comportements collectifs plus complexes tels que les recrutements gradués ou la chasse coopérative avec recrutement local. En fonction du contexte, les fourrageuses élites sont non seulement capables de recruter pour le transport d'une proie volumineuse, mais sont également capables de recruter pour la chasse et la maîtrise de proies dangereuses. On peut penser que ces ébauches de comportements seraient la traduction d'étapes évolutives menant à l'élaboration de comportements complexes à partir de comportements collectifs plus simples.

La décision individuelle dans le choix de la stratégie est donc primordiale et la capacité à choisir la bonne stratégie détermine la possibilité d'approvisionner au mieux la colonie en nourriture permettant sa survie. Dans les expériences étudiant la flexibilité du comportement prédateur des fourrageuses confrontées à des proies de taille et de poids variables, nous avons observé que lorsque les poids et les tailles des proies sont intermédiaires, le choix de la stratégie de transport est aléatoire ou, en tout les cas, difficilement prévisible. Ces résultats permettent d'émettre l'hypothèse que des différences de motivation individuelle pourraient être à l'origine des différences dans le seuil de choix de la stratégie. En effet même si nous avons contrôlé le poids total

quotidien de nourriture fournie, le niveau nutritionnel peut être légèrement différent entre les différentes séquences observées au cours de chacun des différents jours de test. De plus, des variations interindividuelles de l'expérience de chacune des ouvrières élités peuvent induire des différences de motivation à fourrager. Ces différences induiraient donc, en fonction des conditions, l'utilisation de l'une ou l'autre stratégie de transport et marqueraient ainsi l'importance de ce facteur dans la prise de décision individuelle, notamment pour des proies se situant dans des gammes de poids intermédiaires pouvant conduire à l'une ou l'autre de ces stratégies. En outre, on a pu observer qu'une proie potentiellement plus dangereuse comme la *Lasius* est davantage piquée qu'une proie moins dangereuse comme les grillons et les vers de farine de poids équivalents. Il semble donc que la motivation à chasser ou l'agressivité des chasseuses élités de *G. sulcata* soit différente en fonction du contexte.

L'étude d'une variation contrôlée du niveau motivationnel des fourrageuses peut nous permettre de comprendre les mécanismes qui sont à la base de la détermination du seuil de choix de la stratégie de transport (Daly-Schveitzer, 2002 et chapitre 4).

4 MODULATION DU
COMPORTEMENT
PRÉDATEUR : EFFETS À
LONG TERME DU
JEÛNE SUR LE CHOIX
DE LA STRATÉGIE
PRÉDATRICE

4.1 Introduction

Comme les données présentées dans le chapitre précédent le suggèrent, le choix de la stratégie de chasse de *G. sulcata* dépend principalement des différentes caractéristiques des proies mais est aussi déterminé par l'idiosyncrasie de la chasseuse et par les caractéristiques coloniales. Le statut nutritionnel de la colonie, notamment, est connu (ou, tout au moins, largement suspecté) pour entraîner des effets pouvant affecter le comportement des fourrageuses et/ou leurs capacités à transporter les proies (Wallis, 1962 ; Oster et Wilson, 1978 ; Dejean, 1987 ; Traniello, 1989 ; Hölldobler et Wilson, 1990). Ainsi, dans les colonies affamées de *Formica fusca*, les fourrageuses ont tendance à réaliser des recrutements de masse plus rapides et plus intenses (Wallis, 1962) et chez *Leptothorax acervorum* le nombre d'ouvrières participant au fourragement augmente fortement (Franks et coll., 1990), alors que les ouvrières de *Serrastruma serrula*, affamées pendant une période de plus de 10 jours, montrent une réorganisation complète de leur stratégie de fourragement : seule une ouvrière agissant comme une « informatrice externe » reste à l'extérieur de la colonie jusqu'au retour à un apport alimentaire normal (Dejean, 1987). La diminution de la disponibilité des ressources alimentaires entraîne une modification de l'état physiologique des larves. Plus les larves sont affamées et plus leurs comportements visant à solliciter de la nourriture sont intenses (Smiseth et Moore, 2002). L'intensité de la sollicitation est un signal dit « honnête » reflétant directement le niveau nutritionnel de la colonie (Rauter et Moore, 1999). Ce signal inciterait les ouvrières à augmenter la quantité d'aliments délivrée aux larves comme cela a été montré chez *G. striatula* (Kaptein et Gobin, 2005) et induirait les ouvrières, comme cela a été suggéré dans le cas des abeilles (Schulz et coll., 1998, 2002), à augmenter le niveau d'approvisionnement de la colonie et donc à fourrager davantage. Toutefois, les véritables effets d'un jeûne sur le comportement prédateur restent peu connus.

Nous avons montré que l'organisation sociale de *G. sulcata* est caractérisée par un très faible nombre d'individus-élites (moins de 4% de la force ouvrière) assurant des comportements de prédation (cf. Chapitre 2). Dans les conditions normales d'apport alimentaire quotidien (cf. Chapitre 3), ces individus hautement spécialisés peuvent utiliser deux stratégies différentes: soit une stratégie solitaire de transport de proies légères soit une stratégie collective après recrutement pour le transport de proies lourdes. Le poids des proies, qui détermine la difficulté à les maîtriser et à les

transporter, apparaît être le facteur principal déclenchant le recours par la chasseuse à la stratégie collective. Néanmoins, des observations préliminaires (non publiées) suggèrent que lorsque les colonies ont été affamées, même pendant une période très courte, ces ouvrières chasseuses deviennent extrêmement excitables et semblent prêtes à attaquer n'importe quelle proie auxquelles elles sont confrontées, et ce indépendamment de leur poids.

Dans ce chapitre, nous nous sommes ainsi intéressés à la flexibilité comportementale des fourmis élites selon l'état motivationnel induit par des restrictions nutritionnelles. Pour cela nous avons examiné les effets de deux périodes de jeûne (24 et 48 heures) à la fois sur les éventuelles modifications du seuil de poids des proies déclenchant le comportement de recrutement et sur l'intensité du comportement de chasse. Nous avons également voulu vérifier si, après retour à des conditions d'alimentation quotidienne régulière, ces modifications disparaissaient ou bien si elles persistaient et, dans ce cas, sur quelle durée.

4.2 Méthode

Deux colonies de *G. sulcata* ont été récoltées, toujours près de Tapachula (région du Soconusco, Chiapas). Chaque colonie (colonie 8 et 9) possédait une seule reine, du couvain (cocons, larves et œufs) et contenait respectivement 55 et 49 ouvrières. Les expériences ont été conduites au laboratoire. Chaque colonie a été installée dans un nid en plâtre placé dans une boîte en plastique (30 x 45 cm) utilisée comme aire de chasse. Les colonies ont été élevées à température ($25 \pm 1^\circ\text{C}$) et humidité ($65 \pm 5\%$) constantes, avec une photopériode jour/nuit de 12 heures (le jour commençant à 08:00 h). Les fourmis avaient un accès permanent à l'eau et à des proies fraîches (larves de *Gryllus assimilis* et de *Tenebrio molitor*) renouvelées tous les jours.

Pour les expériences rapportées ici, les larves de *T. molitor* ont été utilisées comme proies. Le poids maximum donné chaque jour de test était déterminé empiriquement de façon à éviter des différences dans l'état de satiété de la colonie entre les différents jours de test. Comme dans le chapitre 3, ce poids maximum dépendait du nombre d'ouvrières et de larves présentes dans la colonie au moment du test ($1 \pm 0,1$ mg de proies était donné pour chaque ouvrière et pour chaque larve moyenne ou grande de *G. sulcata*). Les fourmis avaient un accès libre à l'aire de chasse mais, comme l'activité

de *G. sulcata* est majoritairement diurne (données non publiées), tous les tests de prédation ont été réalisés entre 09:00 h et 13:00 h.

Deux séries d'expériences ont été réalisées afin de tester l'effet sur le choix de la stratégie de transport de deux périodes différentes de jeûne, respectivement de 24 et 48 heures. Utilisant des larves de *T. molitor* réparties en 17 classes de poids incrémentées de 10 mg en 10 mg entre 0 et 170 mg, le critère principal utilisé pour évaluer les changements comportementaux généraux a été le seuil de poids déclenchant le choix de la stratégie collective de transport. Ce seuil correspond à la première classe de poids pour laquelle strictement plus de 50% des séquences réalisées font intervenir l'utilisation de la stratégie collective. Une fois le test terminé, nous avons cherché à savoir si, après retour à un niveau nutritionnel quotidien et régulier, le seuil de déclenchement du choix de cette stratégie tendait à revenir au niveau de base initial ou si les effets constatés lors du jeûne persistaient dans le temps.

En outre, pour quantifier l'intensité du comportement prédateur, le nombre de piqûres, la latence avant transport (ou tentative de transport), le nombre d'ouvrières recrutées et le nombre d'ouvrières participant réellement au transport (cf. Chapitre 3) ont été enregistrés. Afin d'apprécier le niveau de motivation des fourrageuses de *G. sulcata* à assurer l'approvisionnement de la colonie, le nombre de fourmis présentes dans l'aire de chasse préalablement à l'observation des séquences prédatrices a également été enregistré pour chacun des tests de chacune des 3 phases de l'expérience.

4.3 Expérience 1 : effets d'une période de jeûne de 24 heures

4.3.1 Méthode

Dans cette expérience, nous avons tout d'abord réalisé une phase de contrôle des conditions de base au cours de laquelle les larves de *T. molitor* ont été présentées quotidiennement à la colonie 8. Le nombre total de jours de tests correspond au temps nécessaire à l'obtention de plusieurs séquences complètes de chasse pour chacune des 17 classes de proies testées. Au total 61 séquences de prédation ont été analysées à raison de 4 à 6 séquences pour chacune des classes de poids allant de 0-10 mg à 90-100 mg, 3 séquences pour chacune des classes entre 100-110 mg et 130-140 mg, et 2

séquences pour chacune des classes entre 140-150 mg et 160-170 mg. La durée de cette phase de contrôle a été de 20 jours.

Au cours de la phase de jeûne, après une période de 24 heures sans alimentation, nous avons à nouveau testé les 17 classes de poids de larves de *T. molitor*. Le protocole a été le suivant: la colonie 8 a été nourrie quotidiennement jusqu'au jour 0 inclus, puis n'a plus été nourrie le jour 1 et a été testée le jour 2 (Figure IV-1). Les deux dernières étapes ont été reproduites jusqu'à l'obtention d'au moins 4 séquences par classe de poids de la classe 0-10 mg à la classe 120-130 mg, et d'au moins 2 séquences pour chacune des quatre classes restantes. Le nombre total de séquences analysées a été de 62, et la durée de cette phase de jeûne de 50 jours.

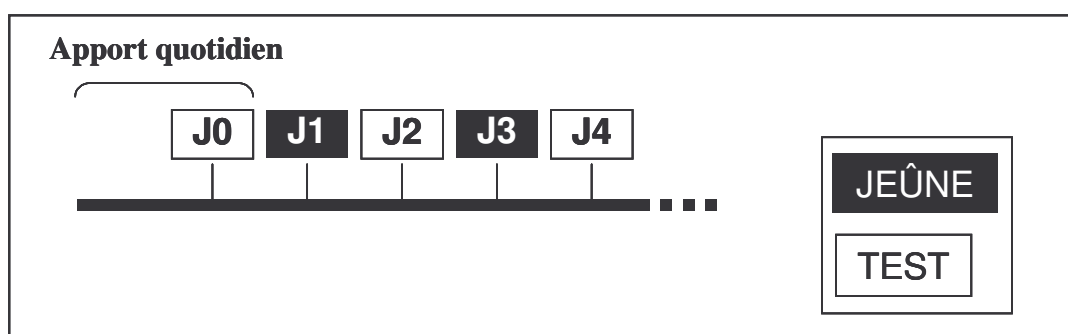


Figure IV-01 : Protocole expérimental montrant la succession des jours de jeûne (24 heures) et de test, au cours de la phase de jeûne.

Enfin, nous avons réalisé une phase de retour aux conditions de base initiales (ou "post-test") en testant quotidiennement les 17 classes de poids des larves de *T. molitor*, et en suivant la même procédure que lors de la phase de contrôle. Au moins 4 séquences ont été enregistrées par classe de poids entre 0-10 mg et 120-130 mg et au moins 2 séquences pour chacune des quatre classes restantes. Le nombre total de séquences analysées a été de 69, et la durée du post-test de 25 jours.

L'éventualité d'une présentation fortuite des petites proies plutôt en début de chaque phase et des proies plus lourdes essentiellement à la fin (ou l'inverse), aurait pu constituer un biais que nous avons évité en présentant les proies appartenant aux différentes classes de poids de la manière la plus homogène possible au cours du temps (voir Annexes), tout en maintenant un poids global fixe de proies offert lors de chaque jour de test.

4.3.2 Résultats

Une période de jeûne de seulement 24 heures a un effet nettement perceptible à la fois sur le nombre d'ouvrières qui s'investissent dans le fourragement et sur la limite de poids des proies pour laquelle la stratégie solitaire de transport est utilisée.

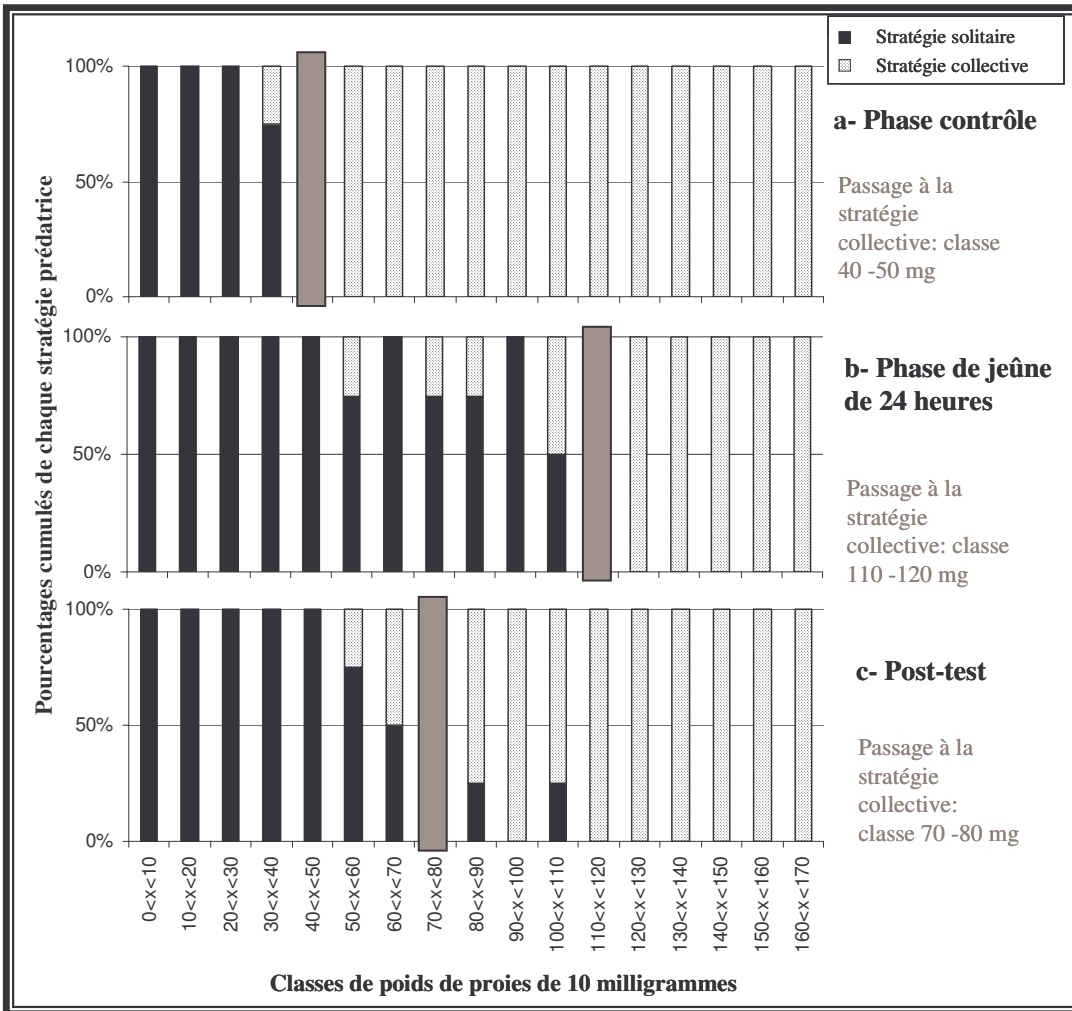


Figure IV-02 : Évolution des seuils de poids de proie déclenchant le choix de la stratégie collective de transport, après une période de jeûne de 24 heures.

Le nombre moyen d'ouvrières présentes dans l'aire de chasse avant le début de chaque test augmente significativement de $1,6 \pm 0,7$ lors de la phase de contrôle à $3,5 \pm 1,4$ pendant la phase de jeûne (Test de Mann et Whitney : $U = 302,5$; $Z = -6,4$; $p < 0,0001$), avant de redescendre à un niveau moyen de $2,3 \pm 1,0$ lors du post-test, mais sans pour autant revenir au niveau de la phase de contrôle (Test de Mann et Whitney : $U = 714,0$; $Z = -3,2$; $p < 0,01$).

Alors que lors de la phase initiale de contrôle le seuil de poids des proies déclenchant le choix de la stratégie collective de transport se situe au niveau de la classe 40-50 mg, en phase de jeûne il se déplace vers la classe 110-120 mg, c'est-à-dire un poids légèrement plus de 2,5 fois plus important (Figure IV-2 et Annexes). En phase post-test, après retour aux conditions initiales d'alimentation quotidienne régulière, ce seuil revient à un niveau intermédiaire (classe 70-80 mg), mais encore nettement supérieur au niveau initial de la phase de contrôle.

Pour les deux stratégies, solitaire et collective, le nombre moyen d'actes de piqûre augmente significativement pendant la phase de jeûne par rapport à la phase de contrôle (tableau IV-a), puis diminue significativement lors du post-test mais sans revenir toutefois au niveau moyen observé lors de la phase de contrôle, tout au moins sur la durée de la période de 25 jours nécessaire à la réalisation de ce post-test. Les valeurs obtenues lors de l'utilisation de la stratégie collective sont toujours supérieures à celles observées lors de l'intervention de la stratégie solitaire, mais les différences ne sont significatives qu'au cours de la phase de contrôle et du post-test. (Tests de Mann et Whitney. Contrôle : $U = 58,0$; $Z = -5,2$; $p < 0.0001$. Jeûne : $U = 328,0$; $Z = -1,7$; $p = 0,10$ N.S.. Post-test : $U = 172,5$; $Z = -5,1$; $p < 0.0001$)

	Stratégie solitaire			Stratégie collective				
	N	Nombre moyen de piqûres	Latence moyenne avant transport de la proie (en s)	N	Nombre moyen de piqûres	Latence moyenne avant tentative de transport de la proie (en s)	Nombre moyen d'ouvrières recrutées	Nombre moyen d'ouvrières transporteuses
Contrôle	18	$1,7 \pm 1,0^a$	$847,4 \pm 154,7^a$	43	$3,8 \pm 1,3^a$	$2098,3 \pm 247,8^a$	$14,9 \pm 6,8^a$	$8,1 \pm 4,3^a$
Jeûne	40	$9,2 \pm 2,8^c$	$843,3 \pm 70,6^a$	22	$11,0 \pm 3,9^c$	$842,4 \pm 92,8^c$	$17,6 \pm 4,8^a$	$10,8 \pm 5,2^a$
Post-test	34	$3,3 \pm 1,8^b$	$851,2 \pm 134,5^a$	35	$6,1 \pm 2,3^b$	$1532,1 \pm 192,2^b$	$15,4 \pm 5,3^a$	$9,7 \pm 4,1^a$

Tableau IV-a : Tableau comparatif des variables comportementales au cours des trois phases (contrôle, jeûne et post-test) d'une expérience de jeûne de 24 heures. A l'intérieur de chaque colonne, des lettres (en exposant) identiques à côté des valeurs, indiquent des différences non significatives au seuil de 5% (test de Mann et Whitney).

Lorsque la stratégie solitaire est utilisée, la latence moyenne avant transport de la proie est identique au cours des trois phases de l'expérience (contrôle, jeûne et post-test) (tableau IV-a). Lorsque c'est la stratégie collective qui est choisie, la latence moyenne avant tentative de transport observée au cours de la phase de contrôle est très supérieure à ce que l'on peut observer lorsque c'est la stratégie solitaire qui intervient. Au cours du

jeûne, cette valeur diminue très significativement (elle atteint alors la même valeur que lors de l'utilisation de la stratégie solitaire) mais réaugmente lors du post-test sans pour autant atteindre le niveau initial de la phase de contrôle. Parallèlement, le nombre moyen de fourmis recrutées et participant au transport tend à augmenter pendant la phase de jeûne puis à diminuer lors du post-test, mais les différences ne sont pas significatives.

4.4 Expérience 2 : effets d'une période de jeûne de 48 heures

4.4.1 Méthode

Dans cette seconde expérience, menée sur la colonie 9, nous avons tout d'abord réalisé une phase de contrôle des conditions de base, identique à celle réalisée dans l'expérience 1, à raison de 4 séquences pour chacune des 17 classes de poids des larves de *T. molitor* testées. Le nombre total de séquences analysées a été de 68 pour une durée totale de la phase de contrôle de 30 jours. La phase de jeûne a, cette fois, fait intervenir des périodes de 48 heures sans alimentation : la colonie 9 était nourrie quotidiennement jusqu'au jour 0 inclus, puis restait sans alimentation le jour 1 et le jour 2 pour être testée le jour 3 (Figure IV-3).

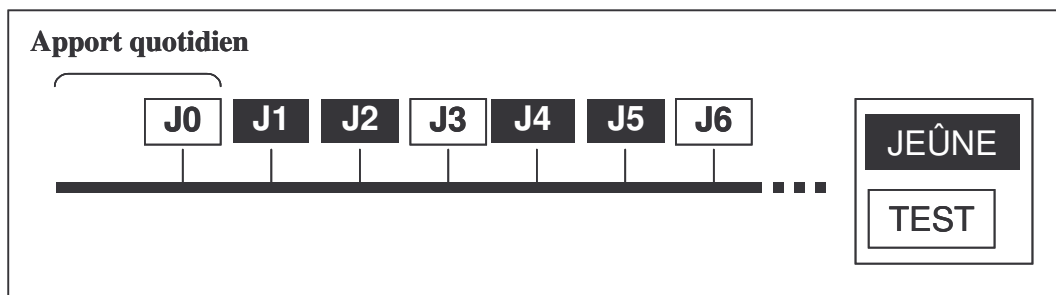


Figure IV-03 : Protocole expérimental montrant la succession des jours de jeûne (48 heures) et de test, au cours de la phase de jeûne.

Les deux dernières étapes ont été reproduites jusqu'à l'obtention de 4 séquences par classe de poids. Le nombre de séquences analysées a été de 68 pour une durée totale de la phase de jeûne de 90 jours. Enfin, nous avons réalisé deux phases successives de retour aux conditions initiales ("post-tests 1 et 2"), comprenant chacune 68 séquences prédatrices à raison de 4 séquences pour chacune des 17 classes de poids de proie. Chaque post-test a duré 30 jours.

Tout comme dans l'expérience précédente, les proies appartenant aux différentes classes de poids ont été présentées de la manière la plus homogène possible au cours du temps (voir Annexes), tout en maintenant un poids global fixe de proies offert lors de chaque jour de test.

4.4.2 Résultats

Les effets d'une période de jeûne de 48 heures sont encore plus importants que pour un jeûne de 24 heures, les ouvrières s'investissant en plus grand nombre dans le fourragement et privilégiant la stratégie de chasse en solitaire pour des proies de poids très supérieurs à ceux qui déclenchent la stratégie collective de transport en situation normale ou même après un jeûne de 24 heures.

Le nombre moyen d'ouvrières présentes dans l'aire de chasse avant le début des tests passe significativement de $1,8 \pm 0,8$ pendant la phase de contrôle (un nombre statistiquement équivalent à celui observé lors de la phase de contrôle de l'expérience 1 ; Test de Mann et Whitney : $U = 1307,0$; $Z = -0,9$; $p = 0,35$ N.S.) à $4,9 \pm 1,6$ pendant la phase de jeûne (Test de Mann et Whitney : $U = 245,5$; $Z = -9,0$; $p < 0.0001$), soit une valeur significativement supérieure à celle enregistrée pendant la phase de jeûne de l'expérience 1 (Test de Mann et Whitney : $U = 1012,0$; $Z = -4,3$; $p < 0.0001$). Ce nombre ne revient très progressivement à une valeur équivalente à celle du niveau initial que lors du deuxième post-test (Test de Mann et Whitney : $U = 2110,0$; $Z = 0,9$; $p = 0,38$ N.S.), donc 60 jours après la fin de la phase de jeûne, après être passé par une valeur intermédiaire de $2,5 \pm 1,1$ lors du premier post-test, équivalente à celle enregistrée lors du post-test suivant un jeûne de 24 heures (Test de Mann et Whitney : $U = 1881,0$; $Z = 0,6$; $p = 0,55$ N.S.).

Pendant la phase initiale de contrôle, le seuil de poids des proies qui déclenchent le choix de la stratégie collective de transport se situe au même niveau que pour la première expérience (classe 40-50 mg) (Figure IV-4 et Annexes). Au cours de la phase de jeûne, il augmente de façon spectaculaire, passant à la classe 150-160 mg, soit un poids 3,5 fois plus important qu'en situation normale et représentant une augmentation de près de 35% par rapport à la situation après un jeûne de 24 heures. Après retour aux conditions initiales d'alimentation quotidienne régulière, ce seuil ne revient que progressivement au même niveau intermédiaire (classe 70-80 mg) que lors du post-test

de la première expérience. Ce retour à un seuil encore nettement supérieur au niveau initial de la phase de contrôle ne se réalise qu'au cours du post-test 2, et nécessite donc plus du double de temps par rapport à l'expérience comportant un jeûne de 24 heures. Il passe, de plus, par un niveau encore très élevé de 100-110 mg au cours du post-test 1, équivalent à ce que l'on observait pendant la phase de jeûne de la première expérience.

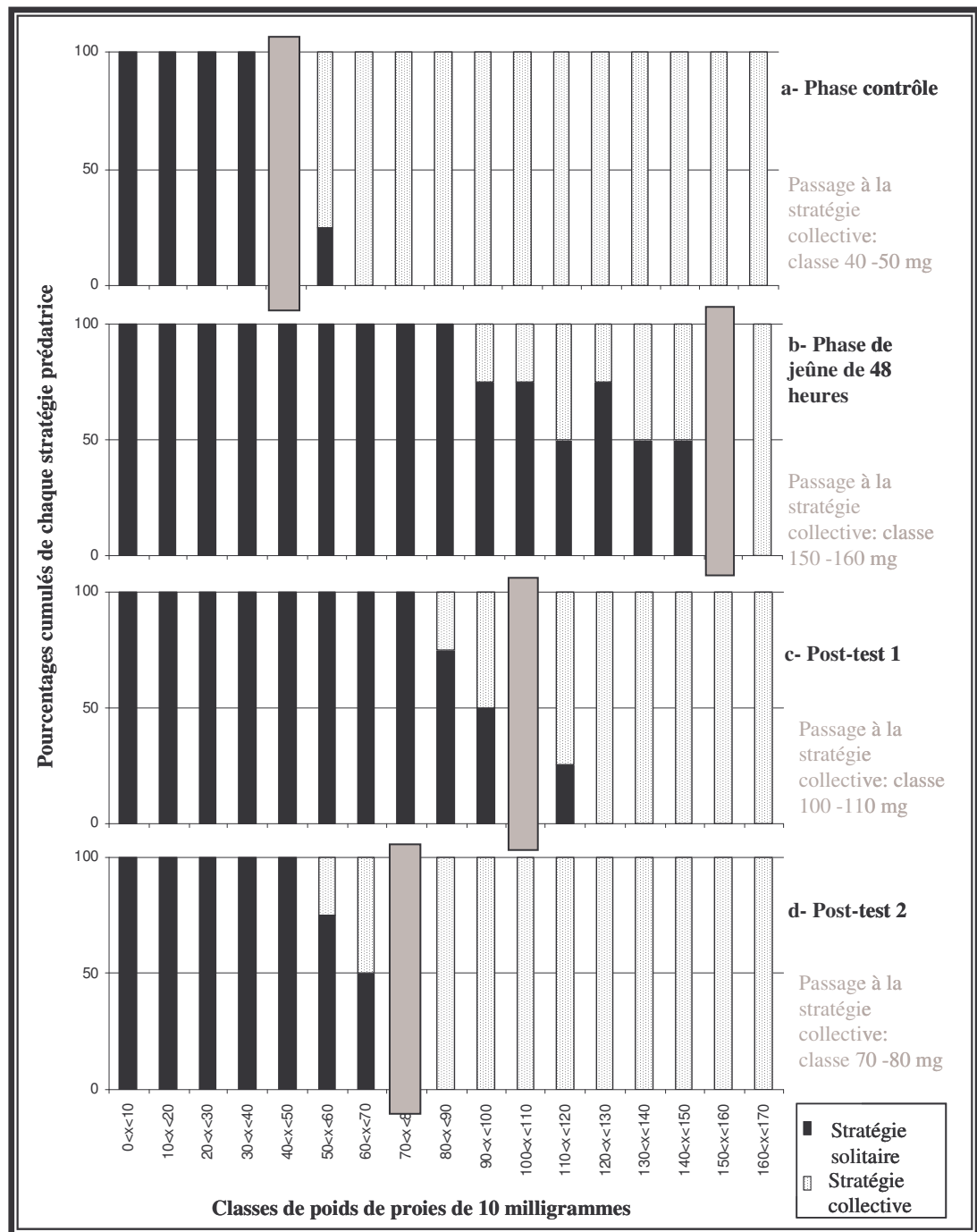


Figure IV-04 : Évolution des seuils de poids de proie déclenchant le choix de la stratégie collective de transport, après une période de jeûne de 48 heures.

Le nombre moyen d'actes de piqure enregistré lors de l'utilisation de la stratégie collective est toujours supérieur à celui observé lors de l'intervention de la stratégie solitaire (Tests de Mann et Whitney. $U_{\text{contrôle}} = 166,0$; $Z = -4,0$; $p < 0,0001$. $U_{\text{jeûne}} = 167,5$; $Z = -3,6$; $p < 0,001$. $U_{\text{post-test1}} = 98,0$; $Z = -5,8$; $p < 0,0001$. $U_{\text{post-test2}} = 176,0$; $Z = -4,7$; $p < 0,0001$). Pour les deux stratégies, au cours de la phase de contrôle ce

nombre est similaire à ce qu'il était pendant la phase de contrôle de la première expérience (tests de Mann et Whitney pour la stratégie solitaire : $U_{\text{contrôle}} = 181,0$, $Z = -0,5$, $p = 0,66$ N.S. ; pour la stratégie collective : $U_{\text{contrôle}} = 717,0$, $Z = -0,8$, $p = 0,42$ N.S.). Il augmente significativement pendant la phase de jeûne (tableau IV-b) mais, malgré une tendance à piquer plus fréquemment qu'après une période de jeûne de seulement 24 heures, il n'y a pas de différence significative entre les phases de jeûne des deux expériences (pour la stratégie solitaire : $U_{\text{jeûne}} = 1027,5$, $Z = -0,5$, $p = 0,62$ N.S. ; pour la stratégie collective : $U_{\text{jeûne}} = 52,5$, $Z = -2,0$, $p = 0,42$ N.S.). Ce nombre diminue progressivement ensuite au cours des deux post-tests, avec des valeurs se situant de part et d'autre de celle observée lors du post-test de la première expérience, mais sans revenir au niveau initial de la phase de contrôle. Lors de l'utilisation de la stratégie solitaire, le nombre moyen de piqûres enregistré au cours du premier post-test est statistiquement équivalent à celui obtenu lors du post-test de l'expérience 1 ($U_{\text{post-test}} = 415,5$, $Z = -1,7$, $p = 0,88$ N.S.) alors qu'il en diffère significativement au cours du second post-test ($U_{\text{post-test}} = 445,0$, $Z = -3,2$, $p < 0,005$). Par contre, dans le cas de la stratégie collective, ce nombre moyen de piqûres est significativement supérieur au cours du premier post-test à la valeur obtenue lors du post-test de l'expérience 1 ($U_{\text{post-test}} = 144,5$, $Z = -2,8$, $p < 0,005$) mais n'en diffère plus au cours du second post-test ($U_{\text{post-test}} = 341,5$, $Z = -1,4$, $p = 0,17$ N.S.).

	Stratégie solitaire			Stratégie collective				
	N	Nombre moyen de piqûres	Latence moyenne avant transport de la proie(sec)	N	Nombre moyen de piqûres	Latence moyenne avant tentative de transport de la proie (sec)	Nombre moyen d'ouvrières recrutées	Nombre moyen d'ouvrières transporteuses
contrôle	18	1.8 ± 0.9^a	850.1 ± 157.8^a	50	3.6 ± 1.6^a	2017.2 ± 252.3^a	15.0 ± 7.8^a	8.4 ± 3.9^a
jeûne	52	9.5 ± 3.4^d	842.3 ± 67.9^a	16	15.3 ± 6.0^d	839.0 ± 61.6^d	18.2 ± 8.3^a	12.5 ± 6.4^a
Post-test 1	45	4.4 ± 1.6^c	840.4 ± 91.7^a	23	8.1 ± 2.3^c	1265.2 ± 134.2^c	16.1 ± 6.7^a	9.7 ± 3.8^a
Post-test 2	32	2.5 ± 1.1^b	846.3 ± 105.5^a	36	5.1 ± 2.2^b	1644.6 ± 203.9^b	15.2 ± 6.4^a	8.5 ± 4.7^a

Tableau IV-b : Tableau comparatif des variables comportementales au cours des trois phases (contrôle, jeûne et post-test) d'une expérience de jeûne de 24 heures. A l'intérieur de chaque colonne, des lettres (en exposant) à côté des valeurs, indiquent des différences non significatives au seuil de 5% (test de Mann et Whitney).

Quelle que soit la stratégie utilisée au cours des phases de contrôle et de jeûne, les latences moyennes avant transport (ou tentative de transport) de la proie sont identiques

entre les deux expériences (pour la stratégie solitaire : $U_{\text{contrôle}} = 195,0$, $Z = -0,1$, $p = 0,95$ N.S. et $U_{\text{jeûne}} = 1080,0$, $Z = -0,1$, $p = 0,93$ N.S. ; pour la stratégie collective : $U_{\text{contrôle}} = 581,5$, $Z = -2,1$, $p = 0,38$ N.S. et $U_{\text{jeûne}} = 96,0$, $Z = 0$, $p = 1,0$ N.S.). Comme pour la première expérience, aucune différence significative n'apparaît entre les quatre phases (contrôle, jeûne, post-test 1, post-test 2) lorsque la stratégie solitaire est utilisée et les valeurs obtenues lors des deux post-tests ne diffèrent pas non plus de celle du post-test de la première expérience (post-test 1 : $U = 685,5$, $Z = -0,8$, $p = 0,43$ N.S. ; post-test 2 : $U = 476,0$, $Z = -0,9$, $p = 0,38$ N.S.). Par contre, lorsque c'est la stratégie collective qui intervient, cette latence est significativement plus basse au cours du test de jeûne par rapport à la phase de contrôle (tableau IV-b) puis augmente à nouveau progressivement au cours des deux post-tests, sans pour autant revenir à un niveau aussi élevé que celui de la phase contrôle. Les valeurs obtenues au cours du premier et du second post-test se situent significativement plus bas ($U = 62,5$, $Z = -4,5$, $p < 0,00001$) et plus haut ($U = 261,5$, $Z = -2,6$, $p < 0,05$), respectivement, que celle observée lors du post-test de la première expérience. Parallèlement, comme pour la première expérience, le nombre moyen de fourmis recrutées et participant au transport tend à augmenter légèrement pendant la phase de jeûne puis à diminuer lors des deux post-tests mais aucune différence n'est significative.

4.5 Discussion

Les résultats exposés dans ce chapitre corroborent bien les résultats présentés dans le chapitre 3 et confirment que, dans les conditions d'apport alimentaire quotidien, les petites proies légères sont transportées solitairement alors que les grandes proies lourdes le sont collectivement.

Chez les insectes sociaux, les individus, sont caractérisés par des seuils de réponse différents à un stimulus donné (Beshers et Fewell, 2001). *Le seuil de chaque individu peut être défini par des facteurs internes comme les prédispositions génétiques (chez Apis mellifera : Robinson, 1992 ; Robinson et Page, 1995 ; Page et coll., 1997 ;) la physiologie (chez les abeilles : Huang et Otis, 1991, chez les fourmis : Mailleux et coll., 2006), la morphologie (chez les fourmis, Detrain et Pasteels, 1991 ; Detrain et coll., 1999 ; Sempo et Detrain, 2004), l'âge ou l'expérience individuelle (chez les abeilles : Fewell et Page, Jr, 1999, 2000 et chez les bourdons : Weidenmüller, 2001 ; Weidenmüller et coll., 2002).*

Chez *G. sulcata*, quelle que soit de sa durée, le jeûne a un effet significatif sur le seuil de poids de proie déclenchant le passage de la stratégie solitaire à la stratégie collective de transport. L'importance de cet effet est corrélée avec la durée de la période de jeûne : le seuil est significativement déplacé vers des proies plus lourdes pour un jeûne de 48 heures que pour un jeûne de 24 heures.

Chez les espèces de fourmis se nourrissant de nectars ou de solution sucrées, le jeûne entraîne une augmentation dans le flux de prise de nourriture (Howard et Tschinkel, 1980; Josens et Roces, 2000). Mailleux et ses collaborateurs (2006) ont montré que la décision pour une fourrageuse de *Lasius niger* de déclencher un recrutement est gouvernée par un seuil interne de réponse appelé le « volume désiré » (Mailleux et coll., 2000 et 2005) qui augmente sous privation de nourriture. Ces auteurs ont montré que ce seuil interne de réponse, lorsqu'il est atteint, gouverne la décision d'une fourrageuse à communiquer la découverte d'une source alimentaire et à déclencher un recrutement approprié à la productivité de cette source. L'augmentation du seuil sous privation de nourriture permettrait à la colonie d'éviter l'exploitation de sources de faible productivité et de concentrer l'effort de fourragement sur des sources de plus grande profitabilité. (Mailleux, 2006).

Les chasseuses « élites » de *G. sulcata* choisissent de chasser et de transporter solitairement des proies plus lourdes quand la colonie est affamée. Le fait de chasser, sous privation de nourriture, des proies plus lourdes et donc a priori plus difficiles à maîtriser peut être considéré comme une augmentation de la prise de risque. Ces comportements plus risqués ou « risk-prone behaviors » rappellent ceux pris par les bourdons du genre *Bombus* après déplétion de leur réserves alimentaires, en choisissant les sources alimentaires plus rentables, alors qu'ils sont habituellement insensibles à la variabilité de la récompense quand leur réserves sont normales (Cartar et Dill, 1990).

D'une manière similaire, chez les vertébrés sociaux, comme la hyène tachetée (Di Silvestre et coll., 2000) et le loup méditerranéen (Meriggi et coll., 1996), la diminution de la disponibilité des proies augmente la chasse de proies de grande taille. Le jeûne semble donc déclencher une augmentation de la motivation à transporter seules les proies qu'elles ont maîtrisées. Dans les conditions de base, les fourrageuses travaillent donc en dessous de leur niveau maximal de capacité prédatrice. Cette caractéristique pourrait aider à compenser la variabilité dans la disponibilité en proies en permettant

d'apporter à la colonie un plus grand bénéfice énergétique en chassant et transportant solitairement en une seule fois une proie plus grande.

L'augmentation de la motivation à fourrager se manifeste également au niveau collectif. Chez certaines espèces évoluées de fourmis pratiquant une chasse collective avec recrutement de masse, la réponse comportementale au jeûne consiste à recruter plus d'individus pour le fourragement (Wallis, 1962 ; Traniello, 1977). Les colonies de *G. sulcata*, présentent une augmentation du nombre des ouvrières présentes dans l'aire de chasse mais ces individus restent cependant à proximité du nid et ne participent que peu au fourragement actif dans toute l'aire de chasse. *Ces individus qui sont issus du « pool » d'individus présents à l'entrée du nid peuvent être soit des recrutées lorsqu'elles sont sollicitées à l'intérieur du nid soit des fourrageuses lorsqu'elles sortent à l'extérieur comme dans le cas d'un jeûne. Les différences* de niveau d'activité dans le fourragement, montrée par de nombreux auteurs (Combes, 1935, 1937 ; Verron, 1974 ; Traniello, 1977 ; Lenoir et Ataya, 1983 ; Lenoir, 1987) est à la base de l'hyperspécialisation des fourmis fourrageuses en individus élites (Oster et Wilson, 1978).

Au-delà de la motivation à transporter solitairement les proies maîtrisables, le jeûne entraîne également une augmentation de l'intensité de la chasse avec une augmentation du nombre d'actes de piqûres et la diminution de la latence avant le transport ou la tentative de transport de la proie paralysée. Alors que dans les conditions de base ces latences ont été plus grandes pour la stratégie de prédation collective que pour la stratégie solitaire, dans les conditions de privation alimentaire ces latences ont été identiques pour les deux stratégies indépendamment de la longueur de la période de jeûne. Il semble bien que le temps passé avant le transport ou la tentative de transport de la proie ne puisse pas être réduit davantage, vraisemblablement en raison du temps incompressible nécessaire au venin pour produire ses effets et paralyser la proie (Dejean, 1987 ; Orivel et al, 2002).

En outre, pour les deux durées étudiées de privation de nourriture, l'effet du jeûne sur l'intensité de la chasse reste significativement perceptible pendant le mois suivant la fin de l'expérience comportant une période de jeûne de 24 heures et même pendant deux mois dans le cas du test effectué après 48 heures de jeûne. Une combinaison d'apprentissage et d'effets physiologiques provoqués par la privation de nourriture doit probablement être à l'origine de ces modifications comportementales. Néanmoins,

même s'il est assez hasardeux d'évaluer précisément leur importance respective, l'impact de l'apprentissage est manifeste. En effet, dans la mesure où le test avec jeûne de 24 heures était réparti sur 50 jours alors que le test de jeûne de 48 heures l'était sur 90 jours, on peut s'attendre à ce que l'apprentissage soit plus important dans la deuxième expérience. De plus, le renforcement alimentaire pendant le test d'effet d'un jeûne de 48 heures semble être plus efficace que lors du test d'effet d'un jeûne de 24 heures. Enfin, on peut objectivement exclure une quelconque différence dans les réserves physiologiques des ouvrières un mois après le retour aux conditions de base quand la nourriture était à nouveau fournie quotidiennement, et ce, dans les deux expériences. La persistance dans le temps de l'effet du jeûne dans le choix de la stratégie collective pourrait être l'expression d'une forme primitive d'apprentissage appelée « priming » *plutôt qu'une sensibilisation. La sensibilisation correspond à l'augmentation de la réponse motrice à un stimulus donné, qui, auparavant, ne déclenchait aucune réponse particulière, suite à la répétition de sa présentation ou à la suite de la présentation d'un autre stimulus. Alors que* l'effet d'amorçage (ou priming) consiste en une augmentation de la précision ou de la vitesse de prise de décision apparaissant après la présentation préalable d'une information pertinente sur le contexte, sans que l'animal n'ait aucune motivation à chercher cette information. Dans cette étude de l'effet du jeûne sur le comportement prédateur, cette forme primitive d'apprentissage correspondrait au fait que plus les fourmis transportent solitairement des proies lourdes plus elles sont efficaces dans ce transport. Les informations collectées pendant une première rencontre avec une proie d'un poids donné peuvent être utilisées pour augmenter l'efficacité lors d'une future rencontre avec une proie de même poids. Dans cette étude, au-delà de la motivation à fourrager, le maintien du transport individuel pour des proies lourdes montre l'importance de l'expérience individuelle des fourrageuses dans l'augmentation de leur efficacité à fourrager.

5 FLEXIBILITÉ DE LA
RÉPONSE
COMPORTEMENTALE A
DIFFÉRENTES
DENSITÉS DE PROIES :
PERCEPTION
OLFACTIVE ET
MÉMOIRE

5.1 Cinétique d'exploitation d'une source alimentaire constituée d'amas de petites proies de densité variable

5.1.1 Introduction

Comme on l'a montré dans les chapitres précédents, les ouvrières chasseuses de *G. sulcata* présentent une tendance naturelle à fourrager de manière solitaire mais elles sont capables de mettre en place le recrutement de congénères pour le transport de proies de poids important. Certaines espèces ponéromorphes comme *Odontomachus troglodytes* ou *Ectatomma ruidum* sont, de plus, capables d'utiliser également une stratégie collective de chasse pour des proies petites mais nombreuses (Lachaud et Dejean, 1991 ; Schatz et coll., 1999). Lorsque de telles proies sont présentées à des fourrageuses d'*E. ruidum*, ce n'est pas le nombre total mais la densité de proies qui semble être pris en compte (Schatz et coll., 1999). Le taux de contacts entre la fourmi et les proies, et pas le nombre de proies par unité de surface, constituerait, dans ce cas, le critère d'évaluation de la taille du groupe de proies déclenchant ainsi à une certaine valeur limite, l'utilisation d'une stratégie collective. Cette stratégie fait intervenir des ouvrières tueuses et des ouvrières transporteuses. Le nombre de tueuses est positivement corrélé à la densité de proies (nombre de proies par unité de surface). Ceci suggérerait l'existence d'un mécanisme de traitement de l'information permettant à l'ouvrière chasseuse d'évaluer le temps séparant deux interactions successives avec des proies différentes et, ainsi, d'utiliser la stratégie adéquate.

Chez *G. sulcata* on a pu voir que son organisation sociale particulière faisait reposer la charge de l'approvisionnement alimentaire, et donc de la survie de la colonie, sur un nombre très réduit d'individus-élites. Notre propos dans ce sous-chapitre est de tenter de montrer quelle stratégie est employée lorsque les fourrageuse-élites de *G. sulcata* sont confrontées à des groupes de petites proies d'effectif croissant. Nous avons également cherché à montrer quel est l'effet de la détection de la présence de plusieurs proies sur l'intensité du comportement prédateur.

5.1.2 Méthode

Deux colonies de *Gnamptogenys sulcata*, comportant chacune une reine, ont été récoltées, toujours à Tapachula (région du Soconusco, Chiapas). Chaque colonie

(colonie 10 et 11) possède une seule reine, du couvain (pupes, larves et œufs) et contient respectivement 55 et 68 ouvrières. Les expériences ont été conduites au laboratoire. Chaque colonie était installée dans un nid en plâtre placé dans une boîte en plastique (30 x 45 cm). Reliée à cette boîte nous avons placé une boîte de Petri constituant une aire de chasse expérimentale (ACE) de taille fixe (8 cm de diamètre) (Figure V-1). Les colonies étaient élevées à température ($25 \pm 1^{\circ}\text{C}$) et humidité constantes ($65 \pm 5\%$) avec une photopériode jour/nuit de 12 heures (le jour commençant à 08:00 du matin). Les fourmis avaient un accès permanent à l'eau et à des proies fraîches (larves de *Gryllus assimilis* et de *Tenebrio molitor*) renouvelées tous les jours. Pour les expériences nous avons utilisé trois différentes densités de mouches *Drosophila* sp. (2, 5 et 20 drosophiles à ailes vestigiales) pour chacune des deux colonies. Les drosophiles étaient déposées au centre de l'ACE. Le choix d'utiliser des drosophiles comme proies réside dans le fait qu'elles sont petites et bien calibrées permettant ainsi de comparer aisément les différentes séquences prédatrices. Tous les comportements ont été notés. Le temps passé à l'intérieur du nid pour déposer une proie (latence avant retour) et le temps de trajet entre la sortie du tube d'accès au nid et l'entrée de la boîte de Petri distants de 12 centimètres (trajet retour à la boîte de Petri), ont été enregistrés. La latence avant retour et la rapidité du retour à l'ACE servent de critère d'évaluation de l'activité de chasse des fourmis prédatrices.

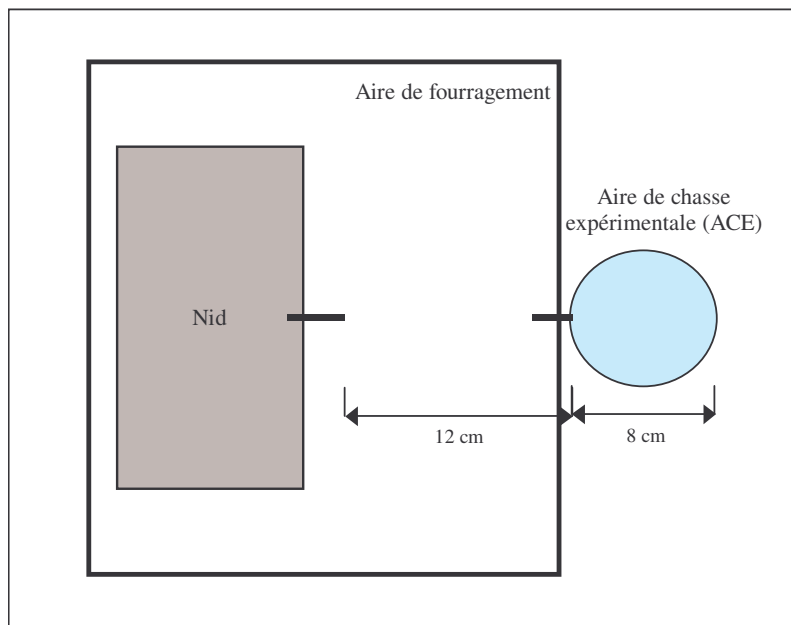


Figure V-01. Schéma du dispositif expérimental utilisé pour l'étude de l'influence de la densité des proies.

Lorsqu'une fourmi a pénétré dans l'ACE le tube d'accès est bouché pour éviter qu'une autre fourrageuse ne pénètre par hasard lors d'une simple exploration dans cette aire et ne parasite les séquences prédatrices. Le bouchon de coton est retiré à chaque passage de la fourrageuse dans le tube d'accès à l'ACE. Lorsque 2 ou 5 drosophiles sont présentées, l'intervalle de temps entre les différentes répétitions est de 2 minutes après l'entrée de la fourrageuse avec la dernière proie par jour de test. Chaque jour de test, on a réalisé 10 répétitions avec 2 drosophiles ou 4 répétitions avec 5 drosophiles ou une seule observation avec 20 drosophiles.

5.1.3 Résultats : effets de différentes densités de proies sur le comportement prédateur

La présence préalable de la fourrageuse dans l'aire de fourragement, rend impossible la mesure du temps du premier trajet entre le nid et l'ACE avant que la première drosophile ne soit capturée. En revanche le temps de ce même trajet pour toutes les autres captures et après que la dernière proie ait été capturée a pu être enregistré.

5.1.3.1 Effet de la densité de proies sur les temps avant retour et les temps de trajet retour à l'ACE

Quand 2 drosophiles sont présentées, la séquence comportementale se déroule de la manière suivante: la fourrageuse pénètre dans l'ACE, chasse une drosophile et revient au nid avec la proie ; ensuite elle reste un certain temps dans le nid avant de ressortir pour faire le trajet retour vers la boîte où ont été déposées les proies ; cet enchainement est réalisé deux fois pour constituer une séquence complète. Deux variantes ont été observées: la première lorsqu'il n'y a pas contact entre la fourmi et la seconde proie au cours de la première séquence de chasse, et la seconde lorsqu'il y a contact. Vingt séquences de chacune des deux variantes ont été analysées. Cette expérience avec une densité de « deux drosophiles » a été répétée sur chacune des deux colonies. Pour s'assurer d'avoir 20 séquences « sans contact », l'expérimentateur écarte la deuxième proie de la trajectoire de la fourrageuse pour qu'il n'y ait pas contact.

Lorsqu'il n'y a pas contact, le temps moyen passé dans le nid après transport de la proie 1 ou de la proie 2 est statistiquement le même et les résultats sont identiques dans les deux colonies (Tableau V-a). Il en est de même pour le temps moyen de retour à l'ACE pour aller chasser la proie 2 ou quand il ne reste plus de drosophiles dans l'aire.

Par contre, quand il y a contact, le temps moyen passé dans le nid après transport de la proie 1 est statistiquement très inférieur à celui passé dans le nid après transport de la proie 2 et le résultat est similaire pour les deux colonies. Toutefois, le temps moyen passé dans le nid après transport de la proie 2 n'est pas statistiquement différent de celui passé dans le nid après transport de la proie 1 ou 2 lorsqu'il y a eu contact. Le même type de résultat a été obtenu pour le temps moyen de retour à l'ACE.

	Contact	Pas de contact	Contact	Pas de contact
	Tps moyen (s) passé dans le nid		Tps moyen (s) de retour à l'ACE	
	après transport de la première proie		présence de la 2ème proie	
Colonie 10	25,2 ± 7,4 a	105,8 ± 19,0 b	24,7 ± 9,7 a'	274,6 ± 93,2 b'
Colonie 11	30,2 ± 9,1 a	110,1 ± 10,6 b	23,3 ± 8,8 a'	269,2 ± 75,5 b'
	après transport de la deuxième proie		plus aucune proie présente	
Colonie 10	99,2 ± 17,9 b	96,9 ± 24,8 b	263,1 ± 83,9 b'	274,8 ± 79,7 b'
Colonie 11	111,5 ± 19,4 b	107,8 ± 12,6 b	265,8 ± 98,8 b'	275,9 ± 91,9 b'

Tableau V-a. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 2 drosophiles pour les colonies 10 et 11.

Dans cette deuxième partie de l'expérience où cinq drosophiles sont présentées, tout comme pour celle ne concernant que deux drosophiles, la fourmi élite réalise plusieurs allers-retours, ici au nombre de cinq, pour constituer une séquence complète. Dans tous les cas, pour les 3 premières drosophiles, il y a toujours au moins un contact entre la fourrageuse et au moins une des proies restantes. Ensuite, quand il ne reste que 2 drosophiles, au moment de la capture de la drosophile 4, deux cas sont observés : soit il existe un contact entre la fourrageuse et la drosophile 5 soit il n'en existe pas. Vingt-six et vingt huit séquences complètes de ce type ont été enregistrées pour la colonie 10 et la colonie 11 respectivement. Le contact entre la fourrageuse et la drosophile 5 a été observé dans 20 pour chacune des deux colonies, les cas restants correspondant aux séquences où le contact est inexistant (6 et 8 cas respectivement pour les deux colonies).

Pour les deux colonies, pour les cas où il y a eu contact, les temps moyens passés dans le nid après transport des drosophiles 1 à 4 sont équivalents entre eux. Par contre, le temps moyen passé dans le nid après transport de la drosophile 5 augmente statistiquement de manière très forte (Figure V-2).

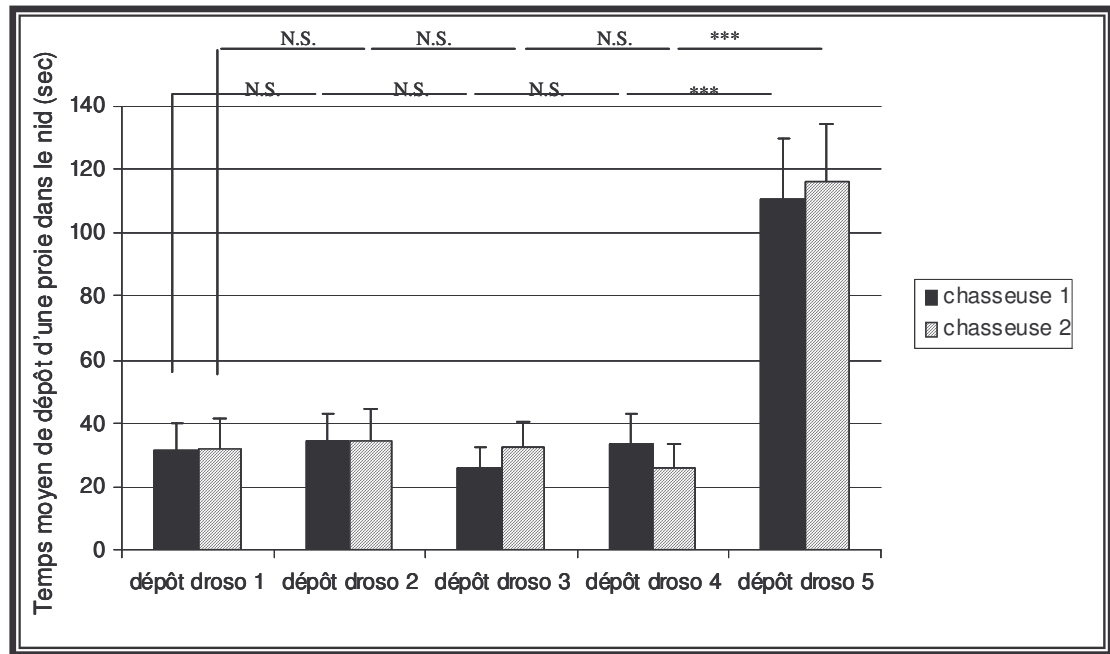


Figure V-02. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après transport d'une drosophile capturée pour une densité de proies de 5 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s).

De la même manière pour les deux colonies, les temps moyens des trajets de retour à l'ACE pour la capture de la deuxième à la cinquième drosophile sont équivalents entre eux et sont très inférieurs à ceux enregistrés lorsqu'il n'y a plus de proie disponible dans l'ACE (Figure V-3).

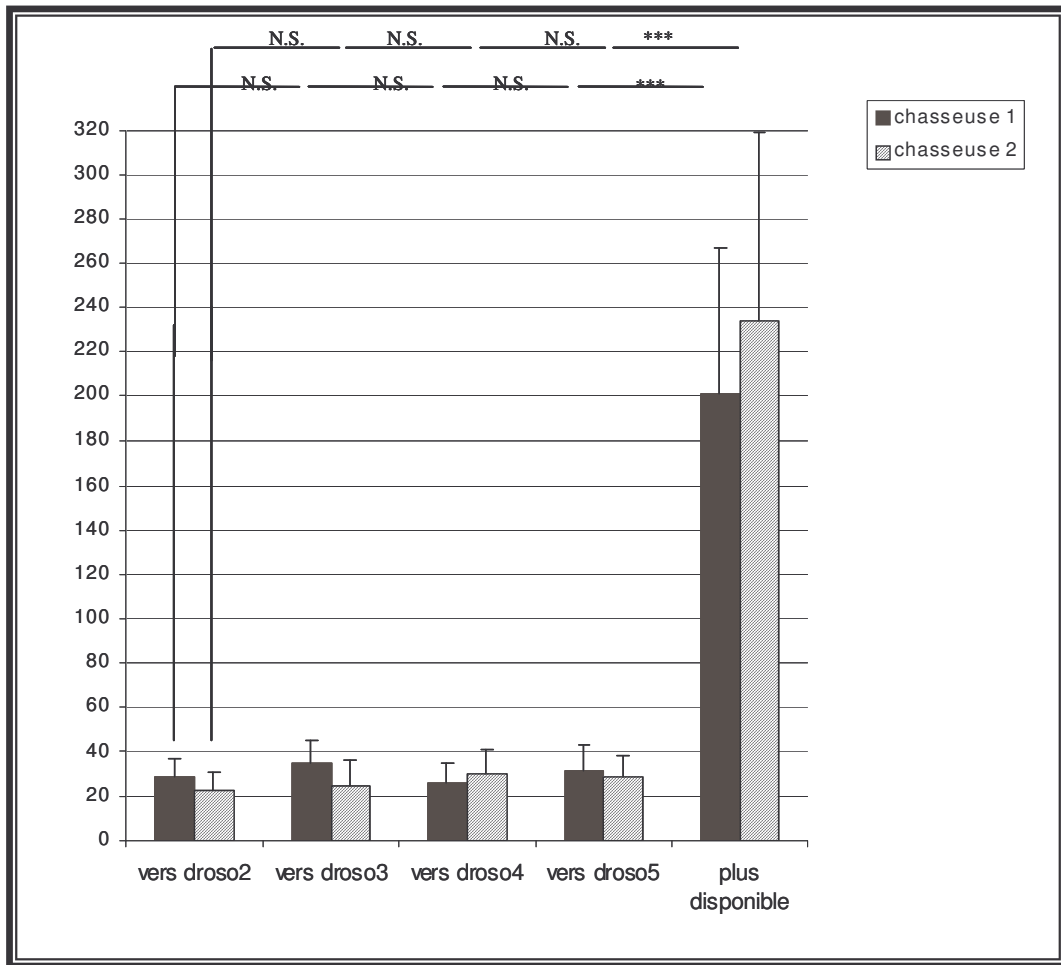


Figure V-03. Temps moyen (en secondes) de retour à l'ACE pour capture d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 5 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s). Tests de Mann et Whitney : N.S. = non significatif ; *** = $p < 0.0001$.

Pour chacune des deux colonies dans les cas où aucun contact n'a été observé entre la drosophile 5 et la fourrageuse lors de la capture de la 4^{ème} drosophile, les temps moyens passés dans le nid après transport des drosophiles 1 à 3 sont équivalents entre eux et également par rapport à ceux enregistrés pour le dépôt des drosophiles 1 à 4 lors des séquences avec contact. Pour le dépôt des drosophiles 4 et 5 ce temps moyen augmente fortement (niveau équivalent entre les deux) pour venir se situer au niveau de celui observé pour le dépôt de la drosophile 5 lors des séquences avec contact (Figure V-4).

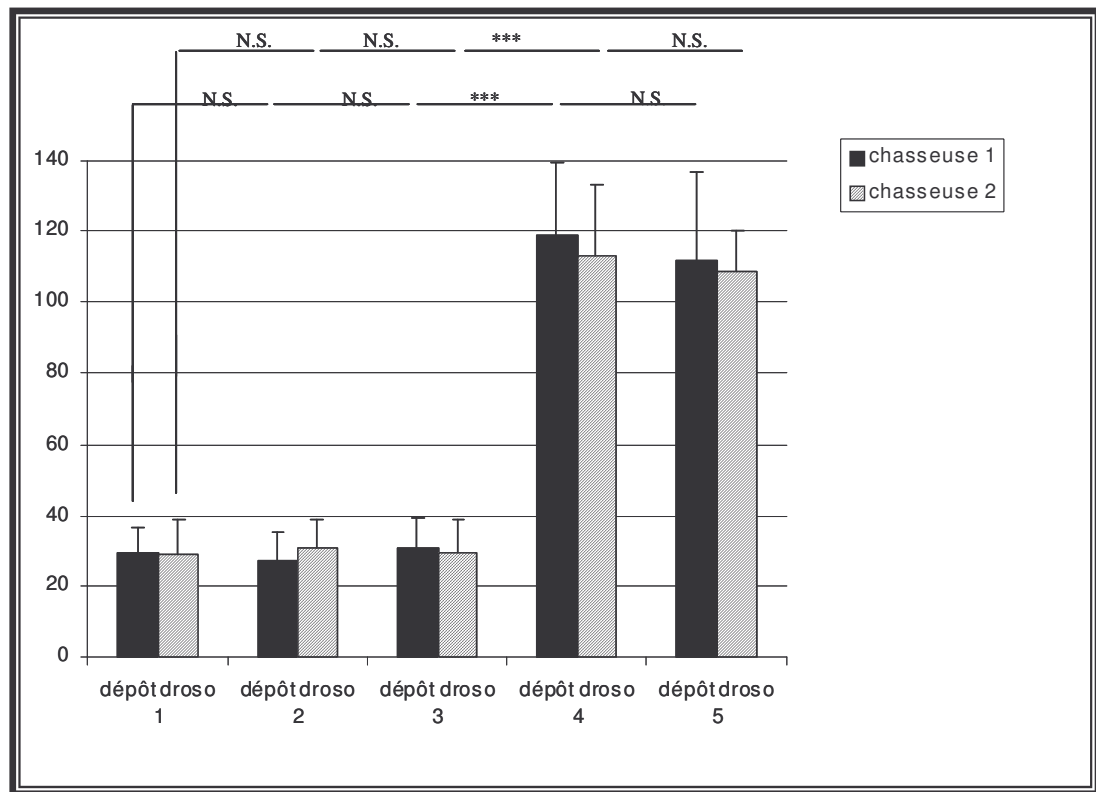


Figure V-04. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après transport d'une drosophile capturée pour une densité de proies de 5 drosophiles. Pas de contact avec la drosophile 5 lors de la capture de la 4^{ème} drosophile.

Lorsqu'il n'y a pas de contact lors de l'avant dernière capture, les temps de trajet retour à l'ACE observés pour chasser les drosophiles 2 à 4 sont équivalents entre eux et également par rapport aux temps observés pour chasser les drosophiles 2 à 5 lorsqu'il y avait contact. Par contre les temps de trajet retour à l'ACE pour chasser la drosophile 5 et quand il n'y a plus de drosophile disponible dans l'ACE augmentent drastiquement et sont équivalents aux temps observés après capture de la dernière proie disponible dans les séquences où il y a toujours eu contact avec la (ou les) proies(s) restante(s). (Figure V-5)

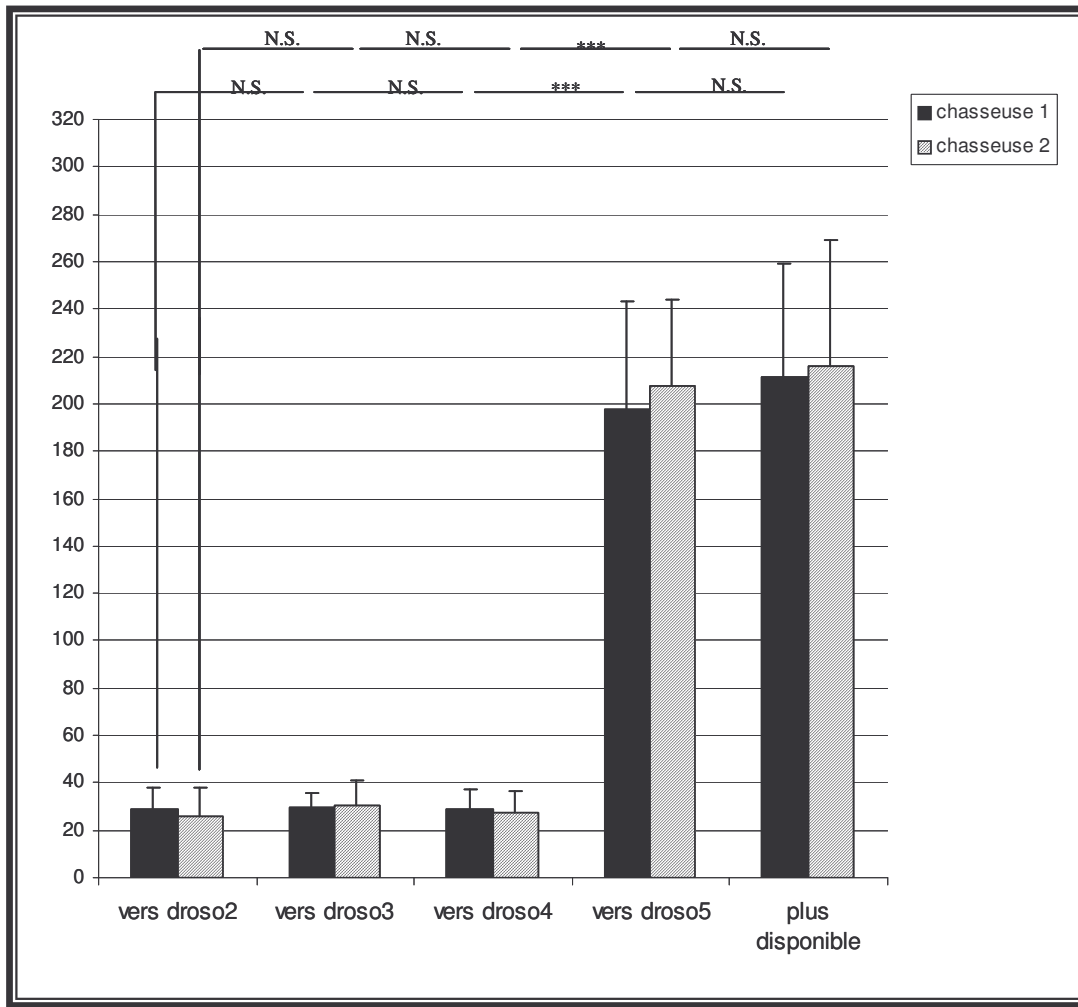


Figure V-05. Temps moyen (en secondes) de retour à l'ACE pour capture d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 5 drosophiles. Pas de contact avec la drosophile 5 lors de la capture de la 4^{ème} drosophile. Tests de Mann et Whitney : N.S. = non significatif ; *** = $p < 0.0001$.

Pour cette troisième partie de l'expérience, le schéma général est le même mais pour 20 proies chassées, et ramenées au nid, qui constituent une séquence complète. Nous avons donc observé deux séries de 25 et 27 séquences complètes pour les colonies 3 et 4 respectivement (20 séquences avec toujours au moins un contact entre la chasseuse et une des proies restantes présentes dans l'ACE et 5 et 7 respectivement où ce contact est absent lors de la capture de l'avant dernière proie).²

² Nous avons observé, seulement dans trois cas, une fourmi autre que la fourmi élite tenter de pénétrer dans la boîte de pétri. L'accès à la boîte est réservé par l'expérimentateur à la seule fourmi élite en bouchant le tube d'accès.

Dans les deux colonies lorsqu'il y a contact entre la dernière proie encore disponible et la chasseuse, les temps moyens passés dans le nid pour déposer les proies 1 à 17 ne présentent pas de différence statistique avec une répartition théorique régulière de ces mêmes temps (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 4,2$, ddl = 16, $p = 0,41$ n.s. ; colonie 11 : $\chi^2 = 3,8$, ddl = 16, $p = 0,46$ n.s.). Les temps moyens passés dans le nid pour déposer les proies 1 à 18 présentent une variabilité qui augmente légèrement par rapport au test précédent (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 6,6$, ddl = 17, $p = 0,15$ n.s.; colonie 11 : $\chi^2 = 8,9$, ddl = 17, $p < 0,05$). De la même manière si on intègre à l'analyse les temps moyens passés dans le nid pour déposer la drosophile 19, la variabilité augmente encore (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 14,6$, ddl = 18, $p < 0,01$; colonie 11 : $\chi^2 = 17,5$, ddl = 18, $p < 0,001$). Enfin si l'on fait l'analyse sur les temps moyens passés dans le nid pour déposer les 20 drosophiles, nous observons une augmentation très importante de la variabilité (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 54,2$, ddl = 19, $p < 10^{-10}$; colonie 11 : $\chi^2 = 59,8$, ddl = 19, $p < 10^{-12}$). Nous observons donc une augmentation significative du temps passé dans le nid à partir de la 18^{ème} proie et encore beaucoup plus nettement quand il n'y a plus de proies dans l'aire de chasse (Figure V-6).

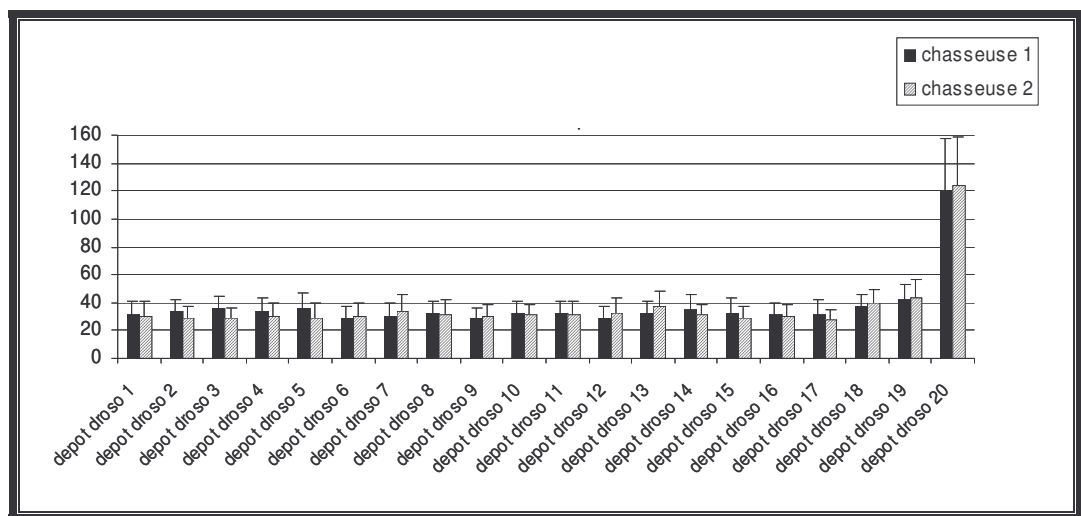


Figure V-06. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après le transport d'une proie capturée pour une densité de proies de 20 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s).

Dans les deux colonies, les temps moyens du trajet de retour à l'ACE pour chasser les proies 2 à 19 ne présentent pas de différence statistique avec une répartition

théorique régulière de ces mêmes temps (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 10,4$, ddl = 17, $p = 0,89$ N.S. ; colonie 11 : $\chi^2 =$, ddl = 17, $p = 0,07$ N.S.). Par contre si on intègre à l'analyse les temps moyens du trajet retour pour chasser la drosophile 20, la variabilité augmente (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 16,0$, ddl = 18, $p = 0.59$; colonie 11 : $\chi^2 =$, ddl = 18, $p < 0.002$). Enfin si l'on fait l'analyse sur les temps moyens de retour à l'ACE après dépôt de la 20^{ème} drosophile, nous observons une augmentation très importante de la variabilité (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 71,4$, ddl = 19, $p < 10^{-7}$; colonie 11 : $\chi^2 = 94,5$, ddl = 19, $p < 10^{-11}$). Nous observons donc une augmentation significative du temps du trajet retour à l'ACE quand il n'y a plus de proie disponible dans l'aire de chasse (Figure V-7).

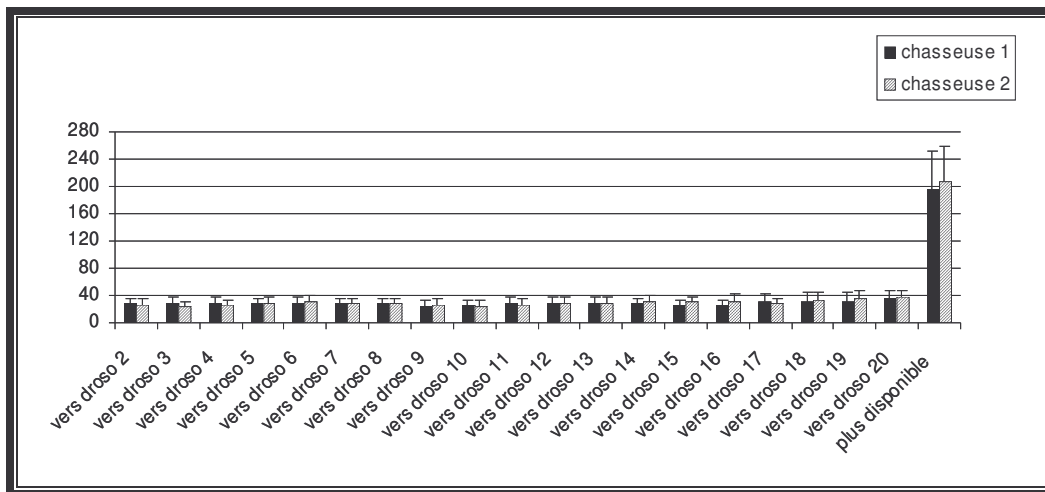


Figure V-07. Temps moyen (en secondes) de retour à la boîte de Pétri pour prédation d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 20 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s).

Dans chacune des deux colonies, dans les 5 et 7 cas où n'y a pas de contact entre la dernière proie disponible et la fourmi lors de la capture de l'avant dernière proie, les temps moyens passés dans le nid après le transport des proies 1 à 18 sont équivalents à ceux enregistrés quand il y a eu contact (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 10,6$, ddl = 17, $p = 0,49$ N.S. ; colonie 11 : $\chi^2 = 9,5$, ddl = 17, $p = 0,38$ N.S.). Ces temps augmentent drastiquement après le transport des drosophiles 19 et 20 à un niveau équivalent à celui enregistré après le transport de la drosophile 20 lorsqu'il y avait contact (Figure V-8).

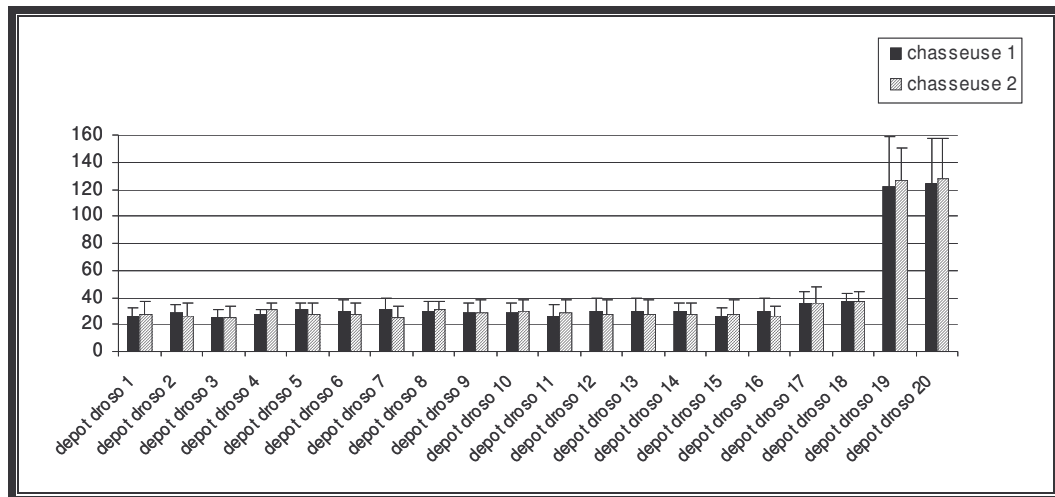


Figure V-08. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après le transport d'une proie capturée pour une densité de proies de 20 drosophiles. Pas de contact avec la dernière proie disponible lors de la capture de l'avant dernière proie.

De même, les temps de retour à l'ACE pour chasser les drosophiles 2 à 19 sont équivalents à ceux enregistrés pour chasser les drosophiles 2 à 20 lors des séquences avec contact. Après le dépôt des drosophiles 19 et 20 ce temps moyen augmente pour atteindre le niveau observé après le dépôt de la drosophile 20 lors des séquences avec contact. (Figure V-9)

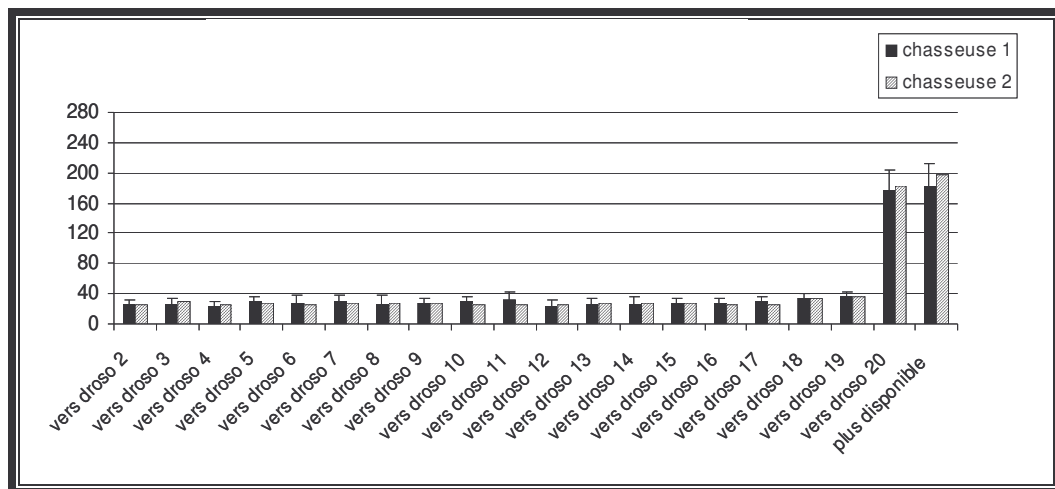


Figure V-09. Temps moyen (en secondes) de retour à la boîte de Pétri pour prédation d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 20 drosophiles. Pas de contact avec la dernière proie disponible lors de la capture de l'avant dernière proie.

5.1.3.2 Comparaisons

Aucun marquage du substrat ni aucun recrutement de congénères n'ont été observés au cours des différentes séquences prédatrices. Le retour au nid de la fourrageuse élite entraîne juste une augmentation du nombre de fourmis dans la grande aire de chasse mais ces individus restent autour du nid.

Le nombre moyen de fourmis présentes dans la grande aire de chasse avant d'avoir déposé la première drosophile est équivalent pour les trois densités de proies. Ce nombre est toujours significativement supérieur après le dépôt de la première proie au nid, et est plus important pour des densités de proies de 5 ou 20 drosophiles que pour des densités de 2 drosophiles (Tableau V-b).

Nombre moyen de fourmis présentes dans la grande aire de fourragement						
	2 drosophiles		5 drosophiles		20 drosophiles	
	avant le dépôt	après le dépôt	avant le dépôt	après le dépôt	avant le dépôt	après le dépôt
Colonie 10	1,0 ± 0,8 a	1,9 ± 1,1 b	1,2 ± 0,2 a	4,0 ± 0,5 c	1,1 ± 0,4 a	3,7 ± 1,0 c
Colonie 11	1,3 ± 0,9 a	2,2 ± 1,0 b	1,2 ± 0,4 a	4,1 ± 1,3 c	1,2 ± 0,5 a	4,0 ± 1,0 c

Tableau V-b. Nombre moyen de fourmis présentes dans la grande aire de fourragement avant et après le dépôt au nid de la première proie. Les lettres donnent les résultats statistiquement différents (tests de Mann et Whitney).

Lorsqu'il y a toujours un contact préalable avec la dernière proie disponible, les temps moyens passés dans le nid pour déposer la dernière proie disponible chassée sont statistiquement équivalents (Colonie 10 : $99,2 \pm 17,9$ s pour 2 drosophiles, $110,4 \pm 19,3$ s pour 5 drosophiles et $120,3 \pm 37,4$ s pour 20 drosophiles ; Colonie 11 : $111,5 \pm 19,4$ s, $116,1 \pm 17,8$ s $123,8 \pm 34,5$ s, respectivement) indépendamment du nombre de proies chassées au total (Tests de Kruskal-Wallis. Colonie 10 : $\chi^2 = 4,5$, ddl = 2, $p = 0,10$; colonie 11 : $\chi^2 = 1,6$, ddl = 2, $p = 0,45$). On n'observe pas de fatigabilité flagrante de chaque fourrageuse élite qu'elle ramène de 2 ou 17 proies. A partir de 18 proies ramenées, la fourrageuse passe plus de temps dans le nid et commence à être moins rapide pour revenir à l'ACE.

Par contre, les temps moyens du trajet de retour à l'ACE alors qu'il ne reste plus de proie disponible dans l'aire eux diminuent en fonction du nombre de proies chassées.

En effet, plus le nombre de proies chassées est important plus le temps de trajet est court (Colonie 10 : $263,1 \pm 83,9$ secondes pour 2 drosophiles, $200,9 \pm 66,1$ secondes pour 5 drosophiles et $194,6 \pm 56,4$ pour 20 drosophiles ; Colonie 11 : $265,8 \pm 98,8$ secondes, $233,7 \pm 85,8$ secondes $206,0 \pm 52,5$ secondes respectivement). Ces temps sont statistiquement différents pour la colonie 10 ($\chi^2 = 10,6$, ddl = 2, $p = <0,01$) mais pas pour la colonie 11 ($\chi^2 = 3,6$, ddl = 2, $p = 0,16$).

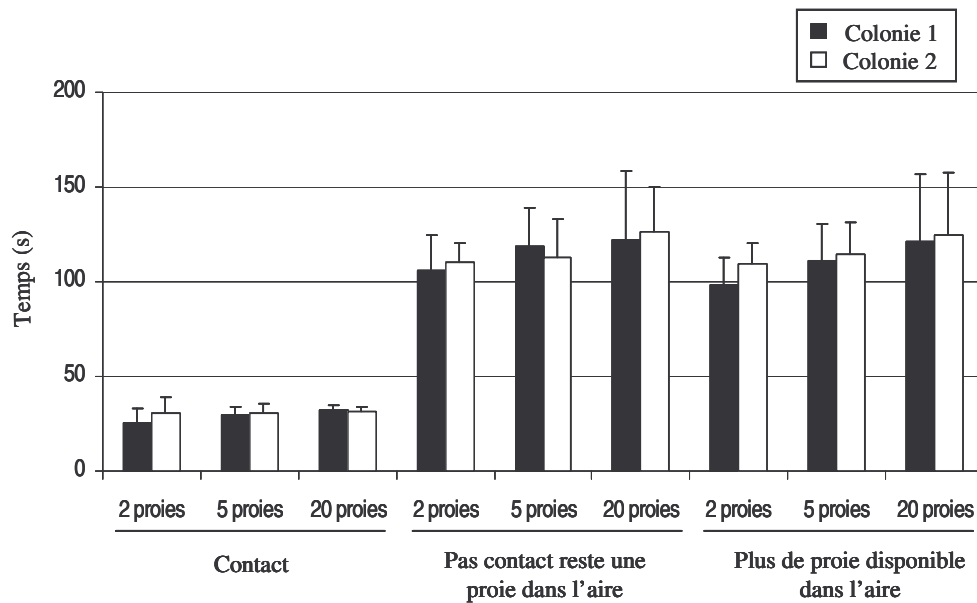


Figure V-10. Récapitulatif des temps passés dans le nid après transport d'une proie dans les trois situations rencontrées pour 2, 5 et 20 proies.

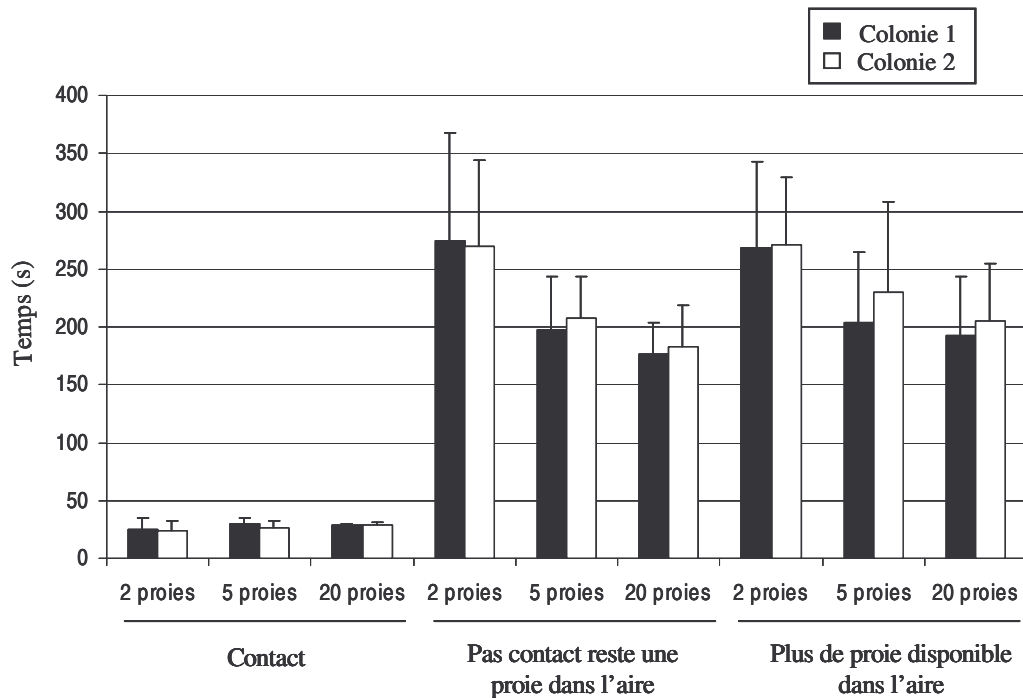


Figure V-11. Récapitulatif des temps de trajet retour à l'ACE dans les trois situations rencontrées pour 2, 5 et 20 proies.

5.1.4 Discussion

Les « central place foragers » et les animaux territoriaux opèrent dans des zones réduites de fourragement (par exemple Gill et Wolf, 1975 ; Kugler, 1984 ; Chase, 1998). La manière dont l'activité de fourragement est distribuée spatialement et temporellement dans cette zone peut affecter le taux d'acquisition des ressources (revue par Stephens et Krebs, 1986). Selon la théorie du fourragement optimal pour les sociétés fourrageant à partir d'un point central, l'apport énergétique net d'une colonie est optimisé par la sélection d'une stratégie de prédation appropriée qui compense efficacement les coûts et les bénéfices. Ceci implique que les facteurs, tels que la qualité et la quantité de la nourriture, la distance au nid et ceux relatifs aux besoins de la colonie ainsi que des risques liés à la prédation, soient introduits dans le système. Chez les fourmis termitophages ou granivores, deux stratégies sont retrouvées, soit l'exploitation de la source se fait solitairement (Uezu, 1977 ; Wehner et coll., 1983 ; Lachaud et coll., 1984 ; Fresneau, 1985 ; Goss et coll., 1989 ; Peeters et Crewe, 1987 ; Traniello, 1988 ; Deffernez et coll., 1990 ; Dejean et coll., 1993b ; Lachaud et Dejean, 1994), soit elle est exploitée collectivement après recrutement de congénères (par exemple, Crawford et Rissing, 1983 ; Heredia et Detrain, 2005) : dans tous les cas, les

items alimentaires chassés ou récoltés (termites ou graines) se présentent sous la forme d'amas de forte densité. Comme nous l'avons montré précédemment, chez *G. sulcata* et comme cela a été montré chez différentes espèces de fourmis (Breed et coll., 1987; Johnson et coll., 2003, Mercier et Lenoir 1999), les caractéristiques de la source alimentaire affectent le recrutement de congénères. En modulant le comportement de recrutement les individus peuvent générer des patterns collectifs de fourragement (Detrain et coll., 2001) qui peuvent augmenter l'efficacité du transport des proies. Nos résultats montrent que le retour au nid de la fourrageuse élite entraîne une excitation des ouvrières présentes à l'entrée du nid les poussant à sortir pour partir à la recherche de proies sans pour autant être recrutées sur un site alimentaire particulier. Cette excitation semble être fonction de la densité des proies. La présence d'au moins 4 proies encore disponibles entraîne un doublement de l'excitation transmise aux congénères présentes dans le nid par rapport aux cas où une seule proie est encore disponible dans l'ACE. Ceci serait la manifestation d'une différence de motivation due vraisemblablement à une différence de nombre de contacts entre la fourrageuse et les proies restantes ; la probabilité de contact étant plus forte pour une densité au moins de quatre drosophiles que pour une densité de une drosophile. Cet effet correspond à un type de recrutement de masse archaïque sans piste chimique utilisé par plusieurs espèces de fourmis ponéromorphes telles que *E. ruidum* (Lachaud, 1985), *Odontomachus chelifer* (Fowler, 1980), *O. troglodytes* (Lachaud et Dejean, 1991) *Pachycondyla berthoudi* (Peeters et Crewe, 1987) et *Paraponera clavata* (Breed et Bennet, 1987). L'espèce *Pachycondyla senaarensis* peut également réaliser un tel recrutement mais uniquement lorsque les colonies sont soumises à un jeûne (Lachaud et Dejean, 1994). On parle alors de « facilitation sociale » (Peeters et Crewe 1987) ou d'« incitation sélective » (Lachaud 1985) un phénomène faisant intervenir un membre de la société qui par la réalisation d'une tâche comportementale en présence de congénères entraîne la réalisation par ces derniers de cette tâche ou l'augmentation de leur motivation à la réaliser.

Dans cette étude et contrairement à ce qui a été montré chez *E. ruidum* (Schatz et coll., 1999) ou chez *Lasius niger* (Sakata, 1994, 1995), la cinétique d'exploitation des amas de proies indique que chez *G. sulcata*, la densité ne serait pas perçue à travers le nombre total de proies disponibles par unité de surface, ni même à travers la fréquence de contact avec une proie par unité de temps. Le nombre de proies présentées ici reste tout de même assez limité si on compare le nombre de proies présentées (entre 10 et 300

proies) par Schatz et collaborateurs (1999) aux colonies de *E. ruidum* pour des effectifs coloniaux équivalents à ceux de *G. sulcata*. Mais la densité (nombre de proies par cm² d'aire) ici de 2,5 dans le cas de l'expérience avec 20 drosophiles, qui se situe dans la gamme des densités de proies présentées à *E. ruidum*, met en jeu chez cette dernière une chasse collective or, chez *G. sulcata*, nous n'avons observé aucun véritable recrutement de congénères. La prise en charge des proies par la fourrageuse élite se fait individuellement marquant ainsi à nouveau le caractère naturellement solitaire des ouvrières chasseuses de cette espèce. Le nombre de contacts entre la fourrageuse et les proies n'influe pas sur la stratégie de chasse employée ni sur l'intensité du comportement prédateur. Néanmoins, l'existence d'au moins un contact avec une proie disponible lors de la dernière capture réalisée suffit pour maintenir un temps de séjour au nid très court après transport de la proie au nid et pour réduire au maximum le temps de retour à l'aire de chasse expérimentale. Les fourrageuses élites ne semblent montrer une certaine baisse de performance, qu'à partir de 18 proies ramenées au nid, qui pourrait être dû soit à une certaine fatigue ou une baisse de motivation soit à un épuisement de la glande à venin.

Lachaud et Dejean (1994) ont montré que chez *P. senaarensis* les trajets de recherche alimentaire se font de manière stochastique, alors que les trajets de retour au nid se font de manière directe tout comme nous l'avons observé chez *G. sulcata*. En outre, chez certaines espèces de fourmis formicomorphes (Hölldobler et Wilson, 1977 ; Dejean et Beugnon, 1991 ; Beugnon et Dejean, 1992) et ponéromorphes (Haskins et Haskins, 1983), un peu de matière fécale est déposée pour marquer territorialement l'entrée du nid. Ces indices olfactifs peuvent ainsi servir aux ouvrières pour s'orienter dans l'aire de chasse. Même si aucun comportement relatif à un marquage local particulier n'a été montré chez *G. sulcata*, ces indices chimiques servent probablement aux fourrageuses pour s'orienter lors des trajets de retour à l'ACE qui présentent une trajectoire rectiligne. Ceci suggère que les ouvrières ont probablement fait appel à une mémoire spatiale, pour retrouver au plus vite l'emplacement de l'aire de chasse, mais ont également mémorisé la présence d'encore au moins une proie dans l'ACE perçue par contact lors de la dernière capture réalisée. Ces mécanismes permettent d'optimiser leur comportement prédateur par l'augmentation de la motivation à chasser des proies dont la présence a été préalablement perçue. Les capacités cognitives des chasseuses élites, probablement mises en jeu ici, montrent à nouveau l'importance des

choix réalisés par ces individus sur la survie d'une colonie dépendante d'une bonne efficacité de fourragement.

D'une manière générale chez *G. sulcata*, l'augmentation de la motivation se traduit par une diminution des temps de réalisation des séquences prédatrices afin de chasser un groupe de petites proies dont la présence dans l'aire de chasse est préalablement perçue ou de chasser une proie plus volumineuse comme après une diminution du niveau nutritionnel de la colonie.

Les aspects motivationnels montrés ici et notamment par la diminution des temps de réalisation des séquences à partir de la perception de la présence de petites proies rappellent ceux à la base de la diminution des temps de réalisation des séquences de prédation lors

Dans la deuxième partie de ce chapitre nous allons ainsi analyser quelles caractéristiques des proies perçues lors du contact entraînent l'augmentation de la motivation à chasser et la durée de mémorisation de ces informations.

5.2 Rôle de la perception olfactive et de la mémoire dans la motivation à chasser

5.2.1 Introduction

Les adaptations sensorielles utilisées par les différentes espèces animales pour localiser une proie sont diverses et varient avec les stratégies de fourragement et les caractéristiques de l'environnement (Cooper, 2000). La capacité d'utiliser des stimuli chimiques pour détecter une proie est retrouvée à la fois chez les vertébrés (par exemple Burghardt, 1973 ; Arnold, 1981 ; Dittman et coll., 1998 ; Nevitt, 2000 ; Rangen, et coll., 2000) et chez les invertébrés (par exemple, Rebach, 1996 ; Hori, 1999 ; Mondor et Roitberg, 2000) en y incluant les fourmis (par exemple, Daly-schveitzer et coll., 2007, chapitre 3 de ce travail ; Durou et coll., 2000 ; Schatz et coll., 1997, 1999b). Pour permettre de reconnaître qu'une odeur perçue comme correspondant à celle d'une proie, il est nécessaire de faire appel à une mémoire qui est soit génétiquement déterminée soit acquise par l'expérience. La capacité innée à reconnaître des indices chimiques associés à des proies a été montrée chez certaines espèces d'insectes (Chapman et coll., 1987), d'araignées (Punzo et Kukoyi, 1997) et de reptiles (Cooper, 2000 ; Punzo et Alton, 2002), alors que l'existence d'une empreinte mémorielle de certaines odeurs associées

avec la nourriture, la descendance, les congénères ou les parents pendant les phases précoces critiques du développement a été montrée chez certains insectes parasitoïdes (Thorpe 1939), reptiles (Burghardt et Hess, 1966), oiseaux (Bateson et Horn, 1994) et mammifères (Galef et Henderson, 1972).

Dans la première partie de ce chapitre nous avons montré que quand la fourmi prédatrice établit un contact préalable avec une proie sa motivation à chasser augmente en faisant appel à sa « mémoire ». Il reste à déterminer quels sont les indices utilisés par la fourrageuse lui permettant de déterminer que l'item qu'elle a perçu est bien une proie et qu'il est important de revenir au plus vite chasser cette proie si elle a été reconnue comme telle. Ces indices peuvent être olfactifs, dus au contact ou une combinaison des deux. Les expériences suivantes ont pour but premier de déterminer quels indices, olfactifs et/ou tactiles, sont à la base du choix individuel de réduction du temps de trajet pour chasser une proie précédemment perçue comme telle. Dans un deuxième temps, nous allons tenter de déterminer combien de temps les informations perçues et mémorisées entraînant l'augmentation de la motivation individuelle à chasser peuvent être retenues par les fourrageuses élites.

5.2.2 Méthode

Deux colonies, comportant chacune une reine de *G. sulcata*, ont été récoltées, toujours à Tapachula (région du Soconusco, Chiapas). Chaque colonie (colonie 12 et 13) possède une seule reine, du couvain (pupes, larves et œufs) et contient respectivement 53 et 62 ouvrières. Les expériences ont été conduites au laboratoire dans le même type de dispositif expérimental que celui déjà décrit dans la première partie de ce chapitre. Les fourmis avaient un accès permanent à l'eau et à des proies fraîches (nymphes de *Gryllus assimilis*, larves de *Tenebrio molitor* et adultes de *Drosophila melanogaster* à ailes vestigiales) renouvelées tous les jours avant le premier jour de test.

5.2.2.1 Rôles respectifs de la présence par contact et de la perception olfactive d'une proie sur la motivation à chasser

Le test « contrôle » correspond à l'observation de 20 séquences complètes de chasse sur un groupe de deux drosophiles. Dix séquences comprenaient un contact entre la fourrageuse et la deuxième proie, les dix autres n'en comprenaient pas (dans ce cas,

l'expérimentateur écarte la dernière proie de la trajectoire de la fourmi qui vient de capturer l'avant dernière).

Le premier véritable test de l'importance du contact seul (test « leurre ») consiste à présenter 20 fois à la fourrageuse élite, une drosophile et un fragment de polystyrène expansé de même taille qu'une drosophile. Dix séquences comprenaient un contact entre la fourrageuse et le « leurre », les dix autres n'en comprenaient pas.

Ensuite, nous avons réalisé un test « leurre odorant » qui consiste à présenter 20 séquences où sont présentés une drosophile vivante et un leurre de polystyrène comme dans le test précédent, mais qui est enduit cette fois d'un extrait de broyat de drosophiles. 10 séquences comprenaient un contact entre la fourrageuse et le « leurre odorant », les 10 autres n'en comprenaient pas.

Afin de s'assurer que la proie vivante soit toujours chassée en premier on ne dépose le leurre, odorant ou pas, qu'au moment où la fourrageuse détecte la drosophile. Ceci qui permet également de positionner le leurre de façon à ce qu'il y ait contact ou pas entre le leurre et la fourrageuse.

Le protocole, est le même que dans la première partie de ce chapitre (les deux critères : le temps de trajet et le temps de séjour sont enregistrés)

5.2.2.2 Temps de rétention de l'information

Dans cette partie, le protocole du test du « leurre odorant » est repris mais cette fois-ci le tube d'accès au nid, après le passage de la fourrageuse, est obturé par du coton pour empêcher la fourmi qui a ramené la première proie de ressortir du nid pour chasser le « leurre odorant ». La fourrageuse est maintenue enfermée dans le nid pendant trois durées différentes de 1, 10 et 60 minutes avant d'être libérée pour pouvoir déterminer pendant combien de temps l'information concernant la présence du « leurre odorant » dans l'ACE peut être retenue. 10 séquences complètes ont été observées pour chacune des trois durées de blocage à l'intérieur du nid.

5.2.3 Résultats

5.2.3.1 Rôles respectifs de la détection par contact et de la perception olfactive de la présence d'une proie sur la motivation à chasser

5.2.3.1.1 *Test contrôle*

Les durées enregistrées ici, tant pour les séjours dans le nid après transport des proies que pour les trajets retour à l'ACE, sont statistiquement identiques à celles observées pour la chasse de 2 drosophiles dans la première partie de ce chapitre (Tableau V-b).

Expérience avec 2 drosophiles vivantes				
	Contact	Pas de contact	Contact	Pas de contact
	Tps moyen (s) passé dans le nid		Tps moyen (s) de retour à l'ACE	
	après transport de la première proie		présence de la 2ème proie	
Colonie 12	24,3 ± 7,8 a	106,2 ± 21,3 b	25,2 ± 8,9 a'	269,6 ± 79,2 b'
Colonie 13	27,2 ± 8,0 a	110,9 ± 11,5 b	24,3 ± 8,4 a'	265,2 ± 80,5 b'
	après transport de la deuxième proie		plus aucune proie présente	
Colonie 12	104,5 ± 19,9 b	102,4 ± 22,7 b	259,2 ± 84,7 b'	264,8 ± 80,6 b'
Colonie 13	108,9 ± 16,4 b	109,2 ± 13,1 b	261,8 ± 95,8 b'	265,9 ± 91,9 b'

Tableau V-c. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 2 drosophiles pour les colonies 12 et 13.

5.2.3.1.2 *Test « leurre »*

Les temps passés dans le nid sont quasi-identiques qu'il y ait eu ou pas contact entre la fourrageuse et le leurre. Ces temps sont similaires à ceux observés lors du test contrôle après transport de la 2^{ème} proie, quel que soit le cas, ou après transport de la 1^{ère} proie lorsqu'il n'y a pas eu contact avec la proie restante. Il en est de même pour les temps de trajet de retour à l'ACE. Ici aussi la durée du trajet retour à l'ACE est aussi longue que lors du test contrôle après capture des deux proies ou après capture de la 1^{ère} proie en l'absence de contact avec la proie restante. Les temps enregistrés sont identiques dans les deux colonies. On n'observe jamais de transport du leurre au nid.

Test une drosophile et un leurre				
	Contact	Pas de contact	Contact	Pas de contact
	Tps moyen passé dans le nid		Tps moyen de retour à l'ACE	
	Après transport de la première proie		Présence du leurre	
Colonie 12	105,9 ± 11,4 b	103,7 ± 12,0 b	260,7 ± 68,5 b'	257,3 ± 70,3 b'
Colonie 13	107,2 ± 11,1 b	104,1 ± 10,5 b	253,3 ± 70,9 b'	261,2 ± 66,5 b'

Tableau V-d. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur une drosophile et un leurre pour les colonies 12 et 13.

5.2.3.1.3 *Test « leurre odorant »*

Quand la fourrageuse est entrée en contact avec le leurre « odorant », les temps moyens passés dans le nid et les temps de retour à l'ACE, sont inférieurs à ceux observés dans les séquences où il le contact n'a pas eu lieu. Ces temps ne sont cependant identiques ni aux temps moyens observés lorsqu'il y avait contact dans le test « contrôle » ni à ceux observés quand il y avait contact dans le test « leurre ». Dans le cas où la fourmi est entrée en contact avec le leurre odorant, on observe, en fait, deux types de temps passés dans le nid et de temps de retour : un séjour et un temps de retour « longs » ou un séjour et un temps de retour « courts ». Les temps « courts » sont observés dans 6 cas sur 10 dans la colonie 12 et dans 7 cas sur 10 dans la colonie 13. Le temps moyen de séjour « court » est de $21,8 \pm 5,0$ s et est associé à un temps moyen de retour « court » à l'ACE de $26,7 \pm 8,8$ s dans la colonie 12 et respectivement de $24,9 \pm 4,8$ et de $25,1 \pm 5,2$ s dans la colonie 13. Ces temps sont équivalents à ceux enregistrés lorsqu'il y a eu contact entre la fourmi et la deuxième proie dans le test « contrôle ». Les temps « longs » de séjour sont de $100,3 \pm 6,5$ et de $104,0 \pm 6,2$ s respectivement dans les deux colonies. Les temps « longs » de retour à l'ACE sont respectivement de $297,0 \pm 82,5$ et de $288,0 \pm 98,9$ s. Ces temps sont équivalents aux temps enregistrés au cours du test « contrôle » quand il n'y avait pas eu de contact entre la fourrageuse et la deuxième proie ou quand il n'y avait plus de proies dans l'aire.

Test une drosophile et un leurre odorant				
	Contact	Pas de contact	Contact	Pas de contact
	Tps moyen passé dans le nid		Tps moyen de retour à l'ACE	
	Après transport de la première proie		Présence du leurre odorant	
Colonie 12	54,7 ± 42,7 c	104,7 ± 13,1 b	134,8 ± 146,7 c'	260,0 ± 66,1 b'
Colonie 13	47,5 ± 36,8 c	108,0 ± 11,2 b	105,4 ± 138,9 c'	259,2 ± 70,3 b'

Tableau V-e. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » pour les colonies 12 et 13.

Le leurre odorant est détecté par contact, déclenche le début d'une attaque mais est systématiquement abandonné et n'est donc jamais ramené jusqu'au nid.

5.2.3.2 Evaluation du temps de rétention de l'information

5.2.3.2.1 *Temps de blocage à l'intérieur du nid de 1 minute*

Après un blocage d'une minute, la fourrageuse libérée réalise des trajets rapides de retour à l'ACE dans 6 cas sur 10 et 7 cas sur 10 respectivement dans les colonies 12 et 13. Cette fréquence de retours rapides et les temps correspondants sont identiques à ceux enregistrés au cours du test leurre « odorant ».

	Retour rapide	Retour lent
Tps moyen (s) de retour à l'ACE		
Présence du leurre odorant		
Colonie 12	24,6 ± 6,5 a' (n=6)	264, 5 ± 80,5 b' (n=4)
Colonie 13	23,8 ± 7,1 a' (n=7)	282, 4 ± 79,9 b' (n=3)

Tableau V-f. Temps moyen de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » après 1 minute de rétention dans le nid pour les colonies 12 et 13.

5.2.3.2.2 *Temps de blocage à l'intérieur du nid de 10 minutes*

Après un blocage dans le nid de dix minutes, la fourrageuse libérée réalise à nouveau des trajets courts de retour à l'ACE dans 6 et 7 cas sur 10 respectivement pour les colonies 12 et 13. Les temps de parcours sont identiques à ceux enregistrés dans l'expérience précédente « 1 minute ».

	Retour rapide	Retour lent
Tps moyen de retour à l'ACE		
Présence du leurre odorant		
Colonie 12	29,4 ± 5,4 a' (n=6)	290,4 ± 84,6 b' (n=4)
Colonie 13	28,9 ± 5,0 a' (n=7)	279,4 ± 90,5 b' (n=3)

Tableau V-g. Temps moyen de retour à la boîte de Pétri lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » après 10 minutes de rétention dans le nid pour les colonies 12 et 13.

5.2.3.2.3 *Temps de blocage à l'intérieur du nid de 60 minutes*

Après la rétention de chacune des fourmis élites pendant une heure dans leur nid, la proportion de trajets rapides diminue fortement. En effet la fourmi élite de la colonie 12 n'a plus réalisé aucun trajet rapide de retour à l'aire de chasse et celle de la colonie 13 n'a réalisé qu'un seul trajet rapide sur les 10 séquences observées.

	Retour rapide	Retour lent et
Tps moyen de retour à l'ACE		
Présence du leurre odorant		
Colonie 12	0 (n=0)	284,6 ± 71,9 b' (n=10)
Colonie 13	27,7 a' (n=1)	288,4 ± 86,4 b' (n=9)

Tableau V-h. Temps moyen de retour à la boîte de Pétri lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » après 60 minutes de rétention dans le nid pour les colonies 12 et 13.

5.2.4 Discussion

Les fourrageuses ne sont pas naïves vis-à-vis des drosophiles en tant que proies possibles puisque nous leur avons fourni de telles proies avant le début du test. Nos résultats montrent que les fourrageuses élites de *G. sulcata* sont capables de percevoir lors de la chasse d'une proie, l'occurrence d'un contact avec les proies restantes en y associant l'odeur ou le goût de celles-ci.

Le contact seul, en tant que tel, ne semble pas suffire, mais il doit apparemment être obligatoirement associé à l'odeur pour déclencher l'augmentation de la motivation à chasser, comme le montrent les résultats des tests « leurre » et « leurre odorant ». Lorsque la détection du leurre « odorant » entraîne de la part de la chasseuse un comportement visant à réduire le temps de trajet, cette diminution est maximale. Cet effet n'apparaît cependant que dans 60 ou 70 % des cas alors qu'il apparaissait dans 100

% des cas lorsque la fourrageuse était uniquement confrontée à de vraies proies. D'autres caractéristiques émanant de la proie sont donc probablement nécessaires pour motiver la chasseuse à revenir rapidement sur l'aire de chasse. Les informations visuelles et notamment les mouvements de la proie sont connus pour être importants au cours d'une séquence prédatrice dans la détection et la localisation d'une proie (Eriksson, 1985 ; Dejean et Bashingwa, 1985 ; Schatz et coll., 1997 ; Daly-Schweitzer et coll., 2007, chapitre 3 de ce chapitre). Ici, on pourrait penser que le mouvement ne soit pas nécessaire puisque même la présence d'une proie, lorsqu'elle est vraie, est détectée par contact et déclenche 100 % de retours courts. Puisqu'il y a un contact obligatoire pour entraîner un retour rapide, des informations chimiques gustatives peuvent être perçues par la fourrageuse. Ces informations sont peut être proches mais pas identiques vu que l'extrait de drosophile badigeonné sur le leurre se compose vraisemblablement de plus de composés que ceux issus de la seule cuticule de la drosophile. Ces différences pourraient être à la base de la différence d'efficacité entre le leurre « odorant » et une vraie drosophile.

La perception de différentes caractéristiques des proies comme l'odeur ou le goût entraînerait ainsi une augmentation de la motivation individuelle. Des phénomènes de mémoire seraient mis en jeu et permettraient à la fourrageuse de maintenir un niveau élevé de motivation entraînant la diminution du temps de trajet. Ce niveau de motivation élevée reste élevé pendant une durée d'au moins 10 minutes, et n'apparaît pratiquement plus au bout d'une heure. *Une étude sur l'abeille Apis mellifera (Dyer et coll., 2002) montre que l'enfermement dans la ruche ou au niveau d'une source alimentaire de butineuses n'entraîne pas une disparition de la mémoire et conservent leur vecteur d'orientation, mais que le niveau de motivation influe sur le comportement. Dans le cas de G. sulcata où les temps d'enfermement sont inférieurs à ceux réalisés sur les abeilles, nous pouvons émettre l'hypothèse que l'enfermement n'entraînerait qu'une diminution ou une remise à zéro de la motivation comme si aucune proie n'avait été détectée sans pour autant que la mémoire elle-même diminue. Cette diminution de la motivation individuelle entraînerait donc un comportement différent de retour à l'ACE du fait de la modification du contexte lors du dépôt d'une proie à l'intérieur du nid.*

A partir des données acquises dans ce travail sur les capacités de perception et de mémorisation des odeurs des proies dans le cadre de la chasse sur des amas de petites

proies, un développement utile serait de déterminer s'il est possible pour les fourmis *G. sulcata* de réaliser des apprentissages associatifs faisant appel de façon liée aux odeurs et aux mouvements des proies.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Les colonies d'insectes sociaux présentent une particularité qui les différencie de la plupart des espèces animales, à savoir une organisation des comportements fondée sur la réalisation en parallèle plutôt qu'en série de tâches différentes. Cette caractéristique rend compte de leur grand succès écologique (Oster et Wilson, 1978). L'existence de catégories comportementales distinctes dans lesquelles les individus se spécialisent et la coopération entre les individus de ces différentes catégories, génèrent un comportement résultant dont la performance globale dépasse la somme des seuls comportements individuels. L'hypothèse généralement admise dans les études de plus en plus répandues portant sur les phénomènes collectifs auto-organisés, fait des individus formant les groupes sociaux étudiés des unités élémentaires interchangeables. Ces unités élémentaires réalisent des comportements simples sans véritables spécialisations individuelles. Les phénomènes auto-organisés surviennent quand les colonies atteignent une taille critique minimale permettant la mise en place d'un fourragement de groupe ou de masse basée sur une communication chimique (Beckers et coll., 1989).

Effectifs réduits et stratégies de fourragement

Il existe trois types de stratégies de fourragement, solitaire, de groupe et de masse (Hölldobler et Wilson, 1990) qui mettent en jeu de plus en plus d'individus. Ensuite, il existe trois types de recrutement par piste chimique: un recrutement de groupe pour le transport exclusif d'une proie, un recrutement de groupe pour la chasse de proies et un recrutement de masse où chaque recrutée devient une recruteuse.

Toutefois, quel que soit le type de phénomène collectif, de groupe ou de masse, il a toujours comme point de départ un choix individuel effectué par les individus éclaireurs ou les chasseuses-élites dont les capacités décisionnelles déterminent ainsi la survie de la colonie dans son ensemble

La modélisation des stratégies de fourragement montre habituellement que l'optimum est atteint pour des colonies populeuses, constituées d'individus de petite taille et capables d'un recrutement massif. Pour les colonies de faible effectif, l'optimum du fourragement passe par l'existence d'ouvrières de grande taille capables d'un fourragement solitaire (Johnson et coll., 1987 ; Beckers, 1992 ; Jaffé et Deneubourg, 1992). Les espèces de fourmis ponéromorphes présentent en général des

effectifs coloniaux relativement réduits qui ne leur permettent pas de mobiliser un nombre très important d'individus pour fourrager en groupe ou réaliser un recrutement de masse. Dans ce travail, nous avons retrouvé la tendance naturelle exprimée par de nombreuses espèces de *Gnamptogenys* (Lattke, 1995) qui consiste à employer une stratégie solitaire de recherche et de transport des proies, forme la plus primitive de fourragement très répandue chez les fourmis ponéromorphes (Beckers et coll., 1989).

Chez certaines espèces de fourmis ponéromorphes comme *Amblyopone pallipes* (Traniello, 1978) et *Thaumatomyrmex atrox* (Jahyny et coll., 2002), mais également formicomorphes comme *Myrmoteras barbouri* et *M. toro* (Moffet, 1986) ou *Gigantiops destructor*, (Beugnon et coll., 2001), les effectifs sont très réduits et les fourrageuses emploient toutes une stratégie solitaire de fourragement, la part prise par chaque individu spécialisé dans cette tâche aux prises de décisions visant à subvenir aux besoins de la colonie dans son ensemble étant alors cruciale.

Espèce	Effectif colonial	Pourcentage de fourrageuses	Pourcentage d'élites	Stratégie d'approvisionnement
<i>G. sulcata</i> (ce travail)	61	9,8	4,9	S / RGT.
<i>E. ruidum</i> (Schatz et coll., 1995)	183	37,2	7,7	S/C/RM
<i>Pachycondyla apicalis</i> (Fresneau, 1994)	34	20,6	11,8	S
<i>Odontomachus troglodytes</i> (Dejean, 1982 ; Dejean et Lachaud, 1991)	89	29,2	11,2	S/TR
<i>Plathytyrea lamellosa</i> (Villet, 1990)	33	30,3	12,1	S
<i>Hagensia havilandi</i> (Villet, 1992)	24	20,8	20,8	S

Tableau discussion. Comparaison interspécifique de la part des élites dans les effectifs coloniaux en relation avec les types de stratégies de fourragement chez quelques espèces ponéromorphes. S : Solitaire ; RGT: Recrutement de Groupe pour le Transport ; C : Coopératif ; RM : Recrutement de masse ; TR : Tandem running

Chez *G. sulcata*, comparée à d'autres ponéromorphes et compte tenu du très fort investissement de la colonie dans les soins au couvain, les activités de fourragement sont sous la responsabilité d'un petit nombre d'individus (moins de 10 % minimum c'est-à-dire au moins deux fois moins élevé que chez les 5 autres espèces ponéromorphes présentées). Parmi ces individus, il est possible d'isoler un nombre extrêmement réduit d'individus hyperspécialisés dans la chasse et le transport des proies (moins de 5 % de l'effectif de la colonie) qui utilisent une stratégie de chasse solitaire.

(*Tableau discussion*). Toutefois, les fourrageuses peuvent décider de recruter un groupe de congénères qui ne participent qu'au transport et pas, *à ce moment là*, à la chasse de nouvelles proies.

Fourragement solitaire et prises de décisions-clefs : rôle de la motivation

Les animaux solitaires ainsi que les individus de groupes sociaux fourrageant de manière solitaire, sont confrontés à une série de décisions-clefs. Chaque mauvais choix comportemental est susceptible d'avoir des conséquences très importantes sur la survie et fait que ces individus se doivent d'être efficaces et très motivés pour chasser et consommer sur place ou chasser et ramener au nid les proies capturées. La motivation apparaît comme un des éléments majeurs du choix effectué lors de ces prises de décision. La motivation est définie comme une force interne qui produit des actions sur la base d'un équilibre momentané entre les besoins de l'individu et les contraintes de l'environnement (Dorman et Gaudiano, 1995). Un comportement motivé est généralement orienté vers un but associé à un vecteur physiologique, comme la faim ou la soif, à partir de la perception de stimuli sensoriels. La motivation peut être également conditionnée et fait alors intervenir des comportements plus complexes que de simples réflexes. L'étude de la motivation permet de déterminer quels comportements sont réalisés dans un environnement donné, comment l'animal conserve une activité donnée ou choisit entre différentes activités. La motivation ainsi définie détermine le comportement qui sera réalisé en réponse aux événements environnementaux et aux besoins internes de l'organisme (Dorman et Gaudiano, 1995).

L'ensemble des décisions que les individus sont amenés à prendre sont motivées par le fait d'assurer leur survie ou celle de leurs congénères et/ou leur succès reproducteur. Ainsi, la source la plus évidente de motivation est sans doute la baisse de niveau nutritionnel. Le jeûne est connu pour entraîner de nombreux comportements visant à augmenter la probabilité de rencontrer une source alimentaire comme l'augmentation de l'activité locomotrice (Knoppien et coll., 2000 ; Walker et coll., 1999) ainsi que la recherche extensive de proies dans le milieu (Price, 1971 ; Lamine et coll., 2005). Le jeûne peut même entraîner une diminution du nombre d'individus qui

adoptent habituellement des comportements de défense comme « faire le mort » face à des prédateurs au profit de la recherche d'une source alimentaire (Miyatake, 2001).

Lors de la prédation, une fois qu'une proie est capturée, les individus prédateurs doivent prendre certaines décisions-clefs, comme ce que nous avons observé pour les chasseuses élités de *G. sulcata* : piquer ou ne pas piquer, moduler l'intensité de piqûre ou le temps de manipulation de la proie, transporter la proie seule ou recruter des congénères, diminuer ou non son temps de trajet retour à la source alimentaire lorsque d'autres proies y sont disponibles.

Ainsi, la phase solitaire de la séquence de prédation correspond à un moment crucial au cours duquel la fourrageuse prend des décisions importantes pour l'issue de la chasse. C'est au cours de la phase de maîtrise de la proie que la fourmi choisit les comportements adaptés de manipulation (« handling ») et de piqûre.

L'intensité du comportement de piqûre est apparue dans nos expériences comme un des principaux critères d'évaluation de la difficulté à maîtriser une proie vivante et influence par conséquent la prise de décision quant à la stratégie de transport à adopter. La phase de manipulation, « handling », joue elle aussi un rôle dans ce processus d'évaluation des caractéristiques de la proie puisque la fourmi décide de ne pas piquer les proies mortes mais réalise cependant un recrutement de congénères pour des poids de proie équivalents à ceux de proies vivantes qui déclenchent le transport collectif. Ces deux facteurs, manipulation et piqûre, semblent être des variables fiables permettant à la chasseuse d'estimer approximativement le poids, la taille et la force de la proie et d'en déduire ainsi la difficulté à la maîtriser et à la transporter jusqu'au nid. Ces mêmes critères semblent également rentrer en ligne de compte chez certaines araignées tisseuses de toile, comme *Micrathena sagittata* (Díaz-Fleischer, 2005), qui emploient des stratégies de capture différentes en fonction de la taille et de la force des proies. L'évaluation de ces paramètres fait intervenir la perception des vibrations exercées sur la toile quand les proies se débattent, la morsure venimeuse n'étant mise en oeuvre que pour les proies qui se débattent le plus. De la même manière, certaines espèces de scorpions *Pandinus imperator* (Casper, 1985) ou *Parabuthus liosoma* et *P. pallidus* (Rein, 1993) ne piquent leur proie que lorsque celle-ci présente une taille importante et des comportements de défense marqués pouvant entraîner un danger ou une difficulté lors de la manipulation. En outre, une diminution légère de l'apport alimentaire entraîne une augmentation de l'agressivité et de la motivation à chasser se traduisant par des

piqûres pour des proies plus petites. On retrouve un schéma similaire chez *G. sulcata* qui augmente l'intensité de piqûre quand le niveau nutritionnel de la colonie baisse, témoignant ainsi d'une augmentation de l'agressivité. Même chez certaines espèces d'abeilles habituellement non-agressives, des comportements agressifs apparaissent quand elles sont soumises à un jeûne important (Richards, 2002).

Lors des séquences de prédation, on a pu observer chez *G. sulcata* que si la proie s'échappe, la fourmi augmente son activité locomotrice correspondant à une augmentation de l'agressivité et de la motivation à chercher et à capturer à nouveau la proie. Ce comportement a été défini comme le « comportement de réserve » (Dejean et Benhamou, 1993) au cours duquel la chasseuse intensifie sa recherche de proie en se déplaçant de manière très rapide et sinueuse en attaquant tout ce qui se présente devant elle, que l'item soit vivant ou non. L'augmentation de l'agressivité chez *G. sulcata* suite à un jeûne de 24 ou 48 heures corrobore bien les observations faites au cours de nos expériences quant à leur pugnacité à attaquer les différentes proies indépendamment de leur type ou de leur poids. Chez l'abeille sans aiguillon *Trigona spinipes*, l'agressivité vis-à-vis de butineuses d'autres espèces est plus grande quand une seule ouvrière se trouve présente sur la source de nourriture que quand elle est en compagnie de congénères (Nieh et coll., 2005). L'agressivité semble donc être un trait comportemental correspondant plutôt aux individus fourrageant habituellement seuls et peut être renforcée quand le niveau nutritionnel baisse.

En outre, lors d'une situation de jeûne, les animaux chasseurs diminuent habituellement le temps de manipulation de la proie soit avant sa consommation soit avant son transport. La motivation influence nettement, comme chez d'autres espèces animales, les comportements de manipulation et de piqûre chez *G. sulcata*.

Les ouvrières de *G. sulcata* ont tendance à maîtriser et à transporter seules les petites proies capturées, quelles soient présentées unitairement ou en groupes de densité variable. Dans tous les cas, la stratégie employée est de type solitaire et se fait sur la base de la perception du poids apparent des proies présentées, la flexibilité comportementale qui se traduit par le recrutement de congénères pour le transport des proies, ne s'exprimant que lorsque le poids de la proie augmente au-delà d'un certain seuil. Chez les insectes sociaux, les individus, sont caractérisés par des seuils de réponse différents à un stimulus donné (Beshers et Fewell, 2001) et ceci très tôt dans la vie des individus, dès les premiers jours après l'émergence (Jaisson et coll., 1988). Chaque

individu déclenche un comportement donné lorsque le stimulus dépasse ce seuil. Ainsi, à partir d'une limite donnée de poids, la chasseuse de *G. sulcata* décide de déclencher le recrutement d'un groupe de transporteuses. Ce poids maximal qui limite le transport individuel est le témoin d'un niveau donné de motivation à transporter solitairement la proie. La pie-grièche migratrice (*Lanius ludovicianus*) utilise plusieurs stratégies de transport en fonction du poids des proies capturées. Les proies légères sont transportées dans le bec, les proies de poids intermédiaires sont transportées dans le bec puis sont transférées jusqu'aux pattes pendant le vol et enfin les proies les plus lourdes sont transportées uniquement avec les pattes jusqu'au nid (Yosef, 1993). Les limites minimales de poids déclenchant le transport exclusivement dans les pattes peuvent de plus être augmentées si la pie-grièche se trouve être affamée (Slack, 1975). La diminution du niveau nutritionnel semble donc augmenter la motivation à transporter dans le bec des proies plus grosses. Les tailles limites de proies sont ainsi déterminées par les capacités de maîtrise et de transport correspondant à un niveau de motivation donné.

A l'inverse lorsque la motivation diminue, certaines tâches sont moins réalisées, voire plus du tout, comme cela est observé par exemple chez la ponéromorphe légionnaire *Leptogenys distinguenda* (Witte et Maschwitz, 2000). Les fourmis des colonies rassasiées ne sont plus motivées pour ramener de nouvelles proies et de ce fait ne recrutent plus de congénères ce qui empêche la mise en place de raids.

Coûts énergétiques du choix de la stratégie de transport.

D'après Traniello (1989) la désignation des systèmes ou des espèces comme fourrageant solitairement n'est pas correcte car le comportement d'une fourrageuse n'est probablement jamais complètement indépendante des activités des autres fourrageuses ni de l'état de la colonie dans son ensemble. Le transport coopératif de proies est rencontré chez de nombreuses espèces de fourmis mais les coûts et bénéfices énergétiques d'un tel transport sont peu connus. Dans de nombreuses espèces de fourmis, il a été montré que les dépenses énergétiques liées à la locomotion et au transport sont réduites ce qui favorise un bon ratio coût/bénéfice ou efficacité énergétique (Fewell, 1988 ; Baroni-Urbani et Nielsen, 1990 ; Fewell et coll., 1996 ; Weier et Feener, Jr, 1995). De plus, la taille des individus influence la complexité du comportement de chasse et la dépense énergétique qui en découle : ainsi, plus les

individus d'une espèce sont de petite taille plus les comportements sont complexes et permettent de réduire les dépenses énergétiques (Duncan et Crewe, 1993). Donc chez *G. sulcata*, dont les individus sont de petite taille, on peut s'attendre à ce que les dépenses énergétiques soient relativement réduites. Dans le cas d'un transport collectif, les espèces qui sont capables d'un recrutement gradué (forte corrélation entre le poids de la proie et le nombre de fourmis recrutées) semblent ainsi augmenter l'efficacité du transport (Traniello, 1983 ; Franks, 1986) à condition que le groupe de transporteuses soit suffisamment organisé. Les capacités maximales de charge des groupes dont la taille est proportionnelle au poids de la proie vont de 1,7 à 8,9 fois le poids d'une ouvrière (Traniello, 1989) ce qui est inférieur aux capacités de charge d'une ouvrière seule. Le recrutement chez *G. sulcata* n'est pas gradué et le groupe de recrutées ne semble pas très organisé ce qui ne serait pas en faveur d'une efficacité optimale du transport. Cependant, pour des proies à la limite maximale des capacités de transport collectif (dans les conditions alimentaires de base) les capacités de charge vont jusqu'à 3,4 fois le poids d'une fourrageuse (poids de la proie chassée la plus grande / nombre d'ouvrières participant au transport / le poids d'une ouvrière) alors que la charge maximale d'un transport solitaire est de 21 fois le poids d'une ouvrière. Ainsi, le bénéfice en terme de poids de proies ramenées au nid par individu est plus faible lors d'un transport collectif que pour un transport solitaire. L'écart de bénéfice est encore plus important lorsque la colonie est affamée puisque la charge maximale individuelle de transport atteint 68 fois le poids d'une ouvrière. Bien que le bénéfice énergétique d'un fourragement collectif, selon le modèle « energy maximiser » (Schoener, 1971 ; Enders, 1975 ; Griffiths, 1980) soit habituellement considéré comme supérieur à celui issu de la somme des efforts individuels (Oster et Wilson, 1978 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Schatz et coll., 1997 ; Dejean et coll., 1999), cela ne semble pas être la règle dans le cas de *G. sulcata*. Toutefois, toutes les espèces de fourmis ne se comportent pas toujours comme des « optimal foragers » (Goss et coll., 1989), théorie comportementale (Mac Arthur et Pianka, 1966 ; Pyke, 1974 ; Stephens et Krebs, 1986) stipulant que les individus mettent en place préférentiellement des stratégies de fourragement visant à maximiser l'apport alimentaire net. Cependant, comme la fourmi élite ne participe pas au transport collectif de la proie, elle conserve sa pleine disponibilité pour poursuivre immédiatement la recherche et la chasse de nouvelles proies ce qui pourrait compenser le déficit précédent. En effet, lors d'un recrutement pour le transport, *et cela pour la durée de la séquence, il existe une division du travail entre fourrageuses, la recruteuse*

étant une tueuse et les recrutées des transporteuses, spécialisation retrouvée dans d'autres espèces voisines comme *E. ruidum* (Schatz et coll., 1996). Ce comportement procure une économie de temps susceptible de compenser la non-participation de la recruteuse à l'effort collectif de transport selon cette fois le modèle « time minimizer » (Schoener, 1971 ; Enders, 1975 ; Griffiths, 1980). La recherche de nourriture est en effet une activité coûteuse en terme énergétique (Nielsen et coll., 1982 ; Lighton et coll., 1987). Comme cela a été montré chez *E. ruidum* (Schatz et coll., 1997) et *E. tuberculatum* (Fresneau et coll., 1982) plus la colonie est grande plus le nombre d'individus qui fourragent est important, l'augmentation des coûts énergétiques étant compensée par l'accroissement des apports. Contrairement à ces espèces dont les colonies présentent un nombre relativement important de fourrageuses (10 à 20 % des effectifs), le nombre réduit de chasseuses-élites des colonies de *G. sulcata* entraîne de faibles dépenses énergétiques liées au fourragement pour la colonie dans son ensemble. Toutefois, pour les chasseuses, leur forte activité conduit à une dépense énergétique individuelle élevée. Cette dépense doit pouvoir être compensée par des comportements de chasse efficaces permettant un apport alimentaire suffisant pour assurer la survie de la colonie. On sait que la « fitness » de la colonie est directement liée au succès du fourragement évalué par exemple par le bilan énergétique net obtenu au cours de la vie des ouvrières (Shilman et Rocas, 2006). Les performances dans le fourragement peuvent être limitées par différents facteurs comme la compétition (Milinski, 1982), le risque de prédation (Milinski et Heller, 1978; Nonacs and Dill, 1990), le risque de dessiccation (Nonacs and Dill, 1990), la taille des fourrageuses (Medan and Josens, 2005) et les caractéristiques de la source alimentaire (Possingham, 1989; Schilman and Rocas, 2003). Par ailleurs, pour une petite colonie, un recrutement important peut augmenter les dépenses énergétiques. Ceci montre donc, dans les colonies comme celles de *G. sulcata*, l'importance du choix de ne recruter qu'à partir d'un certain seuil de poids de proies pour limiter les dépenses énergétiques liées au recrutement. Comme nous l'avons vu dans ce travail, pour les poids de proies intermédiaires, un même poids peut déclencher ou non un recrutement. Dans ce cas, le fait de choisir de recruter un nombre relativement important de transporteuses pour une proie qui peut être facilement et rapidement transportée solitairement jusqu'au nid entraîne une dépense énergétique inutile. Il existe deux façons de mesurer les dépenses énergétiques: le taux de gain énergétique (gain énergétique net par unité de temps) et l'efficacité énergétique (gain énergétique net par unité d'énergie) (Krebs, 1981). Le transport collectif, dans ce cas,

limite l'efficacité énergétique par individu et le taux de gain énergétique dû à la non participation au transport est très réduit par rapport à un transport solitaire rapide. On voit ainsi l'avantage énergétique que les fourrageuses de *G. sulcata* tirent, lorsque que la colonie est soumise à un jeûne, d'un transport solitaire de proies de poids plus importants. De plus, l'accroissement de la motivation induit une diminution du temps manipulation de la proie ce qui entraîne un moindre coût énergétique en terme de temps passé à capturer une proie. En conclusion, l'augmentation de la motivation permet de limiter les coûts énergétiques liés au

Motivation individuelle colonie-dépendante et autonomie décisionnelle.

Les choix comportementaux des fourrageuses élites de *G. sulcata* sont, comme chez la plupart des insectes sociaux, essentiellement dépendants du niveau énergétique de la colonie dans son ensemble. Toutefois cette dépendance n'est pas absolue puisque les fourrageuses hyperspécialisées possèdent une certaine autonomie de décision qui peut entraîner des choix stratégiques indépendants du niveau nutritionnel de la colonie. Cette autonomie comportementale relative lors des stratégies de prédation témoigne de capacités cognitives importantes. Dans ce cadre, la capacité à utiliser l'expérience individuelle participe de la sophistication des comportements et des stratégies de prédation. Ceci a été particulièrement observé chez l'Ectatomminae *E. ruidum* mais également chez d'autres espèces de fourmis où le comportement prédateur est fonction de l'intégration d'un nombre important de paramètres dépendant des caractéristiques propres de la fourrageuse mais aussi de la présence ou non d'autres membres de la colonie susceptibles d'intervenir au cours de la séquence prédatrice (Holling, 1966 ; Curio, 1976 ; Oster et Wilson, 1978 ; Eveleigh et Chant, 1981 ; Dejean, 1982 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Lachaud et coll., 1994 ; Schatz et coll., 1996). Les fourrageuses élites de *G. sulcata* sont capables elles aussi d'apprentissages et intègrent ainsi plusieurs paramètres issus des différentes modalités sensorielles (tactile, olfactive, gustative, visuelle) qui servent à la prise de décision comportementale. Les différents paramètres comme la disponibilité, la qualité et l'emplacement d'une source alimentaire, lorsqu'ils sont intégrés par l'animal, permettent d'accélérer la prise de décision et d'augmenter l'efficacité du fourragement. Ainsi l'espèce ponéromorphe *Pachycondyla apicalis*, présente un fourragement solitaire où chaque chasseuse possède une zone individuelle de chasse. Les fourrageuses ne se basent pas sur une

communication chimique mais utiliseraient plutôt des informations visuelles de l'environnement pour se repérer et retrouver l'emplacement d'un site alimentaire plus riche. D'autres espèces de fourmi comme *Cataglyphis cursor* (Wehner, 1985 ; Chameron et coll., 1998) ou *Gigantiops destructor* (Chagné et Beugnon, 2001 ; Macquart et coll., 2006) fourragent de manière solitaire et utilisent également leurs capacités cognitives sur la base d'apprentissages visuo-moteurs complexes pour mieux se repérer dans l'espace et ramener au nid la nourriture récoltée de manière plus sûre.

D'autres espèces marquent chimiquement localement leur environnement définissant le territoire autour du nid (ou «home range») qui est donc plus facilement repérable et permet entre autre d'optimiser leur orientation (Fourcassié, 1986; Cammaerts et Cammaerts, 1987 ; Fourcassié et Beugnon, 1988 ; Wehner, 1992).

Lors de la chasse de petites proies nombreuses par les fourrageuses de *G. sulcata*, les temps de trajet sont réduits au maximum après perception de la présence d'autres proies disponibles indiquant là encore l'importance de l'expérience individuelle dans la modulation de la motivation (suivant le modèle «time minimizer»). Nos résultats montrent qu'il existe deux types différents de stratégie d'adaptation visant à optimiser l'efficacité du fourragement en fonction des proies rencontrées : soit en cas de proies volumineuses, une augmentation des poids de proies ramenées solitairement à chaque sortie soit en cas de proies petites et nombreuses une augmentation du nombre de sorties par une réduction des temps de trajet entre deux captures.

La stratégie de transport de la proie résultant d'une prise de décision individuelle apparaît influencée par la motivation induite notamment par le jeûne mais aussi par l'expérience individuelle acquise, l'impact de la motivation étant perceptible bien après l'arrêt du stimulus initial. Les différences de motivation individuelle sont dues à des variations soit du niveau nutritionnel de la colonie, soit de l'expérience individuelle, soit des deux. L'expérience individuelle permet d'utiliser au mieux l'augmentation de la motivation à chasser et à transporter solitairement des proies lourdes. Elle augmente ainsi l'efficacité du fourragement lors de la rencontre avec de nouvelles proies lourdes et assure un meilleur apport alimentaire à chaque sortie. Le maintien d'un niveau important de motivation même si les conditions alimentaires normales sont rétablies permettrait peut-être à la colonie d'anticiper toute éventuelle nouvelle diminution dans la disponibilité en proies. Ainsi, le niveau nutritionnel influe directement sur la motivation individuelle à chasser qui est elle-même modulée ou maintenue dans le

temps grâce à l'expérience individuelle. Il existe d'autres cas dans lesquels les modifications du niveau de performance pour une tâche donnée persistent après la disparition des conditions ayant entraîné ces modifications y compris pour ce qui est des phénomènes de régulation sociale. Ainsi, Lachaud et Fresneau (1987) ont observé, après avoir réalisé une sociotomie dans une colonie de *Pachycondyla apicalis*, une réorganisation des tâches assurées par les individus restant : certains individus augmentent leur activité de soins aux larves et d'autres qui ne participaient pas jusque là aux soins au couvain s'y consacrent désormais. Ces modifications de comportements se maintiennent dans le temps y compris quand les effectifs des colonies sont rétablis. On peut en déduire que la motivation des individus à effectuer ces tâches reste élevée malgré la disparition du stimulus initial. Toutefois, chez les insectes sociaux, ces adaptations ne sont pas exclusivement liées à la motivation et/ou à l'expérience individuelle mais sont également fonction de multiples autres facteurs. Ces facteurs peuvent être internes, comme les prédispositions génétiques ou la morphologie des fourrageuses, ou externes, comme la proximité d'une source de stimulation ou l'inhibition exercée par d'autres individus, par exemple entre majors et minors chez *Pheidole*. La présence des minors inhibe l'activité des majors pour certaines tâches telles que les soins au couvain, les seuils de réponse à des stimuli émanant des larves étant plus faibles chez les minors. Seule une diminution du nombre des minors entraîne un certain taux de réalisation de ces soins par les majors (Wilson 1984, 1985). *Donc l'autonomie de décision d'une fourrageuse élite de G. sulcata est relative considérant le caractère eusocial d'une colonie de fourmi mais ses choix modulés par la motivation individuelle permettent d'augmenter l'efficacité de l'ensemble de la colonie et augmenter les chances de survie de celle-ci.*

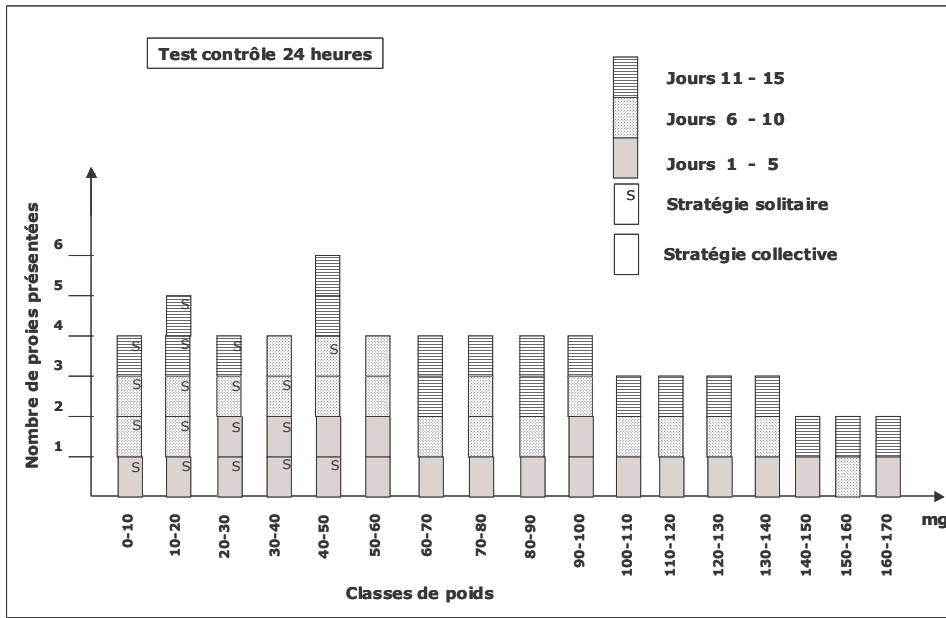
Perspectives

L'ensemble des caractéristiques comportementales et cognitives des fourrageuses élites des colonies de *G. sulcata*, observées en laboratoire, montre à quel point les décisions stratégiques prises par ces individus sont importantes pour le maintien d'un apport alimentaire suffisant, nécessaire à la survie de la colonie. Ces caractéristiques sont probablement encore plus décisives pour assurer la survie de l'espèce en conditions naturelles. En effet, la région d'où sont originaires les colonies utilisées dans ce travail est une région tropicale dans laquelle les contraintes abiotiques (précipitations

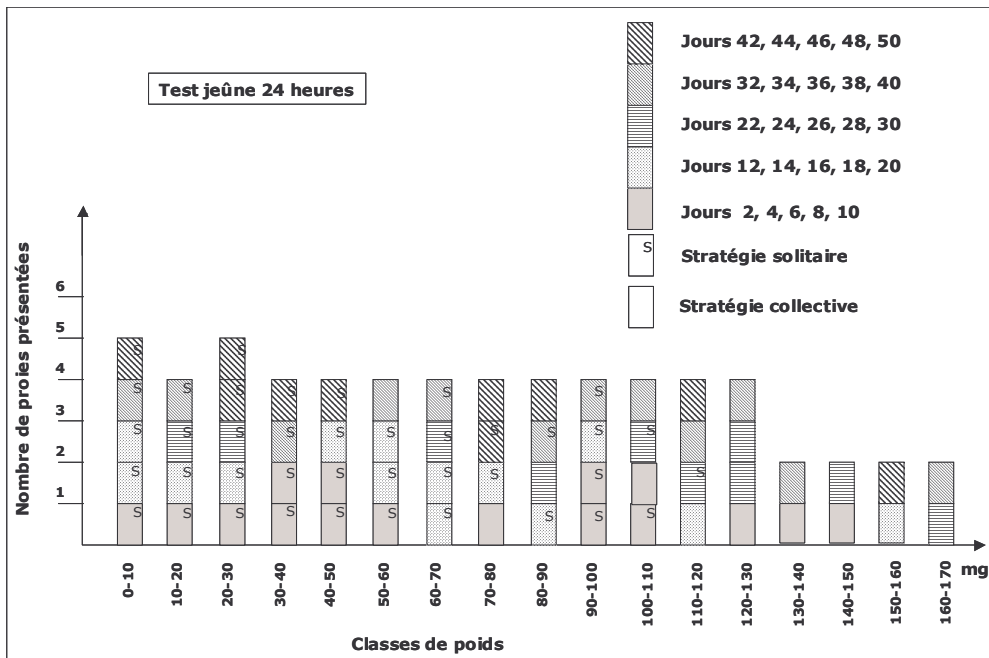
importantes, chaleur et humidité élevées) (Lachaud, 1990 ; Lachaud et coll., 1996) sont particulièrement fortes et pourraient entraîner des variations dans la réalisation de certains comportements plus risqués sur le terrain qu'en laboratoire. Il serait donc tout à fait pertinent de confronter ces données expérimentales à la réalité de terrain pour déterminer si la flexibilité dont témoignent les fourrageuses élitaires est retrouvée dans un environnement naturel.

Ce travail a mis en évidence que *G. sulcata* réalisait des ébauches de comportements collectifs dont la complexité se rapproche de celle retrouvée chez des espèces voisines et notamment chez celles qui sont plus évoluées. Brady et collaborateurs (2006) proposent, sur la base d'une phylogénèse moléculaire, une classification dans laquelle les Ectomminae, dont fait partie le genre *Gnamptogenys*, ne seraient plus regroupées parmi les Ponéroïdes mais dans le clade des Formicoïdes qui regroupe des sous-familles plus évoluées comme les Myrmicinae, les Formicinae, les Dorylinae et les Ecitoninae. Même si on ne peut pas faire de relation directe entre l'évolution des espèces au niveau moléculaire et leur évolution au niveau comportemental, l'analyse comparative de ces comportements collectifs dans différentes espèces de la sous famille des Ectatomminae nous permettrait tout de même de mieux comprendre comment les comportements collectifs évoluent d'une espèce à l'autre et quelles sont leurs valeurs adaptatives respectives.

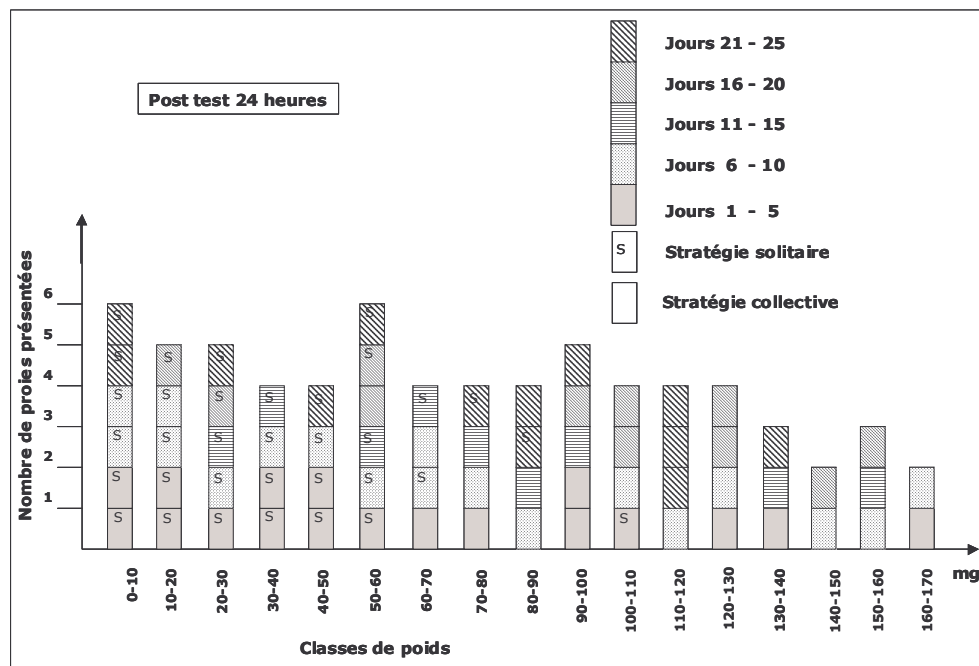
ANNEXE



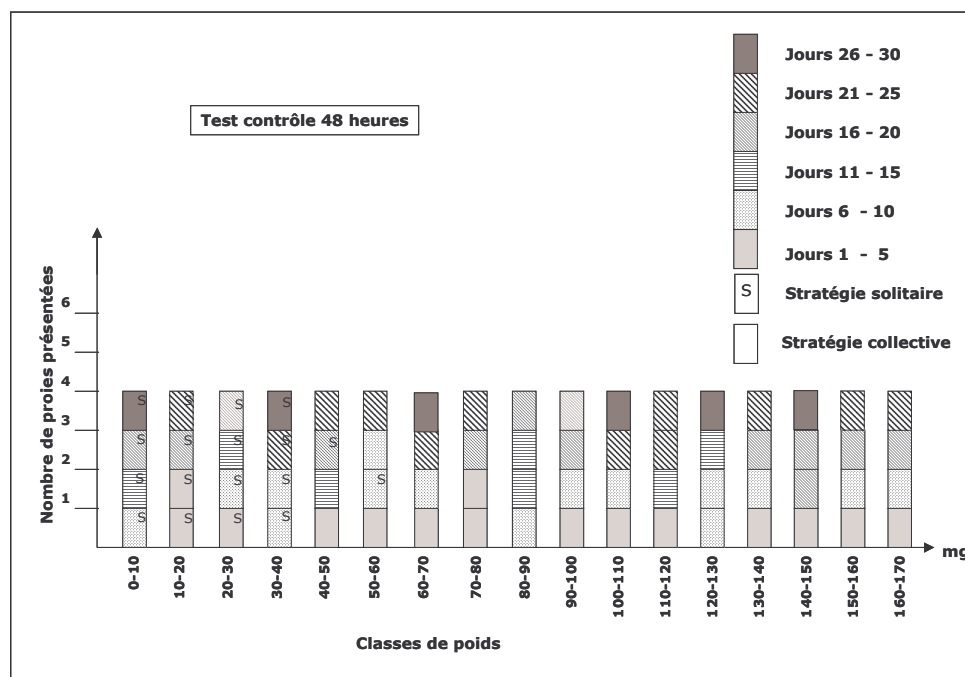
Répartition chronologique de la présentation des proies dans différentes classes de proies de 10 milligrammes lors du test de contrôle des conditions de base.



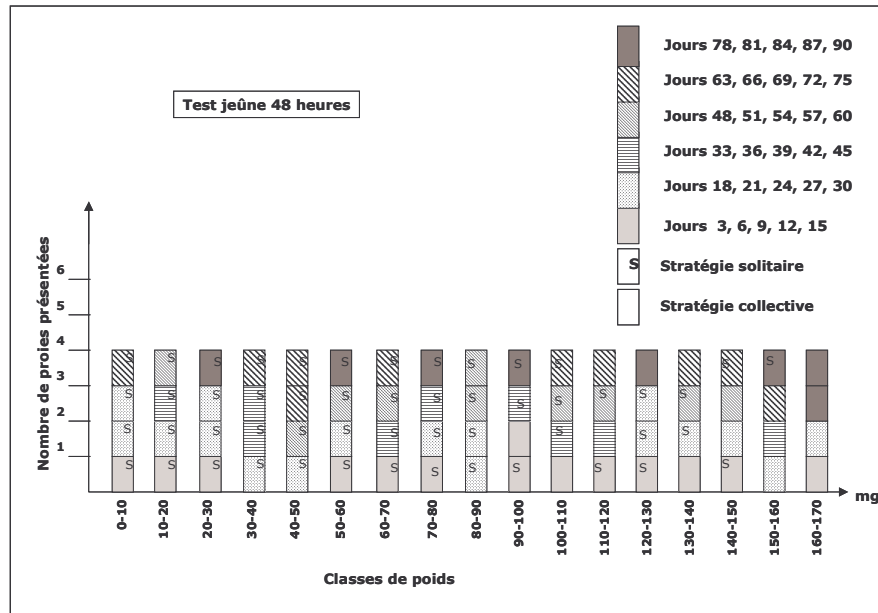
Répartition chronologique de la présentation des proies dans différentes classes de proies de 10 milligrammes lors du test de l'effet d'un jeûne de 24 heures.



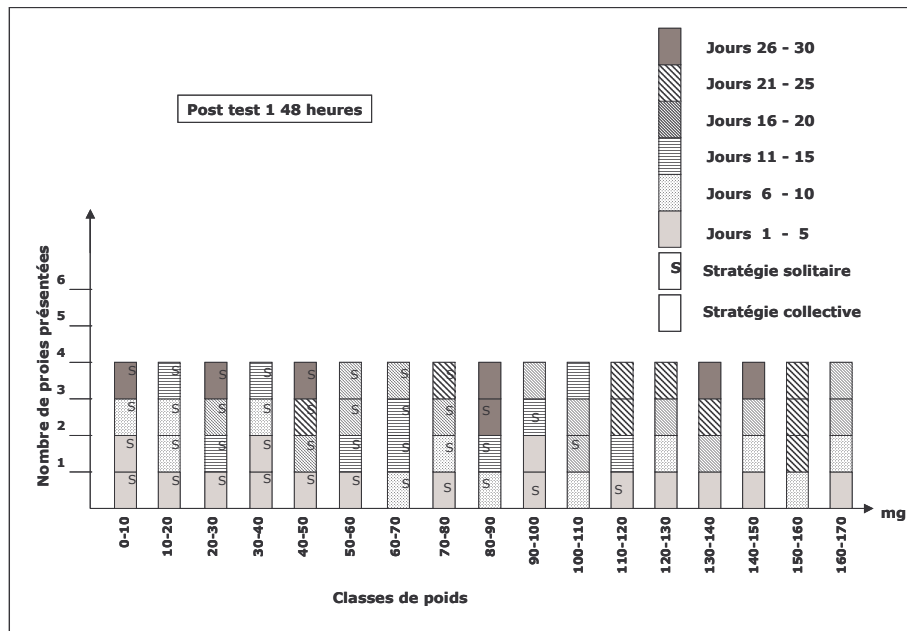
Répartition chronologique de la présentation des proies dans différentes classes de proies de 10 milligrammes lors du post test.



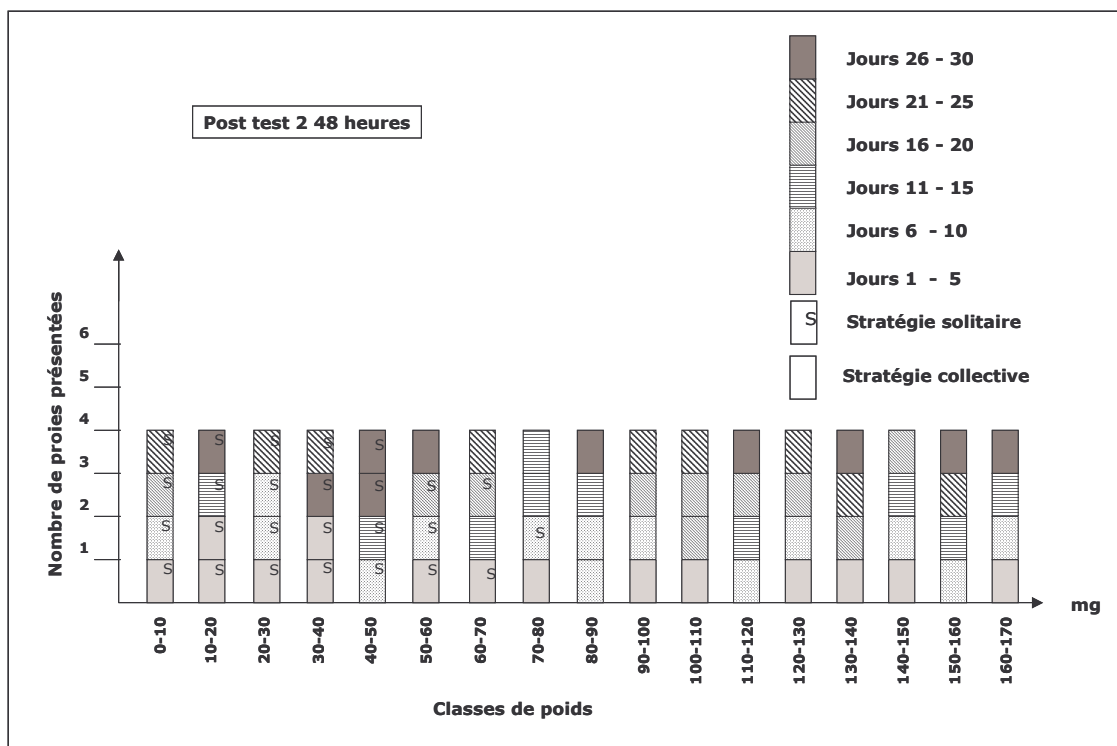
Répartition chronologique de la présentation des proies pour différentes classes de proies de 10 milligrammes lors du test contrôle des conditions de base.



Répartition chronologique de la présentation des proies dans différentes classes de proies de 10 milligrammes lors du test de l'effet d'un jeûne de 48 heures.



Répartition chronologique de la présentation des proies dans différentes classes de proies de 10 milligrammes lors du premier post test.



Répartition chronologique de la présentation des proies dans différentes classes de proies de 10 milligrammes lors du deuxième post test.

Research article

Prey weight and overwhelming difficulty impact the choice of retrieval strategy in the Neotropical ant *Gnamptogenys sulcata* (F. Smith)

S. Daly-Schveitzer¹, G. Beugnon¹ and J.-P. Lachaud^{1,2,*}

¹ Centre de Recherches sur la Cognition Animale (UMR 5169), CNRS – Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex 09, France, e-mail address: lachaud@cict.fr

² El Colegio de la Frontera Sur, Depto. Entomología Tropical, Apdo Postal 36, Tapachula 30700, Chiapas, Mexico

Received 5 February 2007; revised 25 May 2007; accepted 15 June 2007

Abstract. By regulating both the choice between solitary or collective retrieval and the level of nestmate investment for heavy prey transport, individual hunters of the ant *Gnamptogenys sulcata* are able to increase the foraging efficiency of the whole society, despite the extremely small size of this elite group (1–4 hunters per colony). Their predatory behavior changes according to the static (weight, size, shape) and dynamic (mobility, escape behaviors) characteristics of the prey. The behavioral sequences resemble those of other poneromorph ants, but palpation after the approach phase is absent, probably because of the swiftness of the attack. Hunting is always performed by solitary workers but, independently of prey type and mobility, small, light prey trigger solitary retrieval whereas large, heavy prey trigger collective retrieval. For intermediate prey weights (8.5 to 21 times the hunter's weight), some variability in the strategy choice is encountered. Both static and dynamic factors are involved in assessing the difficulty of handling living prey as shown by the number of stings delivered by the hunter for prey immobilization. However, the lack of any stinging against already dead prey indicates that these factors must be uncoupled when selecting retrieval strategies. Prey weight has a major role in this choice. For a given prey size always triggering solitary retrieval, a two-fold increase in prey weight is sufficient to trigger collective transport. Conversely, for a given prey size always triggering collective retrieval, a decrease in prey weight can trigger solitary transport. Moreover, presenting hunters with prey of “infinite” weight triggers several waves of recruitment, so that the number of recruited workers compensates for the “apparent” prey weight.

Despite the inability to finely match the number of recruits to the weight of retrieved prey, recruitment strategies adopted by *G. sulcata* may reflect an evolutionary primitive step towards the finely graded recruitment behavior observed in closely related poneromorph species.

Keywords: Predatory behavior, graded recruitment, prey weight effect, decision-making, Ectatomminae.

Introduction

Foraging is a crucial activity underlying individual and collective survival in both solitary and social animals. Food search and related feeding behaviors constitute a great part of the animal time budgets and energy expenditures. In social vertebrates (Curio, 1976; Alcock, 1993) and social insects (Oster and Wilson, 1978; Schmid-Hempel, 1991), cooperative prey overwhelming enhances foraging efficiency, at the colony level, by reducing the total energy costs and decreasing individual predation risks.

In social insects, efficient foraging relies on information exchange at the nest allowing task partitioning and tracking of varying resources. Complex behavior related to foraging may emerge from interactions among individuals that exhibit simple behaviors. In such self-organized systems, there is no need to invoke individual complexity (Bonabeau et al., 1997; Sumpter and Pratt, 2003). By contrast, individual learning and memory abilities are involved particularly in those species that do not rely on chemical communication and in small-colony species, for which foraging is an individual rather

* Corresponding author.

than a collective process. Even pheromone trail foraging ants with large, mature colonies, such as *Monomorium pharaonis* (Beekman et al., 2001), require a minimum colony size to function efficiently. In large-colony species, moment-to-moment decisions by a worker on which task to perform, and whether to perform it actively or not, depend on interactions with other workers (Gordon, 2002). In contrast, foraging in small-colony species depends on just a few individuals that do not rely on such interactions, since each ant has few nestmates that it can meet. In such a situation, we may ask to what degree does the behavior of individual workers impact on the adaptive capacity of the colony and its survival?

In the course of evolution, social insects have developed foraging strategies determined both by individual qualities (size, strength, energetic reserves, degree of behavioral specialization or elitism) and collective colonial characteristics (colony size, social structure and proportion of foragers), as well as by characteristics of the alimentary items exploited such as size, weight, quality, abundance and accessibility (Traniello, 1989; Schmid-Hempel, 1991). Foraging often relies primarily on a series of innate strategies that result in spontaneous food source preferences, and behavioral predispositions that guide search behavior (Fourcassié and Traniello, 1994). Nevertheless, particular aspects of individual physiological state or environmental cues can modify the expression of the behavior and various species show some degree of flexibility at colony or individual level. In ants, such flexibility is reflected by the fact that workers are able to use different foraging strategies, ranging from individual search without apparent cohesion to collective search with group raiding or mass recruitment, according to the quantity (Bernstein, 1975; Mercier and Lenoir, 1999; Johnson et al., 2003), the quality (Hölldobler and Traniello, 1980; Crawford and Rissing, 1983), or the risk (Dejean, 1988; Dejean et al., 1993) associated with a particular food item. In the African ponerine ant *Pachycondyla analis*, for example, colonies can use solitary or group foraging (Lévieux, 1966; Longhurst and Howse, 1979) according to the distribution and availability of prey items, whereas in the European seed-harvesting ant, *Messor barbarus*, it is the general shape of the trail that changes: colonies form shorter but more ramified trails when seeds are locally abundant (López et al., 1993).

Almost all poneromorph ant species are highly predacious and various species from different subfamilies can switch from solitary to collective foraging, in which workers cooperate for retrieval of large or numerous prey (for a review, see Peeters and Crewe, 1987). Two species, the paraponerine *Paraponera clavata* (Breed et al., 1987) and the ectatommine *Ectatomma ruidum* (Schatz et al., 1997), can even perform finely graded recruitment. Colonies of *E. ruidum* are thus able to adopt one of three different foraging strategies, according to prey weight: individual or solitary hunting, cooperative hunting, and group hunting with recruitment, allowing a close

match between the number of workers involved in prey retrieval and the size and weight of the prey (Pratt, 1989; Bestmann et al., 1995; Schatz et al., 1997). A similar case, where the number of recruited nestmates is proportional to the size of the prey, has recently been found in the amblyoponine *Amblyopone reclinata* (Billen et al., 2006) but a detailed report of these results has not been published yet. In species of the ectatommine genus *Gnamptogenys*, nestmate recruitment in response to large prey or dense clusters of prey has been observed in *G. horni* (Pratt, 1994), *G. menadensis* (Gobin et al., 1998; Johnson et al., 2003), *G. striatula* (Blatrix et al., 2002) and *G. moelleri* (Cogni and Oliveira, 2004a, b), but graded recruitment has not been reported. However, during recruitment in *G. moelleri*, the number of workers carrying a heavy prey item was observed to be positively correlated with its weight, clearly suggesting that a primitive form of graded recruitment might exist in the genus *Gnamptogenys* (Cogni and Oliveira, 2004a).

Gnamptogenys sulcata (F. Smith) is common in cocoa and coffee plantations of southern Mexico. Like many other poneromorph species, colony sizes are generally small, with less than 120 adults per colony on average (Lachaud et al., 2005). Workers are monomorphic (size: 5–6 mm; live weight: 2.2–2.8 mg), and, as other species of the *sulcata* complex (Lattke, 1990), are believed to be solitary foragers that prey on a wide range of small arthropods like aridid bugs, small coleopterans like the scoliid *Hypothenemus hampei*, and other ant species (Longino, 1998; Daly-Schveitzer et al., 2001; Vélez et al., 2003). Such solitary foraging would be in agreement with the extremely reduced number of individuals, only 1–4 hunters per colony, that are highly specialized in hunting activities and regularly participate in foraging (Lachaud et al., 2005). This behavioral trait characterizing *G. sulcata* colonies, makes the involvement of several nestmates in collective foraging unlikely in natural conditions. However, field and laboratory observations have indicated that small prey are transported individually whereas large items are transported collectively (Daly-Schveitzer et al., 2001), suggesting the existence of a recruitment mechanism as already shown in various other poneromorph ants (Schatz et al., 1997; Billen et al., 2006).

In the present laboratory study, we examined the predatory behavior and retrieval strategies of *G. sulcata* workers presented with prey of varying size and weight. Experiments were designed to dissociate the contributions of prey size and weight on the choice of retrieval strategies, and to determine the extent to which predatory behavior is flexible in this species. In particular we tested whether predatory sequences of *G. sulcata* workers change according to the shape, size or weight characteristics of two different living prey items, and how a change in the weight of a prey of a given size, or its mobility, might affect the hunter predatory behavior.

Materials and methods

Five queenright colonies of *G. sulcata* were collected from coffee plantations located near the town of Tapachula, Chiapas State, in southern Mexico. All five colonies (numbered 1–5) had a single queen and numerous brood (pupae, larvae and eggs). These colonies contained 90, 70, 65, 60 and 80 workers, respectively. Each colony was set in a plaster nest placed in a plastic box (30 x 45 cm) used as a foraging arena, and reared at constant temperature ($25 \pm 1^\circ\text{C}$) and humidity ($65 \pm 5\%$) with an alternating 12 hours light/dark photoperiods (light beginning at 0800 hours). Ants had access to a permanent supply of water, and to two types of live prey, *Gryllus assimilis* nymphs and *Tenebrio molitor* larvae, that differed in shape and mobility.

In all experiments, the maximum prey live weight given during each test day was set in order to avoid differences in the satiation state of the colony between the different test days. This maximum weight depended on the number of workers and larvae present in the colony at the time of the test (1 ± 0.1 mg of prey was supplied for each ant worker and each medium or large larva). The size and weight of the foragers, 5–6 mm and 2.2–2.8 mg, was roughly equivalent to the lower values of prey size and weight supplied.

Ants had permanent access to the foraging arena but, as *G. sulcata* activity is mainly diurnal (unpublished data), all tests were performed between 0900 and 1300 hours. Each prey item was individually placed at the centre of the foraging arena, 10 cm away from the nest entrance. Recording started at the moment of prey release. All observations were visual, aided with a magnifying glass. The predatory sequences were not limited in time. Three experiments were conducted but, due to time constraints, they could not be repeated on different colonies. However, a control was performed on two colonies (see below the third experiment) to verify that hunters from different colonies followed the same behavioral patterns and that the among colony variability was weak enough so that we could consider that our experiments were not biased.

Characterization of the hunting strategies used by G. sulcata hunters according to the shape and the weight/size of the prey

To test whether predatory sequences of *G. sulcata* workers changed according to the shape, size or weight characteristics of living prey items, colony 1 was presented with *G. assimilis* nymphs of varying weights and sizes, whereas colony 2 was presented with *T. molitor* larvae. From the first day of experimentation, varying numbers of prey, belonging to different weight and size classes, were introduced individually each day so that the total daily amount remained unchanged for a given colony. For example, a colony daily supplied with a total weight of prey of 160 mg, could be offered “one 20 mg larva + one 140 mg larva” on a given day, and “one 10 mg larva + one 20 mg larva + one 50 mg larva + one 80 mg larva” on the next day. These prey constituted the only protein supply for the ant colonies and no starvation occurred.

For each type of prey, 64 replicates, consisting of complete predatory sequences initiating when a specialized hunter, marked with a paint spot, contacted the prey and ending when the prey was abandoned or retrieved to the nest, were recorded. Each individual behavior was noted and the number of stinging behaviors, their localization on the prey body and the time before prey transport, or attempted transport, were recorded. Observations were sorted *a posteriori*, according to the strategy employed by the ants towards prey of different weights and sizes.

Discrimination between weight and size

This set of experiments aimed to determine if a change in the actual or “apparent” weight of a prey of a given size elicited a change in the ants’ predatory strategy.

Effect of an ‘infinitely’ heavy prey. When pinned to the ground, every kind of prey can be considered as “infinitely” heavy for a scout ant. If the ant can exhibit recruitment behavior, such a prey item is likely to trigger a maximal response (Schatz et al., 1997). As a control, ants from colony 2 were presented on 20 occasions with a *T. molitor* larva whose size/weight was expected to elicit a solitary predatory strategy as determined in the first series of experiments. However, the larva was now pinned to a sponge between its caudal region and the middle part of its body without damaging the ventral nervous chain. Such prey could not be moved by the scout but was still alive and jerking.

Effect of a small solitary transportable prey of variable weight. We studied whether variation of the weight of larvae belonging to a given size category (16 mm), that were normally transported by individual retrieval as determined in the first series of experiments, affected the ants’ predatory strategy. Three kinds of treatments were applied to colony 3. For each group, 30 replicates were performed. In the first group (‘small control’), untreated *T. molitor* larvae were used. In the second group (‘lead’), a small amount of wax was applied to the central dorsal area of *T. molitor* larvae and used to attach a 30 mg lead pellet. In the third group (‘wax’), wax was also applied dorsally to *T. molitor* larvae but without a lead pellet. The mean ($\pm$ SE) weight of untreated, waxed or leaded larvae was 30.0 ± 0 mg, 30.3 ± 0.1 mg, or 60.3 ± 0.1 mg, respectively.

Effect of a large collectively transportable prey of variable weight. We studied whether variation of the weight of larvae belonging to a given size category (21 mm), that were normally transported by collective retrieval as determined in the first series of experiments, affected the ants’ predatory strategy. Two kinds of treatments were applied to colony 5. For each group, 20 replicates were performed. In the first group (‘large control’), pseudo-treated *T. molitor* larvae were used. In the central dorsal area of the larvae, the cuticle was punched with a needle but no haemolymph was punctured and the wound was plugged with a small amount of wax. In the second group (‘punctured’), *T. molitor* larvae received the same treatment as previously but about 30 mg of haemolymph was punctured. The mean ($\pm$ SE) weight of pseudo-treated, or treated larvae was 60.2 ± 0.4 mg, or 30.3 ± 0.5 mg, respectively.

Impact of prey mobility on predatory behavior

Movement of living prey might influence ant predatory responses. We recorded the foraging behavior of ants presented with recently killed prey. *Gryllus assimilis* nymphs, previously frozen for 10 min, were used since they resisted freezing better than *T. molitor* mealworms.

Sixty replicates were performed with ants from colony 4. In order to verify that these ants followed the same behavioral patterns as ants from colony 1 used in the first experiment, and did not differ in the prey weight/size limits triggering each predatory strategy, they were also presented with 60 living, unrestrained *G. assimilis* nymphs.

Results

Characterization of the hunting strategies used by G. sulcata hunters according to the shape and the weight/size of the prey

Foraging ants that discovered a prey item engage in a retrieval phase that may, or may not, involve other individuals of the colony. To analyze the basis of this choice, we examined prey weight and size, focusing mainly on weight rather than size for practical reasons that reflect the wide range of weight distribution of prey in nature: prey weight and size were significantly

correlated logarithmically for both *G. assimilis* and *T. molitor* ($r^2_{Gryllus} = 0.92$ and $r^2_{Tenebrio} = 0.94$, $p \leq 0.01$ in both cases).

In all the observed sequences, only one elite hunter was involved in prey hunting and in the recruitment of nestmates when it occurred. Regardless of the type of prey provided (Fig. 1), small, light prey, that weighed less than 8.5 times the weight of an individual hunter, were always retrieved by individual hunters, whereas large, heavy prey, that weighed more than 21 times the weight of an individual hunter, always elicited a collective retrieval effort. Prey of intermediate weight/size could be equally retrieved using the solitary or the collective strategy (Fig. 1). However, the choice of strategy was associated with significantly different average weights for both kinds of prey: the mean weight of prey retrieved individually (17.0 ± 7.3 mg for crickets, 22.5 ± 12.0 mg for tenebrionids) was significantly lighter than that of prey retrieved collectively (60.8 ± 34.3 mg and 75.6 ± 29.3 mg, respectively) (Mann-Whitney U test: $U_{Gryllus} = 11.5$, $z = -6.72$, $p < 0.0001$; $U_{Tenebrio} = 9$, $z = -6.75$, $p < 0.0001$) (Fig. 1). As regards prey size, similar results were obtained: the mean size of prey retrieved individually (6.0 ± 1.1 mm for crickets, 14.3 ± 3.0 mm for tenebrionids) was significantly smaller than that of prey retrieved collectively (10.2 ± 2.6 mm and 21.3 ± 2.4 mm, respectively) (Mann-Whitney U test: $U_{Gryllus} = 26.5$, $z = -6.5$, $p < 0.0001$; $U_{Tenebrio} = 25.5$, $z = -6.5$, $p < 0.0001$).

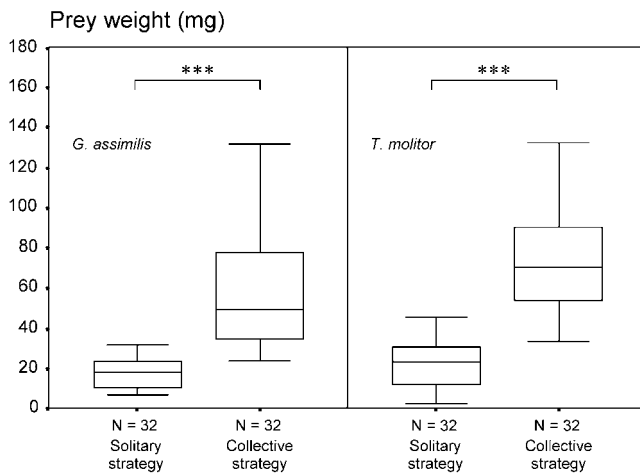


Figure 1. Prey weight distribution according to the predatory strategy used by *G. sulcata* workers when presented with *Gryllus assimilis* nymphs or *Tenebrio molitor* larvae. Whisker box representation with median weight of the items offered as prey (middle bar) and 20%-80% range values (extremities of the whisker box); bars indicate the 10%-90% range values. Some overlap exists at the division between adjacent categories of prey weights: two pieces of prey with the same weight can trigger two different predatory responses. ***: $p < 0.0001$.

Interestingly, weight ranges associated with the individual or collective strategy differed according to the kind of prey (Fig. 1). On average, the mean weight of individually retrieved *T. molitor* larvae was slightly, but

significantly, heavier than observed for *G. assimilis* nymphs (Mann-Whitney test: $U = 362$, $z = -2.02$, $p < 0.05$). Similarly, ants collectively transported *T. molitor* larvae that were heavier (> 16 to 21 times the weight of an individual hunter) than *G. assimilis* nymphs that triggered the same retrieval strategy (> 10 to 13 times the weight of an individual hunter) (Mann-Whitney test: $U = 321$, $z = -2.57$, $p < 0.02$). As a consequence, the range of intermediate prey weights that resulted in varied choice of retrieval strategy was clearly reduced for *G. assimilis* relative to *T. molitor* (Fig. 1).

The two predatory behavioral sequences can be described as follows:

Solitary strategy. Hunting was initiated with a behavioral phase in which the ant searched, detected and localized the prey. When the prey was detected, the hunter usually opened its mandibles and oriented its antennae towards it. Precise localization occurred at shorter ranges (1 cm) by means of cues likely produced by the prey, e.g. movement, odor. No antennal palpation followed the approach since the hunter rushed towards its prey just after mandible opening. On contacting the prey, a second phase began which consisted of repeated seizures and handlings, with the predator stinging its prey until it was immobilized. During this phase, hunters desisted in their pursuit both for *G. assimilis* nymphs and *T. molitor* larvae in only a small proportion of cases (6.3%). For the large majority of cases where the attack was maintained, repeated stinging was nearly twice as frequent against small mealworms than against small crickets (59.4% vs. 34.4% of the sequences, respectively). Stinging occurred indistinctly on any part of the body of *G. assimilis* nymphs. By contrast, for *T. molitor* stinging was specifically oriented to the extremities of the body, with 63.0% of all stinging acts ($n = 54$) directed at the cephalic region while the middle and posterior regions received only 11.1% and 25.9% of the stinging acts, respectively. Such a spatial distribution of stinging events, which over-represents the cephalic region compared with the trunk and the caudal region, diverges markedly from random ($\chi^2 = 23.11$, d.f. = 2, $p \leq 0.0001$). Once immobilized, the prey was carried to the nest by the scout ant. For both kinds of small prey, the solitary strategy resulted in 93.8% of successful prey retrieval.

Collective strategy. Whatever the prey, the collective strategy followed the same initial phases as the individual strategy, but repeated stinging occurred in most cases (90.6% for *G. assimilis*, 84.4% for *T. molitor*). As for the solitary strategy, stinging of the mealworms was mainly aimed at the cephalic region (65.3%, $n = 101$ stinging acts) while the trunk and the caudal region received 2.0% and 32.7% of the stinging acts, respectively. Such a distribution diverged significantly from random ($\chi^2 = 60.85$, d.f. = 2, $p \leq 0.0001$). In the case of *G. assimilis*, stinging was also specifically oriented, or reoriented, towards the cephalic region of the prey (90.7% of the

Table 1. Spearman correlations between prey weight or prey size and different foraging variables involved in the individual and collective retrieval strategies performed by *G. sulcata*.

		Number of analyzed sequences	Weight	Size
Solitary strategy	Number of stinging acts: 1.8 ± 0.8	N = 30	$\rho = 0.51 \text{ } p \leq 0.01$	$\rho = 0.51 \text{ } p \leq 0.01$
	Latency before transport (s): 849.9 ± 121.2	N = 30	$\rho = 0.61 \text{ } p \leq 0.01$	$\rho = 0.58 \text{ } p \leq 0.01$
Collective strategy	Number of stinging acts: 3.7 ± 1.1	N = 27	$\rho = 0.25 \text{ NS}$	$\rho = 0.44 \text{ } p \leq 0.05$
	Latency before transport attempt (s): 2133.4 ± 304.3	N = 27	$\rho = 0.44 \text{ } p \leq 0.05$	$\rho = 0.39 \text{ NS}$
	Number of recruited workers: 15.2 ± 8.1	N = 27	$\rho = 0.23 \text{ NS}$	$\rho = 0.29 \text{ NS}$
	Number of retrieving workers: 9.4 ± 3.7	N = 27	$\rho = -0.39 \text{ NS}$	$\rho = 0.30 \text{ NS}$

cases). During this solitary phase of prey handling and stinging, various predators ceased their attack (9.4 % for *G. assimilis*, 15.6 % for *T. molitor*) and the prey were given up. More often, though, a recruitment phase was undertaken where the scout ant left the venom-immobilized prey and returned to the nest. As reported in *Gnamptogenys horni* (Pratt, 1994) and *G. moelleri* (Cogni and Oliveira, 2004b), a chemical trail-laying was performed by the scout, by repeatedly contacting the ground with the tip of its abdomen. The arrival of the scout at the nest entrance released a clear excitation among its nestmates that increased their locomotory activity and exhibited numerous antennations. A short time later, the scout retraced its path to the prey while remarking the odor trail. In the mean time, several nestmates always recruited in a single wave began to follow the chemical trail up to the prey, but independently from any direct visual or physical contact with the scout that always arrived at the prey well ahead of any recruited worker. Once the recruited ants had found the prey and had begun to move it, the scout initiated a new search for new prey without participating itself in the retrieval of the heavy prey (55 of 56 sequences triggering recruitment). All the recruited workers who could localize the prey participated in its retrieval, but took it in turns. As the size of the prey restricted in a physical way the number of workers who could participate at the same time in its transport, a rotation occurred between the transporters: as soon as a transporter moved away from the prey, another one, which was waiting near, seized it and contributed to its retrieval. Additional observations involving heavy prey supplied at 20 cm from the nest entrance also elicited a recruitment so indicating that prey odor is unlikely to trigger the exit of the workers by its own. Moreover, all the exits of the recruits were grouped in a single wave, and not progressive, what would have been the case if the exits had occurred as the workers perceived prey smell. Taken together, the collective strategy resulted in successful prey retrieval in 90.6 % of cases for *G. assimilis* nymphs and in 84.4 % for *T. molitor* larvae. The recruiting efficiency (number of prey-carrying ants / number recruited at the nest) was less than 100 % since some recruited ants failed to localize the prey and thus did not participate in its retrieval. For *T. molitor* larvae, 15.2 ± 8.1 workers (mean $\pm$ SE; n = 27 sequences) were recruited but only 9.4 ± 3.7 workers actually participated in prey retrieval, for an average recruiting efficiency of 61.8 %.

Similar values were obtained with *G. assimilis* nymphs: 14.1 ± 7.1 workers (n = 29 sequences) were recruited but only 8.9 ± 3.2 individuals actually participated in prey retrieval corresponding to a recruiting efficiency of 63.1 %.

Aside from the recruitment phase, some other differences were observed according to the type of predatory strategy used. The amount of stinging required to immobilize a prey associated with the collective strategy was significantly higher than for a prey retrieved by a solitary hunter (Table 1 and see Table 2 for statistical comparisons). Such a result could appear trivial but, as shown on different predatory wasps (Budriené and Budrys, 2005), heavier prey do not necessarily trigger more stings from predators. In the case of heavy *T. molitor* larvae that elicited collective rather than solitary transport, hunters stung the prey twice as often, and the elapsed time before attempting to transport the prey was 2.5 fold longer (Table 1). For solitary prey retrieval, the time before transport and the number of stinging acts were positively correlated with both prey weight and size. Such correlations were less marked in the case of the collective strategy where the number of stinging acts was positively correlated with prey size but independent of prey weight while, conversely, the time before attempted transport was positively correlated with the weight of the mealworms but not with their size. As to the number of workers recruited or participating in prey retrieval, no close match with prey static characteristics was found: neither parameter was significantly correlated with either prey weight or size.

Discrimination between weight and size

Effect of an ‘infinitely’ heavy prey. As weight appears to critically influence the choice of the predatory strategy of *G. sulcata* ants, we tested its effect by manipulating the effort needed to transport small sized mealworms. To this end, light *T. molitor* larvae (21.0 ± 6.0 mg) of a size that should normally elicit an individual transport (*i.e.* clearly inferior to 33.3 mg/16.5 mm) were pinned to a sponge.

In all 20 complete sequences performed, the hunter initially tried in vain to transport the pinned prey alone. In a single case, the initial hunter desisted. The other 19 cases led to massive recruitment of other nestmates by the initial scout, through two or even three recruitment waves

Table 2. Comparison of the main variables that characterized the predatory behavior exhibited by *G. sulcata* in the different experimental series. All results are presented as mean $\pm$ SE. Statistical comparisons were performed by Mann-Whitney test; values followed by similar letters are not statistically different for comparisons between groups, within each column.

	Number of analyzed sequences	Average prey weight (mg)	Percentage of collective strategy	Average number of stinging acts	Average number of recruited workers	Average number of retrieving workers
Solitary strategy	N = 30	21.4 $\pm$ 11.6	0	1.8 $\pm$ 0.8 a	0	0
Collective strategy	N = 27	67.8 $\pm$ 22.5	100	3.7 $\pm$ 1.1 b	15.2 $\pm$ 8.1 a	9.4 $\pm$ 3.7 a
Small control group	N = 30	30.0	0	1.9 $\pm$ 0.9 a	0	0
Wax group	N = 30	30.3 $\pm$ 0.1	0	2.1 $\pm$ 0.8 a	0	0
Lead group	N = 29	60.3 $\pm$ 0.1	96.7	3.6 $\pm$ 1.4 b	13.9 $\pm$ 3.6 a	8.2 $\pm$ 2.8 b
Infinite weight	N = 19	21.0 $\pm$ 6.0	95.0	7.7 $\pm$ 2.8 c	17.9 $\pm$ 3.5 b	11.7 $\pm$ 4.1 a
Large control group	N = 20	60.2 $\pm$ 0.4	100	3.2 $\pm$ 1.3 b	14.3 $\pm$ 5.0 a	8.8 $\pm$ 2.7 b
Punctured group	N = 20	30.3 $\pm$ 0.5	0	1.7 $\pm$ 0.9 a	0	0

(13 and 6 cases of 20, respectively), until the prey was torn from the pin. The scout hunter performed all the recruitment events (recruits never recruited more nestmates) and remained very active around the prey during the entire period before its transport, going back and forth between the trail and the prey and performing numerous antennations both upon the prey and upon its nestmates. On average, the scout performed 7.7 ± 2.8 stinging acts (mean $\pm$ SE, $n = 19$ sequences) (Table 2) and spent 818.3 ± 118.6 seconds before first returning to the nest. This was more than four times the amount of stinging needed to overwhelm a small prey but nearly the same time interval before transport was attempted (Table 1). As already observed for transportable heavy prey, the scout never participated in the retrieval of the prey, but once prey transport by nestmates had begun it initiated a new search for prey.

The average number of recruited workers in this experiment (including all waves), 17.9 ± 3.5 ($n = 19$) (Table 2), was significantly higher than the average number of ants recruited in the case of heavy *T. molitor* larvae (Mann-Whitney test: $U = 127.5$, $z = -2.89$, $p \leq 0.004$). Nevertheless, only an average of 11.7 ± 4.1 individuals participated in prey retrieval corresponding to a recruiting efficiency of 65.4%. The mean number of recruited ants was 11.8 ± 2.9 in the first wave ($n = 19$), 5.4 ± 1.5 in the second wave ($n = 19$) and 2.3 ± 0.5 in the third wave ($n = 6$). The number of recruited workers in the first wave did not differ significantly from the number of recruited workers involved in the retrieval of heavy *T. molitor* larvae during the first series of experiments (Mann-Whitney test: $U = 194.0$, $z = -1.4$, $p = 0.161$).

Effect of a small solitary transportable prey of variable weight. As expected, hunters from the ‘small control’

group ($n = 30$) always exhibited an individual strategy when presented with an untreated mealworm of 30 mg (Table 2). All hunters from the ‘wax’ group ($n = 30$) displayed the same individual strategy as hunters from the ‘small control’ group and the average stinging number was not different between the two groups. Thus, the presence of the wax did not influence either prey or hunter behavior. In the ‘lead’ group, with a prey weight of 60.3 mg, hunters engaged in a collective strategy in 96.7% of the cases (29 out of 30). In the remaining case, the hunter gave up and abandoned the prey without recruiting. The stinging number was twice that in the control and ‘wax’ groups and was similar to that performed during collective retrieval in the first series of experiments (Table 2). Out of an average of 13.9 ± 3.6 recruited workers ($n = 29$ sequences), 8.2 ± 2.8 were involved in prey retrieval corresponding to a recruiting efficiency of 59%. These values were not significantly different either from those obtained during collective retrieval in the first series of experiments (Table 2).

Effect of a large collectively transportable prey of variable weight. Hunters from the ‘large control’ group ($n = 20$) always relied on a collective retrieval strategy when presented with a pseudo-treated mealworm of 60 mg (Table 2) and the stinging number was not different from that obtained with large prey in the first series of experiments. Out of an average of 14.3 ± 5.0 recruited workers ($n = 20$ sequences), 8.8 ± 2.7 were involved in prey retrieval corresponding to a recruiting efficiency of 61.8%. These values were not significantly different from those obtained during collective retrieval in the first series of experiments (Table 2). Thus, pseudo-treatment did not significantly influence either prey or hunter behavior. In the ‘punctured’ group, with an average prey weight of

30.3 mg, hunters always engaged in a solitary strategy and the stinging number was half that in the 'large control' group and similar to that performed during solitary retrieval in the first series of experiments (Table 2).

Impact of prey mobility on predatory behavior

When presented with living *G. assimilis* nymphs, ants from colony 4 behaved as the ants from colony 1 tested in the first series of experiments (see Figs 2 and 1, respectively). Namely, they did not differ in the prey weight/size limits triggering always a collective predatory strategy (27.7 mg/7 mm for colony 1, Fig. 1 vs. 27.2 mg/7 mm for colony 4, Fig. 2), what indicates that variation among colonies did not affect the outcomes of our experiments. Conversely, when presented with freshly killed prey, the detection of the dead prey resulted from a direct contact and not from a remote visual perception. Under these circumstances, no stinging behavior was observed.

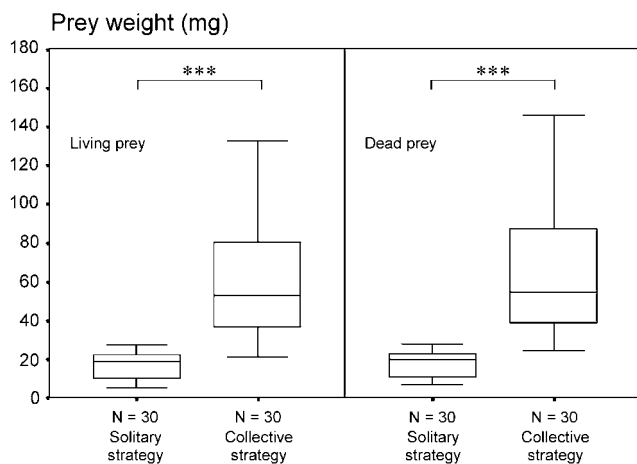


Figure 2. Prey weight distribution according to the predatory strategy used by *G. sulcata* workers when presented with living or recently killed cricket nymphs. ***: $p < 0.0001$.

As expected, the mean weight of the prey transported individually was significantly lighter than that of the prey retrieved collectively for both living and freshly killed nymphs (17.8 ± 6.8 mg vs. 62.1 ± 33.1 mg and 17.6 ± 7.0 mg vs. 64.7 ± 36.0 mg, respectively, see Fig. 2) (Mann-Whitney test: $U = 20.5$, $z = -6.35$, $p < 0.0001$; $U = 8.5$, $z = 6.53$, $p < 0.0001$, respectively). As regards prey size, results were similar: the mean size of the prey transported individually was significantly smaller than that of the prey retrieved collectively for both living and freshly killed nymphs (6.4 ± 1.3 mm vs. 11.0 ± 3.1 mm and 6.2 ± 1.0 mm vs. 10.6 ± 2.7 mm, respectively) (Mann-Whitney test: $U = 27.0$, $z = -6.3$, $p < 0.0001$; $U = 45$, $z = -6.0$, $p < 0.0001$, respectively). However, whether retrieved individually or collectively, no significant differences in weight or size were detected between living and freshly killed prey that

triggered each of these predatory strategies (Mann-Whitney test for prey weight: $U = 435.5$, $z = -0.21$, $p = 0.83$; $U = 397.5$, $z = -0.78$, $p = 0.44$, respectively; Mann-Whitney test for prey size: $U = 397.5$, $z = 0.78$, $p = 0.44$; $U = 428.0$, $z = 0.33$, $p = 0.75$, respectively).

Discussion

Gnamptogenys sulcata colonies are characterized by an extremely small number of foragers that are highly specialized in hunting behavior (Daly-Schveitzer et al., 2001; Lachaud et al., 2005) and their individual choices are therefore of crucial importance for the survival of the colony. Hunters exhibited predatory sequences that changed according to the static (physical) and dynamic (behavioral) characteristics of the prey. While strictly solitary hunting was always performed whatever the prey encountered, two main retrieval strategies were defined depending on prey weight and size. A solitary strategy was triggered by small, light prey, and a collective strategy, relying on nestmate recruitment, was triggered by large, heavy prey. Prey weight was likely to play a major role in the choice between a solitary or collective retrieval strategy. This was confirmed by showing that enhancing the actual weight (lead pellet fixed on the prey) or the "apparent" weight (pinned prey) of a small prey, that normally triggered solitary retrieval, elicited a change of the strategy exhibited by *G. sulcata* hunters to collective retrieval. Conversely, controls in which prey length and prey weight were decoupled by removal of haemolymph from large prey, that normally triggered collective retrieval, showed a change of the strategy to solitary retrieval.

The behavioral phases involved in all the predatory sequences as well as the constituting behavioral acts were similar to those already reported for poneromorph species not equipped with long mandibles (Dejean and Bashingwa, 1985; Schatz et al., 1997). However, the lack of any palpation after the approach phase was noteworthy. Such an absence of palpation has been reported only for the ponerine ants *Pachycondyla goeldii* and *Platythyrea modesta* when faced with very fast moving prey (Orivel et al., 2000; Djiéto-Lordon et al., 2001), and for the trap-jaw ant *Odontomachus opaciventris*, characterized by the swiftness of its attack against small prey (De la Mora, 2006). As in these three cases, the absence of palpation in *G. sulcata* can likely be attributed to the rapid execution of the attack since, just after opening its mandibles, the hunter immediately rushed towards all types of prey. This could indicate that prey recognition occurred during prey detection or even during the first contact with it. Antennal orientation towards the prey suggests that olfaction is likely to have an important role both in prey recognition and prey location. Moreover, visual information was likely to be influential since, as for *Myrmecia nigriceps* (Eriksson, 1985), *Odontomachus troglodytes* (Dejean and Bashingwa, 1985) or *E. ruidum*

(Schatz et al., 1997), prey movements appeared necessary for localization from a distance by *G. sulcata* hunters.

The predatory behavior of *G. sulcata* appears to be less sophisticated than that reported for the closely related species *E. ruidum* studied in similar laboratory conditions (Schatz et al., 1997). Unlike *E. ruidum*, no important degree of behavioral variation could be distinguished within the two predatory strategies exhibited by *G. sulcata*, and no short-range recruitment ("cooperative hunting" involving nestmates foraging close to the location where the prey was found) was observed. Moreover, if predatory performance is considered as the gain per unit time or per unit effort, collective strategy performance seems to be less efficient than the solitary strategy since it required an average of nine *G. sulcata* workers to retrieve only three times the weight of food retrieved by a single individual (Table 2). However, such an interpretation does not take into account the time that each forager invests in finding new prey items, so that it may be more profitable to over recruit nestmates and quickly retrieve a large prey item than to abandon it. In fact, due to both the flexibility of the predatory behavior of *G. sulcata* hunters and their aggressiveness, this situation did not result in any disadvantage in terms of predatory efficiency, taken as the percent of prey items successfully retrieved. While the success rate for retrieval of small and medium prey (less than 21 times the weight of an individual ant) by *G. sulcata* hunters was similar to that for *E. ruidum* (93.8% vs. 88.0%, respectively; see Schatz et al., 1997), when faced with heavier prey *G. sulcata* was far more efficient than *E. ruidum* (87.5% vs. 12.0%, respectively). Furthermore, despite the fact that scout hunters exhibited an extreme behavioral specialization, similar to that described by Léviéux (1966) for *P. analis*, and never participated in collective prey retrieval, even the recruiting efficiency values recorded for *G. sulcata* (59.0–65.4%) were higher than that reported for *E. ruidum* (40.7–57.3%) (Schatz et al., 1997). The recruiting efficiency values obtained for *G. sulcata* were almost invariable regardless of both prey type and their morphological characteristics. This stability in recruitment efficiency might reflect a limited efficacy of the trail pheromone laid by the scout hunter and might explain the need for a trail reinforcement when recruiting nestmates to immobilized prey.

The seizure of the prey is linked both to its physical and morphological traits (size, weight, shape) and to its ability to react or defend itself (escape movements, struggling). The number and/or intensity of the stings administered by the ant during the capture of living prey was positively correlated to the difficulty experienced in overwhelming the prey and resulting from both its static and dynamic characteristics. The difficulty for *G. sulcata* workers to overwhelm large, heavy prey was very similar for both *G. assimilis* nymphs, which can escape by jumping, and *T. molitor* larvae, which can display powerful and dangerous struggling movements. In both cases, stinging was preferentially and repeatedly oriented

towards the cephalic region, a strategy to secure quick prey paralysis (Dejean et al., 2001). In contrast, small crickets were more easily overwhelmed than small mealworms, as indicated by the lower frequency of repeated stinging that occurred indiscriminately at any part of the body, but their individual transportation was more problematic, leading *G. sulcata* hunters to engage more readily in collective prey retrieval. The shape of the prey was likely to be responsible for such differences in retrieval, tubular-shaped mealworm items being more easily handled than irregularly-shaped cricket nymphs (Schatz et al., 1997; Dejean et al., 2001).

Handling and overwhelming the prey appear to be the crucial phases of the predatory sequence during which the decision for persisting in a solitary strategy, or switching to a collective one, is taken by the scout ant. Indeed, it is at this stage that several single hunters may give up their pursuit. Decision making appeared to be related to the number of stings needed for prey immobilization. When faced with living prey, and whatever the experimental condition, the amount of stinging preceding a collective strategy decision was always significantly higher than for a prey triggering solitary retrieval. Moreover, there was a relationship between the number of stings performed and the difficulty of the task (Table 2). Whatever the size of the prey, while less than two stings were sufficient on average to overwhelm light prey (21–30 mg), resulting in a solitary strategy, nearly twice as many stings were observed for heavy prey (60–67 mg), and four times as many for pinned prey of "infinite" weight, resulting in a collective strategy choice. Therefore, this factor appears to be a reliable variable allowing the scout hunter to roughly estimate the weight, size and strength of a living prey and, consequently, to estimate the difficulty of its retrieval. In contrast, dead prey, that never trigger any stinging behavior from *G. sulcata* hunters, resulted in the same individual or collective choices of transport as those realized after capture of living prey. So, prey mobility *per se* did not appear to be essential in the choice of retrieval strategy. Consequently, the static and dynamic variables characterizing the prey must be uncoupled during retrieval decision making.

Such a mechanism could explain some apparent contradictions in the data obtained in the experiment where the prey was pinned to a support (Table 2). The apparent "infinitely" heavy weight of the prey induced a significant increase in stinging and a first recruitment wave involving a number of recruited nestmates that did not diverge significantly from that found in the retrieval of heavy *T. molitor* larvae. However, the prey size was that of a prey triggering a solitary strategy in normal conditions and its immobilization was rapid. Such a situation could generate an informational conflict as reflected both in the latency before transport was attempted, that was similar to that found for prey triggering solitary transport, and in the slightly lower recruiting response of the scout. Nevertheless, after the first wave reached the prey, such an ambiguity in scout

behavior was quickly compensated for by the subsequent second and third waves of recruitment. Contrary to what occurs during the finely graded recruitment reported for *P. clavata* (Breed et al., 1987) and *E. ruidum* (Schatz et al., 1997), the lack of a significant correlation between either the number of recruited nestmates or the number of retrieving workers and the prey weight and size (Table 1), reflects the inability of *G. sulcata* to finely match the number of recruits involved and the weight of retrieved prey. However, the triggering of various waves of recruitment, when faced with "infinitely" heavy prey, involved a significantly higher number of recruited workers than for heavy transportable prey (Table 2). These successive recruitment waves may represent an attempt by the scout to match the number of recruited nestmates with the "apparent" weight of the prey to be transported and might constitute an evolutionarily primitive step towards graded recruitment behavior. It allows the hunting workers of *G. sulcata* to exhibit a high behavioral flexibility and to exploit a large range of prey sizes and weights, increasing the spectrum of food items available for the colony. Contrary to *G. moelleri* workers (5 mm in length), which are limited to prey not exceeding 100 mg, even after a starvation period and when collective effort is involved (Cogni and Oliveira, 2004a), the similar small size of *G. sulcata* workers (5–6 mm in length), does not preclude capturing heavy prey. Workers are able to load from 16 to 21 times (45.6 mg) their own weight during solitary retrieval and from 53 times to up than 68 times (149.4 mg) during collective retrieval, and starvation can result in an increase in these values of up to 61–77 times their weight (170 mg) (Daly-Schveitzer et al., 2002; Daly-Schveitzer and Lachaud, in prep.). By regulating both the choice between solitary or collective retrieval, and the level of nestmate investment for heavy prey transport, the individual hunters of *G. sulcata* are able to contribute to a high foraging efficiency of the whole society despite the small number of the members of this elite group.

Acknowledgements

We are grateful to J. Billen, M.D. Breed, D. Cribbs, M. Giurfa, D.M. Gordon, T. Williams and two anonymous reviewers for comments on the manuscript and to J.A. López-Méndez for assistance in collecting the ant colonies.

References

- Alcock J. 1993. *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. Sinauer, Sunderland, Mass. (5th edn). 525 pp
- Beekman M., Sumpter D.J.T. and Ratnieks F.L.W. 2001. Phase transition between disordered and ordered foraging in Pharaoh's ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**: 9703–9706
- Bernstein R.A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* **56**: 213–219
- Bestmann H.J., Janssen E., Kern F., Liepold B. and Hölldobler B. 1995. All-trans geranylgeranyl acetate and geranylgeraniol, recruitment pheromone components in the Dufour gland of the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Naturwissenschaften* **82**: 334–336
- Billen J., Thijs B., Ito F. and Gobin B. 2006. The pretarsal footprint gland of the ant *Amblyopone reclinata* (Hymenoptera, Formicidae) and its role in nestmate recruitment. *Arthrop. Struct. Dev.* **34**: 111–116
- Blatrix R., Schulz C.M., Jaisson P., Francke W. and Hefetz A. 2002. Trail pheromone of the ponerine ant *Gnamptogenys striatula*: 4-Methylgeranyl ester from Dufour's gland. *J. Chem. Ecol.* **28**: 2557–2567
- Bonabeau E., Theraulaz G., Deneubourg J.-L., Aron S. and Camazine S. 1997. Self-organization in social insects. *Trends Ecol. Evol.* **12**: 188–193
- Breed M.D., Fewell J.H., Moore A.J. and Williams K.R. 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**: 407–411
- Budriené A. and Budrys E. 2005. Effect of prey size and number of prey specimens on stinging effort in predatory wasps. *Acta Zool. Lituan.* **15**: 330–340
- Cogni R. and Oliveira P.S. 2004a. Patterns in foraging and nesting ecology in the Neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). *Insect. Soc.* **51**: 123–130
- Cogni R. and Oliveira P.S. 2004b. Recruitment behavior during foraging in the Neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae: Ponerinae): Does the type of food matter? *J. Insect Behav.* **17**: 443–458
- Crawford D.L. and Rissing S.W. 1983. Regulation of recruitment by individual scouts in *Formica oreas*. *Insect. Soc.* **30**: 177–183
- Curio E. 1976. *The Ethology of Predation*. Springer Verlag, Berlin. 250 pp
- Daly-Schveitzer S., Schatz B., Cadena A. and Lachaud J.-P. 2001. Écologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). *Actes Coll. Insectes Soc.* **14**: 81–85
- Daly-Schveitzer S., Beugnon G. and Lachaud J.-P. 2002. Facteurs influençant le choix de la stratégie prédatrice chez la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). *Actes Coll. Insectes Soc.* **15**: 23–26
- De la Mora Rodríguez A.A. 2006. *Flexibilidad en el comportamiento de depredación de la hormiga Odontomachus opaciventris Forel (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae)*. MSc thesis, El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Mexico. 100 pp
- Dejean A. 1988. Memory effect on predatory behaviour of *Odontomachus troglodytes* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour* **107**: 131–137
- Dejean A. and Bashingwa E.P. 1985. La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae-Ponerinae). *Insect. Soc.* **32**: 23–42
- Dejean A., Lachaud J.-P. and Beugnon G. 1993. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.* **11**: 43–53
- Dejean A., Suzzoni J.-P. and Schatz B. 2001. Behavioral adaptations of an African ponerine ant in the capture of millipedes. *Behaviour* **138**: 981–996
- Djiéto-Lordon C., Orivel J. and Dejean A. 2001. Predatory behavior of the African ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **38**: 303–315
- Eriksson E.S. 1985. Attack behaviour and distance perception in the Australian bulldog ant *Myrmecia nigriceps*. *J. Exp. Biol.* **119**: 115–131
- Fourcassie V. and Traniello J.F.A. 1994. Food searching behaviour in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera, Formicidae): response of naive foragers to protein and carbohydrate food. *Anim. Behav.* **48**: 69–79
- Gobin B., Peeters C., Billen J. and Morgan E.D. 1998. Interspecific trail following and commensalism between the ponerine ant *Gnamptogenys menandensis* and the formicine ant *Polyrachys rufipes*. *J. Insect Behav.* **11**: 361–369
- Gordon D.M. 2002. The regulation of foraging activity in red harvester ant colonies. *Am. Nat.* **159**: 509–518
- Hölldobler B. and Traniello J.F.A. 1980. The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *laevigata*. *J. Chem. Ecol.* **6**: 883–893

- Johnson C.A., Lommelen E., Allard D. and Gobin B. 2003. The emergence of collective foraging in the arboreal *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften* **90**: 332 – 336
- Lachaud J.-P., Daly-Schveitzer S., Cadena Carrión A., Beugnon G. and Pérez-Lachaud G. 2005. Estructura de las colonias y poliginía en la hormiga neotropical *Gnamptogenys sulcata* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). *Entomol. mex* **4**: 176 – 179
- Lattke J.E. 1990. Revisión del género *Gnamptogenys* Roger en Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Terramaris* **2**: 1 – 46
- Lévieux J. 1966. Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hym. Formicidae). *Insect. Soc.* **13**: 117–126
- Longhurst C. and Howse P.E. 1979. Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) from the Nigerian Guinea savana. *Insect. Soc.* **26**: 204 – 215
- Longino J.T. 1998. Ants of Costa Rica. The Evergreen State College, Olympia, WA. <http://www.evergreen.edu/ants/genera/gnamptogenys/species/tornata/tornata.html>
- López F., Acosta F.J. and Serrano J.M. 1993. Responses of the trunk routes of a harvester ant to plant density. *Oecologia* **93**: 109 – 113
- Mercier J.-L. and Lenoir A. 1999. Individual flexibility and choice of foraging strategy in *Polyrhachis laboriosa* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.* **46**: 267–272
- Orivel J., Souchal A., Cerdan P. and Dejean A. 2000. Prey capture behavior of the arboreal ponerine ant *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **35**: 131 – 140
- Oster G. and Wilson E.O. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 352 pp
- Peeters C. and Crewe R.M. 1987. Foraging and recruitment in ponerine ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* **94**: 201–214
- Pratt S.C. 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* **81**: 313 – 331
- Pratt S.C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae, Ponerinae). *Insect. Soc.* **41**: 255 – 262
- Schatz B., Lachaud J.-P. and Beugnon G. 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **40**: 337 – 349
- Schmid-Hempel P. 1991. The ergonomics of worker behavior in social Hymenoptera. *Adv. Stud. Behav.* **20**: 87 – 134
- Sumpter D.J.T. and Pratt S.C. 2003. A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **53**: 131 – 144
- Traniello J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* **34** 191 – 210
- Vélez M., Bustillo A.E. and Posada F. 2003. Depredación de *Hypothenemus hampei* por *Solenopsis geminata* y *Gnamptogenys* sp. (Hymenoptera: Formicidae). Res. 30 Congr. Soc. Colomb. Entomol., Univ. Auton. Cali, Bolivia, p. 26

To access this journal online:
<http://www.birkhauser.ch/IS>

LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES

Figure I-01 : Répartition mondiale du genre *Gnamptogenys*, Japanese Ant database Group, 2003. (ORI : zone orientale, INA : zone indo-malaise, NEA : zone néarctique, NEO : zone néotropicale) 15

Figure I-02. Vue frontale de la tête d'une ouvrière *G. sulcata* 16

Figure I-03. Vue latérale d'une ouvrière *G. sulcata* 16

Figure I-04. Caractéristiques topographiques de la zone d'étude 17

Figure I-05. Dispositif d'élevage - Vue de dessus et en 3 dimensions 19

Figure I-06. Nid –vue de profil et vue de dessus 19

Figure II-01. A : inactivité ; B : comportement de mise hors sol des œufs les ouvrières se placent en anneau ; C : soin au couvain (transport d'un cocon ouvrière du haut et garde sur les cocons ouvrière du bas) . 26

Figure II-02 : Dendrogramme obtenu par analyse de classification hiérarchique (carré de la distance euclidienne – distance moyenne entre les classes) des différents profils comportementaux individuels selon leur degré d'analogie. 28

Figure II-03: Sociogramme de la colonie de *Gnamptogenys sulcata*. Les parties en noir correspondent au pourcentage situé au-dessus de la fréquence moyenne d'occurrence de la tâche (ligne pointillée) sur l'ensemble de la colonie, reflétant ainsi la spécialisation fonctionnelle du groupe. Les chiffres à droite représentent le nombre d'actes correspondant à chaque catégorie comportementale. Les chiffres situés en haut de la figure représentent l'effectif de chaque groupe fonctionnel (la largeur de chaque colonne étant proportionnelle à cet effectif) et ceux du bas le nombre d'actes réalisés par les individus de chaque groupe fonctionnel. 31

Figure II-04 : Répartition des individus vis-à-vis de leur investissement dans les soins aux larves (SCL : soins au couvain - larves) et les activités à l'extérieur du nid (AEN). 37

Figure II-05. Comparaison des taux de tâches effectuées au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation pour l'ensemble des 6 individus de la même cohorte. 39

Figure II-06 : Evolution des profils comportementaux de la fourmi F1 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation. 41

Figure II-07. Evolution des profils comportementaux de la fourmi F2 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation. 41

Figure II-08 : Evolution des profils comportementaux de la fourmi F3 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation. 42

Figure II-09 : Evolution des profils comportementaux de la fourmi F4 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation. 43

Figure II-10. Evolution des profils comportementaux de la fourmi F5 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation. 44

Figure II-11. Evolution des profils comportementaux de la fourmi F6 au cours des 5 périodes de 12 jours d'observation. 45

Figure II-12. Les 6 différents profils comportementaux individuels sur l'ensemble de la période d'étude. Le pourcentage moyen de chaque tâche correspondant à toute la cohorte d'âge est en pointillé. 48

Figure II-13 : Profils comportementaux des colonies 1 et 2. Les juvéniles ont moins de 12 jours de vie. Les pigmentées ont plus de 12 jours de vie 49

Figure III-01. Relation entre poids (mg) et taille (mm) pour les deux types de larves de proie. 58

Figure III-02. Distribution des poids des proies en fonction de la stratégie de chasse utilisée par les ouvrières de *G. sulcata* quand elles sont confrontées à des nymphes de *Gryllus assimilis* ou de *Tenebrio molitor*. Représentation en « boîtes à moustache » avec la médiane des poids des larves offertes comme proies (barre du milieu) et les valeurs des quartiles (25% et 75%) (Extrémités de la boîte à moustache); les barres indiquent les valeurs limites à 10% et 90%. Un chevauchement existe entre les catégories adjacentes de poids de proies: deux proies de même poids peuvent déclencher deux réponses prédatrices différentes. ***: $p < 0,0001$ 59

Figure III-03. Diagramme de flux obtenu à partir des résultats de 64 séquences décrivant la stratégie de transport solitaire vis-à-vis de nymphes de *G. assimilis* (A) et de larves de *T. molitor* (B). 62

Figure III-04. Diagrammes de flux obtenus à partir des résultats de 64 séquences décrivant la stratégie de transport collective vis-à-vis de nymphes de *G. assimilis* (A) et de larves de *T. molitor* (B) 64

Figure III-05. Schéma de la fixation d'un plomb de pêche sur la partie dorsale d'une larve de *T. molitor*. 68

Figure III-06. Distribution du poids des proies en fonction de la stratégie de transport choisie par *G. sulcata* confrontée à des nymphes de grillon vivantes ou fraîchement tuées par congélation. ***: $p < 0.0001$. Voir Figure III-2 pour les précisions complémentaires. 72

Figure III-07. Séquence solitaire d'attaque par les chasseuses de *Gnamptogenys sulcata* sur des adultes de *Rhyzopertha dominica* (n=10) 81

Figure III-08. Séquence solitaire d'attaque par les chasseuses de *Gnamptogenys sulcata* sur des ouvrières de *Lasius flavus* (n=40). 82

Figure III-09. Séquence prédatrice solitaire et coopérative à partir de l'attaque par les chasseuses de *Gnamptogenys sulcata* et défense par les proies, des ouvrières de *Lasius flavus* (n=34). Les comportements encadrés et notés sans italique et sans caractères gras ni majuscule correspondent à la chasseuse *G. sulcata* 1 qui chasse en premier. Les comportements en majuscules non encadrés correspondent à ceux de la proie. Les comportements encadrés et notés en gras et italique correspondent à ceux des ouvrières *G. sulcata* recrutées localement. 83

Figure III-10-Séquence prédatrice solitaire et coopérative à partir de l'attaque par les ouvrières de *Lasius flavus* de chasseuses de *Gnamptogenys sulcata* et de la défense par *G. sulcata* (n=32). Les comportements encadrés et notés sans italique et sans caractères gras ni majuscule correspondent aux chasseuses *G. sulcata* 1 qui chassent en premier. Les comportements en majuscules non encadrés correspondent à ceux des proies. Les comportements encadrés et notés en gras et italique correspondent à ceux des ouvrières *G. sulcata* recrutées localement. 85

Figure IV-01 : Protocole expérimental montrant la succession des jours de jeûne (24 heures) et de test, au cours de la phase de jeûne. 96

Figure IV-02 : Évolution des seuils de poids de proie déclenchant le choix de la stratégie collective de transport, après une période de jeûne de 24 heures. 97

Figure IV-03 : Protocole expérimental montrant la succession des jours de jeûne (48 heures) et de test, au cours de la phase de jeûne. 99

Figure IV-04 : Évolution des seuils de poids de proie déclenchant le choix de la stratégie collective de transport, après une période de jeûne de 48 heures. 102

Figure V-01. Schéma du dispositif expérimental utilisé pour l'étude de l'influence de la densité des proies. 111

Figure V-02. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après transport d'une drosophile capturée pour une densité de proies de 5 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s). 114

Figure V-03. Temps moyen (en secondes) de retour à l'ACE pour capture d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 5 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s). Tests de Mann et Whitney : N.S. = non significatif ; *** = $p < 0.0001$. 115

Figure V-04. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après transport d'une drosophile capturée pour une densité de proies de 5 drosophiles. Pas de contact avec la drosophile 5 lors de la capture de la 4^{ème} drosophile. 116

Figure V-05. Temps moyen (en secondes) de retour à l'ACE pour capture d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 5 drosophiles. Pas de contact avec la drosophile 5 lors de la capture de la 4^{ème} drosophile. Tests de Mann et Whitney : N.S. = non significatif ; *** = $p < 0.0001$. 117

Figure V-06. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après le transport d'une proie capturée pour une densité de proies de 20 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s). 118

Figure V-07. Temps moyen (en secondes) de retour à la boîte de Pétri pour prédation d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 20 drosophiles. Toujours au moins un contact avec la (ou les) proie(s) restante(s). 119

Figure V-08. Temps moyen (en secondes) passé à l'intérieur du nid après le transport d'une proie capturée pour une densité de proies de 20 drosophiles. Pas de contact avec la dernière proie disponible lors de la capture de l'avant dernière proie
120

Figure V-09. Temps moyen (en secondes) de retour à la boîte de Pétri pour prédation d'une nouvelle drosophile pour une densité de proies de 20 drosophiles. Pas

de contact avec la dernière proie disponible lors de la capture de l'avant dernière proie.
121

Figure V-10. Récapitulatif des temps passés dans le nid après transport d'une proie dans les trois situations rencontrées pour 2, 5 et 20 proies. 123

Figure V-11. Récapitulatif des temps de trajet retour à l'ACE dans les trois situations rencontrées pour 2, 5 et 20 proies. 123

Tableau II-a : Répertoire comportemental et éthogramme de la colonie 24

Tableau II-b : Détail des 13 catégories comportementales 27

Tableau II-c : Comparaison des profils comportementaux de 10 espèces étudiées selon la même méthodologie. (La dernière ligne du tableau correspond à la place de *G. sulcata* par rapport aux neuf autres espèces). 35

Tableau III-a. Corrélation de Spearman entre le poids et la taille des proies et différentes variables de fourragement impliquées dans les stratégies de transport solitaire et collectif réalisées par les ouvrières de *G. sulcata* vis-à-vis de larves de *T. molitor*. 66

Tableau III-b. Comparaison des résultats principaux résultant des différentes séries expérimentales. Dans chaque colonne, les comparaisons statistiques sont effectuées en utilisant le test de Mann-Whitney. 70

Tableau IV-a : Tableau comparatif des variables comportementales au cours des trois phases (contrôle, jeûne et post-test) d'une expérience de jeûne de 24 heures. A l'intérieur de chaque colonne, des lettres (en exposant) identiques à côté des valeurs, indiquent des différences non significatives au seuil de 5% (test de Mann et Whitney). 98

Tableau IV-b : Tableau comparatif des variables comportementales au cours des trois phases (contrôle, jeûne et post-test) d'une expérience de jeûne de 24 heures. A l'intérieur de chaque colonne, des lettres (en exposant) à côté des valeurs, indiquent des différences non significatives au seuil de 5% (test de Mann et Whitney). 103

Tableau V-a. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 2 drosophiles pour les colonies 10 et 11. 113

Tableau V-b. Nombre moyen de fourmis présentes dans la grande aire de fourragement avant et après le dépôt au nid de la première proie. Les lettres donnent les résultats statistiquement différents (tests de Mann et Whitney). 121

Tableau V-c. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 2 drosophiles pour les colonies 12 et 13. 129

Tableau V-d. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur une drosophile et un leurre pour les colonies 12 et 13. 130

Tableau V-e. Temps moyens de séjour dans le nid et de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » pour les colonies 12 et 13. 131

Tableau V-f. Temps moyen de retour à l'ACE lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » après 1 minute de rétention dans le nid pour les colonies 12 et 13. 131

Tableau V-g. Temps moyen de retour à la boîte de Pétri lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » après 10 minutes de rétention dans le nid pour les colonies 12 et 13. 132

Tableau V-h. Temps moyen de retour à la boîte de Pétri lors de séquences de prédation sur 1 drosophile et un leurre « odorant » après 60 minutes de rétention dans le nid pour les colonies 12 et 13. 132

Tableau xdiscussion Comparaison interspécifique de la part des élites dans les effectifs coloniaux en relation avec les types de stratégies de fourragement chez quelques espèces ponéromorphes. S : Solitaire ; RGT: Recrutement de Groupe pour le Transport ; C :Coopératif ; RM : recrutement de masse ; TR : Tandem running 137

LISTE DES TRAVAUX DE L'AUTEUR

Publications internationales

Daly-Schveitzer S., Beugnon G. et Lachaud J-P. (2007) Prey weight and overwhelming difficulty impact the choice of the predatory strategy in a neotropical ant *Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith). Insect. Soc. 54:319-328.

Publications nationales

Lachaud J-P., **Daly-Schveitzer S.**, Cadena Carrión A., Beugnon G. et Pérez-Lachaud G. (2005) Estructura de las colonias y poliginía en la hormiga neotropical *Gnamptogenys sulcata* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). Entomol. Mex 4:176-179.

Publications dans les actes de colloque insectes sociaux

Daly-Schveitzer S., Schatz B., Cadena A. et Lachaud J-P. (2001) Écologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). Actes Coll Insectes Soc. 14:81-85.

Daly-Schveitzer S., Beugnon G. et Lachaud J-P. (2002) Facteurs influençant le choix de la stratégie prédatrice chez la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). Actes Coll. Insectes Soc 15:23-26.

Communications affichées dans un colloque

Daly-Schveitzer S., Schatz B., Cadena A. et Lachaud J-P. (1999) Écologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). Colloque de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux. Section française. Dijon

Daly-Schveitzer S. et Lachaud J-P. (2007) Cinétique d'exploitation et perception de l'épuisement d'une source de petites proies de densité variable chez la fourmi *Gnamptogenys sulcata*. Colloque de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux. Section française. Toulouse

Communications orales dans un colloque

Daly-Schveitzer S., Beugnon G. et Lachaud J-P. (2002) Facteurs influençant le choix de la stratégie prédatrice chez la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). Colloque de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux. Section française. Versailles.

BIBLIOGRAPHIE

A-B

Abraham (1980) Comportement individuel lors de déménagements successifs chez *Myrmica rubra* (L.). C. R. UIEIS Sct. Française, Lausanne 1979:17-19.

Abraham M., Deneubourg J. L. et Pasteels J. M. (1984). Idiosyncrasie lors du déménagement de *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). Actes Coll. Insectes Soc. 1:19-25.

Abraham M. et Pasteels J. M. (1980) Social behaviour during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.) Insect. Soc. 27:127-147.

Agbogba C. (1985) Quelques observations sur le comportement de chasse de la ponérine *Mesoponera cafferaria* Smith (Hymenoptera, Formicidae). Actes Coll. Insectes Soc. 2:235-238.

Agbogba C. et Howse P. E. (1992) Division of labour between foraging workers of the ponerine ant *Pachycondyla cafferaria* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) Insect. Soc. 39:455-458.

Alcock J. (1993) Animal behavior. An evolutionary approach. Fifth edition, Sinauer.

Altmann J. (1974) Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49:227-267.

Arnold S. J. (1981) Behavioral variation in natural populations: I. Phenotypic, genetic, and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, *Thamnophis elegans*. Evolution 35:489-509.

Asaeda T., Priyadarshana T. et Manatunge J. (2001) Effects of satiation on feeding and swimming behaviour of planktivores. Hydrobiology. 443:147-157.

Baroni-Urbani C. (1987) Comparative feeding strategies in two harvesting ants. In: Chemistry and Biology of Social Insects, Eder J. and Rembold H. (eds). Verlag J Peperny, München, pp 509-510.

Baroni-Urbani C., Bolton B., et Ward P. S. (1992) The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). Syst. Entomol. 17:301-329.

Baroni-Urbani C. et Nielsen M. G. (1990) Energetics foraging behavior of the uropeean seed harvesting ant *Messor capitatus*. II. Do ants optimize their harvesting? Physiol. Entomol. 15:449-461.

Bateson P. et Horn G. (1994) Imprinting and recognition memory: a neural net model. Anim. Behav. 48:695-715.

Beckers R. (1992) L'auto-organisation - une réponse alternative à la complexité individuelle? Thèse, Paris XIII, 149 pp.

Beckers R., Goss. S., Deneubourg J. L. et Pasteels J. M. (1989) Colony size, communication and ant foraging strategy. Psyche 96:239-256.

- Beekman M., Sumpter D. J. et Ratnieks F. L. W. (2001) Phase transition between disordered and ordered foraging in Pharaohs' ants. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 98:9703-9706.
- Bell W. J. (1991) Searching behaviour. The behavioral ecology of finding resources. D. M. Brown et P. W. Colgan Eds., Chapman et Hall, 358 pp.
- Bernstein R. A. (1975) Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56:213-219.
- Beshers S. N. et Fewell J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46:413-440.
- Bestmann H. J., Janssen E., Kern F., Liepold B. et Hölldobler B. (1995) All-trans geranylgeranyl acetate and geranylgeraniol, recruitment pheromone components in the Dufour gland of the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Naturwissenschaften* 82:334-336.
- Beugnon G. (1989) Orientation et mémoires spatiales chez quelques espèces d'arthropodes. Théorie de l'antagonisme et comportement animal. Thèse d'état, Toulouse III, 321 pp.
- Beugnon G., Chagné P. et Dejean A. (2001) Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Insect. Soc.* 48: 347-351.
- Beugnon G. et Dejean A. (1992) Adaptative properties of the chemical trail system of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *Insect. Soc.* 39:341- 346.
- Beugnon G., Pastergue-Ruiz I., Schatz B. et Lachaud J-P. (1996) Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. *Behav. Process.* 35:55-62.
- Billen J., Thijs B., Ito F. et Gobin B. (2006) The pretarsal footprint gland of the ant *Amblyopone reclinata* (Hymenoptera, Formicidae) and its role in nestmate recruitment. *Arthrop. Struct. Dev.* 34:111-116.
- Blatrix R. (2000) Aspects éthologiques et sociobiologiques de la polygynie chez une fourmi ponérine (*Gnamptogenys striatula*). Thèse de l'Université Paris XIII. 226 pp.
- Blatrix R., Schulz C. M., Jaisson P., Francke W. et Hefetz A. (2002) Trail pheromone of the ponerine ant *Gnamptogenys striatula*:4-Methylgeranyl ester from Dufour's gland. *J Chem. Ecol.* 28:2557-2567.
- Blum M. S. (1977). Behavioral responses of Hymenoptera to pheromones and allomones. Pp. 149-167 in Shorey H. H. and J. J. McKelvey Jr. (Ed): Chemical control of insect behavior. John Wiley & Sons, New York 1977.
- Bolton B. (2003) Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute.* 71:370 pp.
- Bonabeau E., Theraulaz G., Deneubourg J.-L., Aron S. et Camazine S. (1997) Self-organization in social insects. *Trends Ecol. Evol.* 12:188-193.

Brady S. G., Schultz T. R., Fisher B. L. et Ward P. S. (2006) Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proc. Nat. Acad. Soc.* 103:18172–18177.

Brandão C. R. F. (1978) Division for labor within the worker caste of *Formica perpilosa* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 85(2-3): 229-237.

Breed M. D. et Bennett B. (1987) Kin recognition in highly eusocial insects. In: *Kin Recognition in Animals* (Ed. by D. J. C. Fletcher & C. D. Michener), pp. 243e285. New York: J. Wiley.

Breed M. D., Fewell J. H., Moore A. J. et Williams K. R. (1987) Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:407-411.

Brian M. V. et Brian A. D. (1952) The wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli: feeding, foraging and colony development. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 103:1-26.

Brown W. L. Jr. (1958) Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 118:173-362.

Burghardt G. M. (1973) Chemical release of prey attack: Extension to naive newly hatched lizards, *Eumeces fasciatus*. *Copeia* 1973:178–181.

Burghardt G. M. et Hess E. H. (1966) Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Science* 151:108–109.

C-D

Calabi P. et Traniello J. F. A. (1989) Behavioral flexibility in age castes of the ant *Pheidole dentata*. *J. Insect Behav.* 2:663-667.

Camazine S., Deneubourg J.-L., Franks N., Sneyd J., Bonabeau E. et Theraulaz G. (2001) *Self-Organization in Biological Systems*, Princeton University Press.

Cammaerts R. et Cammaerts M. C. (1987) Nest topology, nestmate recognition, territorial marking and homing in the ant *Manica rubida* (Hymenoptera, Formicidae). *Biol. Behav.* 12:65-81.

Carlin N. F. et Johnston A. B. (1984) Learned enemy specification in the defense recruitment system of an ant. *Naturwissenschaften* 71:156-157.

Cartar R.V. et Dill. L.M. (1990) Why are bumble bees risk-sensitive foragers? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26:121-127.

Casper G. S. (1985) Prey capture and stinging behavior in the Emperor scorpion, *Pandinus imperator* (Koch) (Scorpiones, Scorpionidae). *J. Arachnol.* 13:277-283.

Cerdá X., Retana J. (1992) A behavioural study of transporters workers in *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera, Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.* 4:359–374.

Chagné P. et Beugnon G. (2001) Familiar routes and spatial memory in the tropical ant *Gigantiops destructor*. *Proc. Meeting European Sections IUSSI Berlin Germany* p. 63.

- Chameron S., Schatz B., Pastergue-Ruiz I., Beugnon G. et Collett T. S. (1998) The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. Proc. R. Soc. Lond. B. 265: 2309-2313.
- Champalbert A. (1985) Ethogénèse du comportement social et variabilité chez la jeune fourmi primitive *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Ponerinae). Thèse Doct. 3^{ème} cycle, Université Paris XIII.
- Chapman R. F., Bernays E. et Stoffaland A. (1987) Perspectives in Chemoreception and Behavior, Springer, New York.
- Chase JM (1998) Central-place forager effects on food web dynamics and spatial pattern in northern California meadows. Ecology 79:1236–1245.
- Cogni R. et Oliveira P. S. (2004a) Patterns in foraging and nesting ecology in the Neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). Insect. Soc. 51:123-130.
- Cogni R. et Oliveira P. S. (2004b) Recruitment behavior during foraging in the Neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae:Ponerinae): Does the type of food matter? J. Insect Behav. 17:443-458.
- Combes M. (1935) Observations d'après lesquelles l'activité des fourmis serait le fait d'une minorité de travailleuses dans les groupements étudiés. Ann. Sci. Nat. (Zool.) 18:97-102.
- Combes M. (1937) Existence probable d'une élite non différenciée d'aspect, constituant les véritables ouvrières chez les *Formica*. C. R. Acad. Sci. Paris. 204:1674-1675.
- Cooper W. E. (2000) Food chemical discrimination by an herbivorous lizard, *Corucia zebrata*. J. Exp. Zool. 286:372–378.
- Cooper W. E., Jr. et Anderson R. A. (2006) Adjusting prey handling times and methods affects profitability in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). Herpetology 62:356-365.
- Corbara B. (1991) L'organisation sociale et sa génèse chez *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). Thèse Paris-Nord, 150 pp.
- Corbara B., Fresneau D., Lachaud J.-P., Leclerc Y. et Goodall G. (1986) An automated photographic technique for behavioral investigations of social insects. Behav. Process. 13:237–249.
- Corbara B., Lachaud J.-P. et Fresneau D. (1986) Organisation sociale d'une fourmi primitive néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger: comparaison de deux méthodes d'enregistrement. Actes Coll. Insectes Soc. 3:153-162.
- Corbara B., Lachaud J.-P. et Fresneau D. (1989) Individual variability, social structure and division of labor in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Formicidae). Ethology 82:89-100.

- Corn M. L. (1980) Polymorphism and polyethism in the neotropical ant *Cephalotes atratus* (L.). Insect. Soc. 27:29-42.
- Crawford D. L. et Rissing S. W. (1983) Regulation of recruitment by individual scouts in *Formica oreas*. Insect. Soc 30:177-183.
- Curio E. (1976) The ethology of predation. Springer, Berlin Heidelberg, New York, 250 pp.
- Daly-Schveitzer S., Beugnon G. et Lachaud J-P. (2002) Facteurs influençant le choix de la stratégie prédatrice chez la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). Actes Coll. Insectes Soc. 15:23-26.
- Daly-Schveitzer S., Beugnon G. et Lachaud J-P. (2007) Prey weight and overwhelming difficulty impact the choice of the predatory strategy in a neotropical ant *Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith). Insect. Soc. 54:319-328.
- Daly-Schveitzer S., Schatz B., Cadena A. et Lachaud J-P. (2001) Écologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). Actes Coll. Insectes Soc. 14:81-85.
- de Biseau J.C. et Pasteels J.M. (1994) Regulated food recruitment through individual behaviour of scouts in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). J. Insect Behav. 7:767-777.
- de Biseau J.C. et Pasteels J.M. (2000) Response thresholds to recruitment signals and the regulation of foraging intensity in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). Behav. Process. 48:137-148.
- De La Mora Rodríguez A. A. (2006) Flexibilidad en el comportamiento de depredación de la hormiga *Odontomachus opaciventris* Forel (Hymenoptera : Formicidae : Ponerinae). MSc thesis, El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Mexico. 100pp.
- Deffernez L., Champagne P., Verhaeghe J. C., Josens G. et Loreau M. (1990) Analysis of the spatio-temporal niche of foraging grassland ants in the fields. Insect. Soc. 37:1 – 13.
- Dejean A. (1982) Quelques aspects de la prédation chez des fourmis de la tribu des Dacetini (Formicidae: Myrmicinae). Thèse Doct. d'État, Toulouse.
- Dejean A. (1987) Effect of starvation on the predatory behavior of *Serrastruma serrula* workers (Formicidae- Myrmicinae). Sociobiology. 13:119-132.
- Dejean A. (1988) La predation chez *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae; Ponerinae). Actes Coll. Insectes. Soc. 4:156-164.
- Dejean A. (1991) Le comportement prédateur de *Pachycondyla soror*. Entomol. Exp. Appl. 58:123-135.
- Dejean A. et Bashingwa E. P. (1985) La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae-Ponerinae). Insect. Soc. 32:23-42.

- Dejean A. et Benhamou S. (1993) Orientation and foraging movements in a patchy environment by the ant *Serrastruma lujae* (Formicidae-Myrmicinae). Behav. Process. 30:233-243.
- Dejean A. et Beugnon G. (1991) Persistent intercolonial trunk route-marking in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae): Tom Thumb's versus Ariadne's orienting strategies. Ethology 88:89-98.
- Dejean A. et Lachaud J.-P. (1992) Growth related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). Ins. Soc. 39:129-143.
- Dejean A., Lachaud J. P., et Beugnon G. (1993). Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. J. Ethol. 11:43-53.
- Dejean A., Schatz B. et Kenne M. (1999) How a group foraging Myrmicine ant overwhelms large prey items (Hymenoptera: Formicidae) Sociobiology 4:407-418.
- Dejean A., Schatz B., Orivel J. et Beugnon G. (1999) Prey capture behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a specialist predator of earthworms. Sociobiology 34:545-554.
- Dejean A., Suzzoni J.-P. et Schatz B. (2001) Behavioral adaptations of an African ponerine ant in the capture of millipedes. Behaviour 138:981-996.
- Deneubourg J.-L. et Goss S. (1989) Ethol. Ecol. Evol. 1:295; Bonabeau E. and Theraulaz G., Intelligence Collective (Paris, Hermès, 1994).
- Deneubourg J.-L., Goss S., Pasteels J. M. et Josens G. (1985) Le rôle de la mémoire et de la taille des ouvrières dans le bilan énergétique du fourragement des fourmis. Actes Coll. Insectes Soc. 2:167-176.
- Deneubourg J.-L., Goss S., Pasteels J. M., Fresneau, D. et Lachaud J.-P. (1987) Self-organization mechanisms in ant societies (II): Learning in foraging and division of labor. In: From Individual to Collective Behavior in Social Insects (Experientia suppl., 54) (J. M. Pasteels et J.-L. Deneubourg Eds.) pp. 177-196. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Detrain C. et Deneubourg J. L. (1997) Scavenging by *Pheidole pallidula*: a key for understanding decision-making in systems in ants.
- Detrain C., Deneubourg J. L. et Pasteels J. M. (1999) Decision-making in foraging by social insects. In: Information processing in social insects. Detrain C., Deneubourg J.L. et J.M. Pasteels (eds), Birkhauser Verlag, Basel, pp. 331-354.
- Detrain C., Natan C. et Deneubourg J.-L. (2001) The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants. Naturwissenschaften 88:171-174.
- Detrain C. et Pasteels J. M. (1991) Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant *Pheidole pallidula*. J. Insect Behav. 4:157-177.

Detrain C., Pasteels J. M., Deneubourg J.-L. et Goss S. (1990) Prey foraging by the ant *Pheidole pallidula*: decision-making systems in food recruitment. In: GK Veeresh, B. Mallik, CA Viraktamah (eds): Social insects and the environment. Oxford and IBH publishing, New Dehli, 500-501.

Devigne C. et Detrain C. (2002) Collective exploration and area marking in the ant *Lasius niger* Insect. Soc. 49:357-362.

Di Silvestre I., Novelli O. et Bogliani G. (2000) Feeding habits of the spotted hyaena in the Niokolo Koba National Park, Senegal. Afr. J. Ecol. 38:102-107.

Díaz-Fleischer F. (2005) Predatory behaviour and prey capture decision making by the web-weaving spider *Micrathena sagittata*. Can. J. Zool. 83:268-273.

Dittman A.H., Brown G.S. & Foote C.J. (1998) The role of chemoreception in salmon-egg predation by coastrange (*Cottus aleuticus*) and slimy (*C. cognatus*) sculping in Iliamna Lake, Alaska. Can. J. Zool. 76:406-413.

Djieto-Lordon C., Orivel J. et Dejean A. (2001) Predatory behavior of the African ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera: Formicidae) Sociobiology 38:303-315.

Dorman C. et Gaudiano P. (1995) Motivation. To appear in Arbib, M. (Ed.), Handbook of Brain Theory and Neural Networks. Cambridge, MA: MIT Press.

Duffield, R. M. et Blum, M. S. (1975) Methyl 6-methyl salicylate: identification and function in a ponerine ant (*Gnamptogenys pleurodon*). Experientia 31:466.

Duncan, F.D. (1999) The ponerine ant *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi* Forel carries loads economically. Physiol. Biochem. Zool. 72:71-77.

Duncan F. D. et Crewe R. M. (1993) A comparison of the energetics of foraging of three species of *Leptogenys* (Hymenoptera, Formicidae). Physiol. Entomol. 18:372-378.

Durou S., Lauga J. et Dejean A. (2000) Intensive food searching in humid patches: adaptation of a myrmicine ant to environmental constraints. Behaviour 138:251-259.

Dyer F. C., Gill M. et Sharbovski J. (2002) Motivation and vector navigation in honey bees. Naturwissenschaften 89:262-264.

E-F

Enders F. (1975) The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae, and Salticidae). Am. Nat. 109:737-763

Eriksson E. S. (1985) Attack behaviour and distance perception in the Australian bulldog ant *Myrmecia nigriceps*. J. Exp. Biol. 119:115-131.

Eveleigh E. S. et Chant D. A. (1981) Experimental studies on acarine predator-prey interactions: effects of predator age and feeding history on prey consumption and the functional response (Acarina: Phytoseiidae). Can. J. Zool. 59:1387-1406.

- Fewell J. H. (1988) Energetic and time costs of foraging in harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. Behav. Ecol. Sociobiol. 31:9-15.
- Fewell J. H., Harrison J. F., Lighton J. R. B. et Breed M. D. (1996) Foraging energetics of the ant, *Paraponera clavata*. Oecologia 105:419-427.
- Fewell J. H. et Page R. E. Jr (1999) Emergence of division of labor in forced associations of normally solitary ant queens. Evol. Ecol. Res. 1:537-548.
- Fewell J. H. et Page R. E. Jr (2000) Colony-level selection effects on individual and colony foraging task performance in honeybees, *Apis mellifera* L. Behav. Ecol. Sociobiol. 48:173-181.
- Fourcassié V. (1986) Retour au nid et mécanismes d'orientation chez les ouvrières de la fourmi rousse des bois sur l'aire d'affouragement d'une colonie polycalique. Actes coll. Insectes. soc. 3:243-259.
- Fourcassié V. et Beugnon G. (1988) How do red wood ants orient when foraging in a three dimensional system? I. Laboratory experiments. Insect. soc. 35:92-105.
- Fourcassié V. et Traniello J. F. A. (1993) Effects of food-searching behaviour in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera, Formicidae): response of naive foragers to protein and carbohydrate food. Anim. Behav. 47:287-299.
- Fourcassié V. et Traniello J. F. A. (1994) Food searching behaviour in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera, Formicidae): response of naive foragers to protein and carbohydrate food. Anim. Behav. 48:69-79.
- Fowler H. G. (1980) Populations, prey capture and sharing, and foraging of the Paraguayan ponerine *Odontomachus chelifer* Latreille. J. Nat. Hist. 14:79-84.
- Franks N. R. (1986) Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 18:425-429.
- Fresneau D. 1984. Développement ovarien et status social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym., Formicidae, Ponerinae). Ins. Soc. 31:387-402.
- Fresneau, D. (1985) Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. Ins. Soc. 32:109-116.
- Fresneau D. et Dupuy P. (1988) A study of polyethism in a ponerine ant *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). Anim. Behav. 36:1389-1399.
- Fresneau D., Garcia-Pérez J. et Jaisson P. (1982) Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: Social Insects in the Tropics (P. Jaisson Ed.), Presses de l'Université Paris-Nord, Paris, vol.1, pp. 129-155.

G-H-I

- Galef B. G., Jr et Henderson P. W. (1972) Mother's milk: a determinant of the feeding preferences of weaning rat pups. J. Comp. Physiol. Psychol. 78:213-219.

- Gill F. & Wolf L. (1975) Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology* 56:333–345.
- Gobin B., Peeters C. et Billen J. (1998a) Colony reproduction and arboreal life in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Netherlands J. Zool.* 48:53-63.
- Gobin B., Peeters C., Billen J. et Morgan E. D. (1998b) Interspecific trail following and commensalism between the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* and the formicine ant *Polyrachys rufipes*. *J. Insect. Behav.* 11:361-369.
- Gordon D.M. (1989) Dynamics of task switching in harvester ants. *Anim. Behav.* 38:194-204.
- Gordon D.M. (1991) Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *Am. Nat.* 138:379-411.
- Gordon D. M. (2002) The regulation of foraging activity in red harvester ant colonies. *Am. Nat.* 159:509-518.
- Gordon D.M. (2003) The organization of work in social insect colonies. *Complexity* 8:43-46.
- Goss S., Fresneau D., Deneubourg J. L., Lachaud J.-P. et Valenzuela-Gonzalez J. (1989) Individual foraging in the ant *Pachycondyla apicalis*. *Oecologia* 80:65-69.
- Griffiths R.J. (1980) Filtration, respiration and assimilation in the black mussel *Chovomytilus meridionalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3:63-70.
- Guthrie E. R. (1935) *The psychology of learning*. Harper & Row, New York, 258 pp.
- Hahn M. et Maschwitz U. (1985) Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant *Messor rufitarsis*. *Oecologia* 68:45-51.
- Haskins C. P. et Haskins. E. F. (1983) Situation and location-specific factors in the compatibility in *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Psyche* 90:163-174.
- Heredia A. and Detrain C. (2005) Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. *Behav. Proc.* 70(3):289-300.
- Hölldobler B. (1976) Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex* (Hym., Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 1:3-44.
- Hölldobler B. et Traniello J. F. A. (1980) The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla* (= Termitopone) *laevigata*. *J. Chem. Ecol.* 6:883-893.
- Hölldobler B. et Wilson E. O. (1977) The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64:8–15.
- Hölldobler B. et Wilson E. O. (1990) *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 pp.

Holling C. S. (1996) The functional response of vertebrate predator to prey density. Mem. Entomol. Soc. Can. 48:1-86.

Hori, M. (1999) Role of host plant odors in the host finding behaviors of aphids. App. Entomol. Zool. 34:293-298.

Houston A., Clark C., McNamara J. & Mangel M. (1988) Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. Nature 332: 29-34.

Howard D. F. and Tschinkel W. (1980) The effect of colony size and starvation on food flow in the fire ants, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 293–300.

Huang Z.-Y. et Otis G.W. (1991) Inspection and feeding of larvae by worker honey bees (Hymenoptera: Apidae): Effect of starvation and food quantity. Journal of Insect Behavior 4:305-317.

J-K-L

Jaffé K. et Deuneubourg J.-L. (1992) On foraging, recruitment systems and optimum number of scout in eusocial colonies. Insect. Soc. 39:201-213.

Jahyny B., Delabie J. et Fresneau D. (2002) Mini-sociétés sans reine chez le genre néotropical *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Formicidae : Ponerinae). Actes Coll. Insectes Soc. 15:33-37.

Jaisson P., Fresneau D. et Lachaud J.-P. (1988) Individual traits of social behavior in ants. Interindividual behavioral variability in social insects. R. L. Jeanne. Boulder, Westview Press:1-51.

Jaisson P., Fresneau D., Taylor R. W. et Lenoir A. (1992) Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* Clark. Insect. Soc. 39:425-438.

Johnson L. K., Hubbell S. P. et Feener D. H. (1987) Defense of food supply by eusocial colonies. Amer. Zool. 27:347–358

Johnson C. A., Lommelen E., Allard D. et Gobin B. (2003) The emergence of collective foraging in the arboreal *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). Naturwissenschaften 90:332-336.

Josens R. B. et Roces F. (2000) Foraging in the ant *Camponotus mus*: nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. J. Ins. Physiol. 46:1103-1110.

Kaptein N., Billen J. et Gobin B. (2005) Larval begging for food enhances reproductive options in the ponerine ant *Gnamptogenys striatula*. Anim. Behav. 69:293–299.

Knoppien P., van der Pers J. N. C. et van Delden W. (2000) Quantification of locomotion and the effect of food deprivation on locomotor activity in *Drosophila* J. Insect Behav. 13:27-42.

Kause J. et Ruxton G. D. (2002) Living in groups. Oxford series in ecology and evolution. Oxford university press. 240 pp.

Krebs J. R. (1981). Optimal foraging: decision rules for predators. In Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach (ed. J. R. Krebs and N. B. Davies), pp. 23-63. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Krebs J. R. et Davies N. B. (1993) An introduction to behavioural ecology. 3rd Edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Kugler C. (1984) Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. Biotropica 16:227-234.

Lachaud J.-P. (1985) Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum*). Sociobiology 11:133-142.

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., Beugnon G. et Fresneau D. (1994) Coopération chez les insectes sociaux : la division du travail et sa régulation chez les fourmis. In Systèmes coopératifs : de la Modélisation à la Conception (B. Pavard (sous la direction de)) pp. 207-236. Edition « Atelier cognition partagée-PRESCOT-Toulouse », Coll. Travail, OCTARES, Toulouse.

Lachaud J.-P., Daly-Schveitzer S., Cadena Carrión A., Beugnon G. et Pérez-Lachaud G. (2005) Estructura de las colonias y poliginia en la hormiga neotropical *Gnamptogenys sulcata* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). Entomol. Mex. 4:176-179.

Lachaud, J.-P. et Dejean A. (1991) Etude critique de la fondation des colonies en claustration totale chez les ponérines du genre *Brachyponera*. Actes Coll. Insectes Soc. 7:59-66.

Lachaud J.-P. et Dejean A. (1994) Predatory behavior of a seed-eating ant: *Brachyponera senaarensis*. Entomol. Exp. Appl. 72:145-155.

Lachaud J.-P. et Fresneau D. (1987) Social regulation in ponerine ants. In: From individual to collective behavior in social insects (Experientia suppl. 54) (J. M. Pasteels et J.-L. Deneubourg Eds.) pp. 197-218. Birkhäuser Verlag, Basel.

Lachaud J.-P., Fresneau D. et Corbara B. (1988) Mise en évidence de sous-castes comportementales chez *Amblyopone pallipes*. Actes Coll. Insectes Soc. 4:141-147.

Lachaud J.-P., Fresneau D. et García-Pérez J. (1984) Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). Folia Entomol. Mex. 61:159-177.

Lachaud J.-P., López Méndez J. A., Schatz B., De Carli P. et Beugnon G. (1996). Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agrosystème néotropical. Actes Coll. Insectes Soc. 10:67-74.

Lamine K., Lambin M. et Alauzet C. (2005) Effect of starvation on the searching path of the predatory bug *Deraeocoris lutescens*. BioControl 50:717-727.

Lattke J. E. (1990) Revisión del género *Gnamptogenys* Roger en Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Terramaris* 2:1-46.

Lattke, J. E. (1995) Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *J. Hym. Res.* 4:137-193.

Lenoir A. (1979) Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger* L. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 113:79-314.

Lenoir A. (1981) Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L. *Sociobiology* 6:153-178.

Lenoir A. (1987) Factors determining polyethism in social insects. In: From individual to collective behavior in social insects (*Experientia suppl.* 54) (J. M. Pasteels et J.-L. Deneubourg Eds), pp. 219-240. Birkhäuser Verlag, Basel.

Lenoir A. et Ataya H. (1983) Polyéthisme et répartition des niveaux d'activités chez la fourmi *Lasius niger* L. *Z. Tierpsychol.* 63:213-232.

Lévieux J. (1966) Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hym. Formicidae). *Insect. Soc.* 13:117-126.

Lighton J. R. B., Bartholomew G. A. et Feener D. H. (1987) Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf-cutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiol. Zool.* 60:524-537.

Longhurst C. et Howse P. E. (1979) Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Insect. Soc.* 26:204-215.

Longino J. T. (1998) *Ants of Costa Rica*. The Evergreen State College, Olympia, WA. <http://www.evergreen.edu/ants/genera/gnamptogenys/species/tornata/tornata.html>.

López F., Acosta F. J. et Serrano J. M. (1993) Responses of the trunk routes of a harvester ant to plant density. *Oecologia* 93:109-113.

López F., Serrano J. M. & Acosta F. J. (1994) Parallels between the foraging strategies of ants and plants. *Trends Ecol. Evol.* 9:150-3.

M-N-O

MacArthur R. H. and Pianka E. R. (1966). On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100:603-9.

Macquart D., Garnier L., Combe M. et 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.

Mailleux A.-C., Deneubourg J.-L et Detrain C. (2003a) How does colony growth influence communication in ants? *Insect. Soc.* 50:24-31.

Mailleux A.-C., Deneubourg J.-L et Detrain C. (2003b) Regulation of ants' foraging to resource productivity. *Proc. R. Soc. Lond.* 270:1609-1616.

- Mailleux A.-C., Detrain C. et Deneubourg J.-L. (2000) How do the ants assess food volume? *Anim. Behav.* 59:1061-1069.
- Mailleux A.-C., Detrain C. et Deneubourg J.-L. (2005) Triggering and persistence of trail-laying behaviour of *Lasius niger*. *J. Insect Physiol.* 51:297-304.
- Mailleux A.-C., Detrain C. et Deneubourg J.-L. (2006) Starvation drives a threshold triggering communication. *J. Exp. Biol.* 209:4224-4229.
- Masuko K. (1996) Temporal division of labor among workers in the ponerine ant, *Amblyopone silvestrii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 28:131–151.
- Medan V. et Josens R. B. (2005) Nectar foraging behaviour is affected by ant body size in *Camponotus mus*. *J. Insect Physiol.* 51:853-860.
- Mercier J.-L. et Lenoir A. (1999) Individual flexibility and choice of foraging strategy in *Polyrhachis laboriosa* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.* 46:267–272.
- Meriggi A., Brangi A., Matteucci C. et Sacchi O. (1996) The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. *Ecography* 19(3):287–295.
- Meudec M. (1973). Note sur les variations individuelles du comportement de transport du couvain chez les ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, ser. D* 277:357-360.
- Meudec M. et Lenoir A. (1982). Social responses to variation in food supply and nest suitability in ants (*Tapinoma erraticum*). *Anim. Behav.* 30:284-292.
- Milinski M. (1982). Optimal foraging: the influence of intraspecific competition on diet selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11:109-115.
- Milinski M. et Heller R. (1978). Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature* 275:642-644.
- Mirenda J. T. et Vinson S. B. (1981) Division of labour and specification of castes in the red imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Anim. Behav.* 29:410-420.
- Miyatake T. (2001) Effects of Starvation on Death-Feigning in Adults of *Cylas formicarius* (Coleoptera: Brentidae) *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94(4):612-616.
- Mondor E. B. et Roitberg B. D. (2000) Has the attraction of predatory coccinellids to cornicle droplets constrained aphid alarm signaling behavior? *J. Ins. Behav.* 13:321-329.
- Moffet M. W. (1986) Trap-jaw predation and other observations on two species of *Myrmoteras* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* 33:85-99.
- Moffett M. W. (1988) Foraging dynamics in the group-hunting myrmicine ant, *Pheidolegeton diversus*. *J. Insect Behav.* 1:309-331.

Möglich, M. et Hölldobler B. (1974). Social carrying behavior and division of labor during nest moving in ants. *Psyche* 81:219-236.

Möglich M. et Hölldobler B. (1975). Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.* 101:275-288

Nevitt G. A. (2000) Olfactory foraging by antarctic procellariiform seabirds: Life at high reynolds numbers. *Biol. Bull. Woods Hole.* 198:245–253.

Nieh J. C., Kruizinga K., Barreto L. S., Contrera F.A. L. et Imperatriz-Fonseca V. L. (2005) Effect of group size on the aggression strategy of an extirpating stingless bee, *Trigona spinipes*. *Ins. Soc.* 52:147–154.

Nielsen M. G., Jensen T. F. et Holm-Jensen I. (1982) Effect of load carriage on the respiratory metabolism of running worker ants of *Camponotus herculeanus* (Formicidae). *Oikos* 39:137-142.

Nonacs P. (1988) Queen number in colonies of social hymenoptera as kin-selected adaptation. *Evolution* 42:566-580.

Nonacs R. et Dill L. M. (1990). Mortality risk versus food quality trade-offs in a common currency: patch preferences. *Ecology* 71:1886-1892.

Orivel J. et Dejean A. (2001) Comparative effect of the venoms of ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae). *Toxicon* 39:195-201.

Orivel J., Souchal A., Cerdan P. et Dejean A. (2000) Prey capture behavior of the arboreal ponerine ant *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35:131-140.

Oster G. et Wilson E. O. (1978) Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton, 352 pp.

Ouellette G. D., Fisher B. L. et Girman D. J. (2006) Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 40:359-369.

P-Q-R

Page R. E., Erber J. et Fondrik M. K., (1997) The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behaviour of honeybees (*Apis mellifera* L.). *J. Comp. Physiol. A* 182:489–500.

Peeters C. (1997) Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. pp. 372-391 Dans: Choe, J. et Crespi B. (eds) *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.

Peeters C. et Crewe R. (1987) Foraging and recruitment in ponerine ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 94:201–214.

- Pérez-Bautista M., Lachaud J-P., et Fresneau D. (1985) La división del trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 65:119-130.
- Pie M. R. (2002) Behavioral repertoire, age polyethism and adult transport in *Ectatomma opaciventre* (Formicidae: Ponerinae). *J. Insect Behav.* 15:25-35.
- Porter S. D. et Josens C. D. (1981) Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheei*: a disposable caste? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9:247-256.
- Portha S., Deneubourg J.-L. et Detrain C. (2004) How food type and brood influence foraging decision of *Lasius niger* scouts? *Anim. Behav.* 68:115-122.
- Possingham, H. P. (1989). The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *Am. Nat.* 133:42-60.
- Pratt S. C. (1989) Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- Pratt S. C. (1994) Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae, Ponerinae). *Insect. Soc.* 41:255-262.
- Price P. W. (1971) Niche breadth and dominance of parasitic insects sharing the same host species. *Ecology* 52:587-596.
- Punzo F. et Alton L. (2002) Evidence for the use of chemosensory cues by the alligator snapping turtle, *Macrolemys temminckii*, to detect the presence of musk and mud turtles. *Fla. Sci.* 65:134-138.
- Punzo F. et Kukoyi. O. (1997) The effects of prey chemical cues on patch residence time in the wolf spider *Trochosa parthenus* (Chamberlin) (Lycosidae) and the lynx spider *Oxyopes salticus* Hentz (Oxyopidae). *Bull. Brit. Arachn. Soc.* 10:323-326.
- Pyke G. H. (1974) Studies in the foraging efficiency of animals. Ph.D. Thesis, Univ. of Chicago.
- Pyke G. H., Pulliam H. R. et Charnov E. L. (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52:137-154.
- Rangen S. A., Clark R. G. et Hobson K. A. (2000) Visual and olfactory attributes of artificial nests. *Auk.* 117:136-146.
- Rauter C. M. et Moore A. J. (1999) Do honest signalling models of offspring solicitation apply to insects? *Proc. Royal Soc. London, B* 266:1691-1696.
- Rebach S. (1996) Role of prey odor in food recognition by rock crabs, *Cancer irroratus* Say. *J. Chem. Ecol.* 22:2197-2207.
- Rein J. O. (1993) Sting use in two species of *Parabuthus* scorpions (Buthidae) J. *Arachnol.* 21:60-63.

Richards S. A. (2002) Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. *Behav. Ecol.* 13:427–438.

Robertson P. S. (1971) Pheromones involved in aggressive behaviour in the ant *Myrmecia gulosa*. *J. Insect Physiol.* 17:691-715.

Robinson G. E. (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annu. Rev. Entomol.* 37:637-665.

Robinson G. E. et Page (1995) Genotypic constraints on plasticity for corpse removal in honey bee colonies. *Anim. Behav.* 48-4:867-876.

Robson S. K. et Traniello J. F. A. (1999) Key individuals and the organisation of labor in ants. pp. 239-259. In : Detrain C., Deneubourg J. L. et Pasteels J. Edits. *Information processing in social insects*. Birkhauser Verlag.

Rubin M., Lachaud J.-P. et Fresneau D. (1989) La structure sociale chez *Ectatomma quadridens* : comparaison au sein du genre *Ectatomma*. *Actes Coll. Insectes Soc.* 5:265-273.

S-T-U-V

Sakata H. (1994). How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Res. Popul. Ecol.* 36:45-51.

Sakata H. (1995). Density-dependant predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicallis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae). *Res. Popul. Ecol.* 37:159-164.

Schatz B., Beugnon G., Lachaud J.-P. (1994) Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.* 48:236-238.

Schatz B., Lachaud J.-P. et Beugnon G. (1995) Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 26:269-282.

Schatz B., Lachaud J.-P. et Beugnon G. (1996) Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae; Ponerinae). *Insect. Soc.* 43:111-118.

Schatz B., Lachaud J.-P. et Beugnon G. (1997) Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40:337-349.

Schatz B., Lachaud J.-P. et Beugnon G. (1999a) Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum*. *J. Exp. Biol.* 202:1897-1907.

Schatz B., Lachaud J.-P. et Weislo W. T. (1999b) Chasse en embuscade chez la fourmi néotropicale, *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Soc.* 12:65-72.

- Schilman P. E. and Roces F. (2003) Assessment of nectar flow rate and memory for patch quality in the ant *Camponotus rufipes*. *Anim. Behav.* 66:687-693.
- Schilman P. E. and Roces F. (2006). Foraging energetics of a nectar-feeding ant: metabolic expenditure as a function of food-source profitability. *J. Exp. Biol.* 209:4091-4101
- Schmid-Hempel P. (1990) Reproductive competition and the evolution of work load in social insects. *Am. Nat.* 135:501–526.
- Schmid-Hempel P. (1991) The ergonomics of worker behavior in social Hymenoptera. *Adv Study Behav* 20:87-134.
- Seeley T. D. (1995) *The Wisdom of the Hive*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Seeley T. D., Camazine S., et Sneyd J. (1991) Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28:277-290.
- Sempo G. et Detrain C. (2004) Between-species differences of behavioural repertoire of castes in *Pheidole* ant genus: methodological artefact? *Insect. Soc.* 51:48-54.
- Shoener T. W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2:369-404.
- Slack R. S. (1975) Effects of prey size on Loggerhead Shrike predation. *Auk* 92:812-814.
- Smiseth P. T. et Moore A. J. (2002) Does resource availability affect offspring begging and parental provisioning in a partially begging species? *Anim. Behav.* 63:577-585.
- Stephens D. W. et Krebs J. R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton. NJ: Princeton University Press.
- Sumpter D. J. T. et Pratt S. C. (2003) A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53:131-144.
- Thomas M. L. et Frameneau V. W. (2005) Foraging decisions of individual workers vary with colony size in the greenhead ant *Rhithidoponera metallica* (Formicidae, Ectatomminae). *Insect. Soc.* 52:26-30.
- Traniello J. F. A. (1977) Recruitment behavior, orientation, and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Hymenoptera: Formicidae) *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:61-79.
- Traniello, J. F. A. (1978) Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science* 202:770-72.
- Traniello J. F. A. (1983) Social organization and foraging success in *Lasius neoniger* (Hymenoptera: Formicidae): behavioral and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia* 59:94-100.

Traniello J. F. A. (1988) Variation in foraging behavior among workers of the ant *Formica schaufussi*: ecological correlates of search behavior and the modification of search pattern. In: Interindividual Behavioral Variability in Social Insects, ed. R. L. Jeanne, pp. 91-112. Boulder, Colorado: Westview.

Traniello J. F. A. (1989) Foraging strategies of ants. *Annu Rev Entomol* 34:191-210.

Trivers R. L. (1985) *Social Evolution*. Benjamin Cummings, Menlo Park.

Uezu K. (1977) On the foraging activity of *Diacamma rugosum*. *Biol. Mag. Okinawa* 15: 5-17. (in Japanese).

Vélez M., Bustillo A. E. et Posada F. (2003). Depredación de *Hypothenemus hampei* por *Solenopsis geminata* y *Gnamptogenys* sp. (Hymenoptera: Formicidae). Res. 30 Congr. Soc. Colomb. Entomol., Univ. Auton. Cali, Bolivia, p. 26.

Verron H. (1974) Note sur l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger*. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)*. 285:419-421.

Verron H. (1976) Note sur la stabilité de certains traits éthologiques chez les ouvrières de *Lasius niger*. *C. R. Acad. Sci. Paris D* 283:671-674.

Via S. (1977) Visually mediated snapping in the bulldog ant: a perceptual ambiguity between size and distance. *J. Comp. Physiol.* 121:33-51.

Villet M. H. (1991) Quantifying tasks and roles in insect societies. *S. Afr. J. Zool.* 26:182-187.

W-X-Y-Z

Walker S. E., Marshall S. D., Rypstra A. L. et Taylor D. H. (1999) The effects of hunger on locomotory behaviour in two species of wolf spider (Araneae, Lycosidae). *Anim. Behav.* 58:515-520.

Wallis D. I. (1962). The relation between hunger, activity and worker function in an ant colony. *Proc. Zool. Soc. Lond. B* 139:589-605.

Watson J. B. (1913) Psychology as the behaviorist views it. *Psychol. Rev.* 20:158-177.

Wehner R. (1987) Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahara Desert) and *Ocymyrmex* (Namib Desert). In: J. M. Pasteels, J.-L. Deneubourg (Eds). *From individual to collective behavior in social insects*. Birkhäuser, Basel, pp. 15-42.

Wehner R. (1992) Arthropods. In: *Animal Homing* (Papi, F., Ed.). Chapman and Hall Animal Behaviour Series, London, pp. 45-144.

Wehner R., Harkness R. D. et Schmid-Hempel P. (1983) Foraging Strategies in Individually Searching Ants *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart*.

- Weidenmüller A. (2001) From individual behavior to collective structure: pollen collection and nest climate control in social bees (PhD dissertation). Würzburg: University of Würzburg.
- Weidenmüller A., Kleineidam C. et Tautz J. (2002). Collective control of nest climate parameters in bumblebee colonies. *Anim. Behav.* 63:1065-1071.
- Weier A. J. et Feener J; D. H. Jr (1995) Foraging in the seed-harvesting ant genus *Pogonomyrmex*: are energy costs important? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36:291-300.
- Weir J. S. (1958) Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. I. *Insect. Soc.* 5:97-128.
- Weir J. S. (1958) Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. II. *Insect. Soc.* 5:315-339.
- Wilson E. O. (1958) The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution* 12:24-31.
- Wilson E. O. (1971) *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 548 pp.
- Wilson E. O. (1975) *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 697 pp.
- Wilson E. O. (1976) The organization of colony defense in the ant *Pheidole dentata* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1:63-81.
- Wilson E. O. (1980) Castes and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae), II: the ergonomic optimization of leaf cutting. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7:157-167.
- Wilson E. O. (1984) The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16:89-98.
- Wilson E. O. (1985) Between-caste aversion as a basis for division of labor in the ant *Pheidole pubiventris* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17:35-37.
- Witte V. et Maschwitz U. (2000) Raiding and emigration dynamics in the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Hymenoptera, Formicidae) *Insect. Soc.* 47:76-83.
- Yosef (1993) Prey transport by loggerhead shrikes. *Condor* 95:321-2

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE	5
1 PRÉSENTATION DE L'ÉCOLOGIE DE L'ESPÈCE ET DU DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL	15
1.1 Présentation de l'écologie et de la reproduction de l'espèce étudiée.....	16
1.2 Les proies sur le terrain et en laboratoire	19
1.3 Méthode d'étude	19
2 OBSERVATIONS SUR L'ORGANISATION SOCIALE	21
2.1 La division du travail et les spécialisations comportementales	22
2.1.1 Introduction.....	22
2.1.2 Méthode d'observation	23
2.1.3 Résultats	24
2.1.4 Discussion	33
2.2 Le polyéthisme d'âge	38
2.2.1 Introduction.....	38
2.2.2 Méthode	39
2.2.3 Résultats	40
2.2.4 Comparaison des profils et discussion	47
3 FLEXIBILITÉ DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR	53
3.1 Introduction.....	54
3.2 Choix de la stratégie prédatrice en fonction des caractéristiques physiques des proies. Importance du poids (Voir Daly-Schveitzer et coll., 2007 en Annexe)	55
3.2.1 Introduction.....	55
3.2.2 Caractérisation des stratégies de chasse employées par les fourrageuses de <i>G. sulcata</i> selon le type, le poids et la taille des proies	56
3.2.3 Discrimination entre le poids et la taille de la proie	66
3.2.4 Impact de la mobilité de la proie sur le comportement prédateur	71
3.2.5 Discussion	72
3.3 Prédation sur deux autres types de proies de petites tailles possédant ou non un système de défense.....	79
3.3.1 Introduction.....	79
3.3.2 Méthodes.....	80
3.3.3 Résultats	81
3.3.4 Discussion	86
3.4 Discussion du chapitre	89
4 MODULATION DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR : EFFETS Á LONG TERME DU JEÛNE SUR LE CHOIX DE LA STRATÉGIE PRÉDATRICE	93
4.1 Introduction.....	94

4.2	Méthode	95
4.3	Expérience 1 : effets d'une période de jeûne de 24 heures	96
4.3.1	Méthode	96
4.3.2	Résultats	98
4.4	Expérience 2 : effets d'une période de jeûne de 48 heures	100
4.4.1	Méthode	100
4.4.2	Résultats	101
4.5	Discussion	105
5	FLEXIBILITÉ DE LA RÉPONSE COMPORTEMENTALE A DIFFÉRENTES DENSITÉS DE PROIES : PERCEPTION OLFACTIVE ET MÉMOIRE	109
5.1	Cinétique d'exploitation d'une source alimentaire constituée d'amas de petites proies de densité variable.....	110
5.1.1	Introduction.....	110
5.1.2	Méthode	110
5.1.3	Résultats : effets de différentes densités de proies sur le comportement prédateur	112
5.1.4	Discussion	124
5.2	Rôle de la perception olfactive et de la mémoire dans la motivation à chasser	127
5.2.1	Introduction.....	127
5.2.2	Méthode	128
5.2.3	Résultats	130
5.2.4	Discussion	133
	DISCUSSION GÉNÉRALE	137
	Effectifs réduits et stratégies de fourragement	138
	Fourragement solitaire et prises de décisions-clefs : rôle de la motivation.....	140
	Coûts énergétiques du choix de la stratégie de transport.....	143
	Motivation individuelle colonie-dépendante et autonomie décisionnelle.....	146
	Perspectives	148
	ANNEXE	151
	LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES	167
	LISTE DES TRAVAUX DE L'AUTEUR	175
	BIBLIOGRAPHIE	179
	TABLE DES MATIÈRES	199

Résumé

Gnamptogenys sulcata est une espèce de fourmi ponéromorphe peu étudiée mais qui présente des caractéristiques intéressantes nous permettant de déterminer l'importance de la motivation individuelle dans la prise de décision comportementale pendant la chasse. Les colonies de *G. sulcata* sont relativement petites (environ 110 individus en moyenne) et la division du travail à l'intérieur de ces sociétés se caractérise par l'existence d'un très faible nombre d'individus (1 à 4) hautement spécialisées dans les activités de fourragement. En régulant à la fois le choix entre le transport solitaire ou collectif et le niveau d'investissement de congénères pour le transport de proies lourdes, les chasseuses solitaires de *G. sulcata* peuvent augmenter l'efficacité du fourragement de la colonie dans son ensemble malgré le très faible nombre d'individus constituant ce groupe élite. Le comportement prédateur change en fonction des caractéristiques statiques (poids, taille, forme) et dynamiques (mobilité et comportement de fuite) de la proie. La chasse est toujours solitaire et la stratégie de transport dépend du poids apparent et pas de la taille ou de la mobilité de la proie: les proies légères sont transportées solitairement alors que les proies lourdes le sont collectivement après recrutement par piste chimique d'un groupe de congénères. Même si le nombre de fourmis recrutées n'est pas strictement corrélé à la taille ou au poids de la proie on a pu montrer l'existence d'une forme primitive de recrutement gradué en comparant les résultats obtenus dans plusieurs expériences où le nombre de recrutées augmente en fonction de la catégorie de proie présentée : poids faible, poids élevé et poids infini.

Une diminution même légère du niveau nutritionnel de la colonie (24 heures de jeûne) entraîne une augmentation de la motivation à chasser et transporter seule des proies de poids plus importants que lorsque les conditions d'apport alimentaire sont normales (apport quotidien). Cet effet est encore plus important si on double la période de jeûne (48 heures). Le décalage du seuil de décision est maintenu pendant une période très longue (plus de 30 jours), même lorsque les conditions d'apport alimentaire normales ont été rétablies et correspondrait à un effet de priming : forme primitive d'apprentissage.

Lorsque les proies ne sont plus présentées de manière unitaire mais en amas de petites proies de densité variable, les chasseuses élites exploitent cette source alimentaire de manière solitaire sans jamais manifester de recrutement. La perception par contact d'au moins une proie encore disponible lors de la chasse d'une des proies entraîne une augmentation de la motivation à revenir à l'aire de chasse en diminuant son temps le passé dans le nid et le temps de retour à l'aire de chasse, de plus le trajet devient rectiligne. Ces trajets sont plus longs et de type exploratoire lorsqu'il n'y a pas eu contact entre la fourmi et la proie ou quand il ne reste plus de proie disponible dans l'aire de chasse. Ces résultats suggèrent l'existence d'une mémoire sensorielle (perception par contact de la présence d'autres proies) et une mémoire spatiale (rectitude des trajets). Les informations ne sont plus retenues si les fourmis sont maintenues dans le nid pendant 60 minutes. L'expérience individuelle permet par une augmentation transitoire de la motivation à chasser d'augmenter son efficacité dans la prédation. Ainsi ce travail de thèse montre l'importance du facteur motivation dans les prises de décisions individuelles par les chasseuses élites de *G. sulcata* qui sont d'une importance capitale pour la survie de la colonie.

Mots clés : *Gnamptogenys sulcata*, Ectatomminae, comportement prédateur, motivation individuelle, poids des proies, prise de décision

Abstract

Gnamptogenys sulcata is a poneromorph ant species very few studied but that presents interesting characteristics that enables us to determine the importance of individual motivation in behavioral decision making during hunting. *G. sulcata* colonies are rather small (around 110 individuals in average) and the division of labor inside these societies is characterized by the existence of a very small number of individuals (1 to 3) highly specialized in foraging activities. By regulating both the choice between solitary and collective transport and the level of investment of nestmates for the transport of heavy prey, solitary hunters of *G. sulcata* can increase foraging efficiency of the whole colony despite the very small number of individuals constituting this elite group. The predatory behavior changes according to static (weight, size and shape) and dynamic (mobility and escape behavior) characteristics of the prey. Hunting is always solitary and the transport strategy depends on the apparent weight and not on the size nor the mobility of the prey: light prey are transported solitarily whereas heavy prey are transported collectively after recruitment by chemical trail of a group of nestmates. Even if the number of recruited ants is not correlated with the size or the weight of the prey, we have shown the existence of a primitive form of graded recruitment by comparing the results obtained in different experiments where the number of recruited ants increases according to the prey weight category presented: light, heavy or infinite weight.

A small decrease of the colony nutritional level (24 hours of starvation) triggers an increase of the motivation to hunt and to transport alone greater prey weights than when the food supply conditions are normal. The displacement of the decision threshold is maintained during a very long time (more than 30 days), even if the normal food supply conditions are reestablished and would correspond to a priming effect: primitive form of learning.

When we are not presenting prey one at a time anymore, but in groups of small prey of variable density, elite hunters exploit this food source solitarily without ever showing any recruitment. The perception by contact of at least one prey still available during the hunting of one of these prey triggers an increase of the motivation to come back to the hunting arena by decreasing its travel time (time spent in the nest and time of return to the arena), the trajectory becomes straight. These trajectories are longer and their type is exploratory when there was no contact between the ant and the prey or when there is no prey left in the hunting arena. These results suggest the existence of a sensorial memory (perception of the presence of other prey) and a spatial memory (straightness of the trajectories). The information are not retained anymore if the ants are maintained in the nest for 60 minutes.

Individual experience enables, by an increase of motivation to hunt, the increase of predation efficiency. This PhD work shows the importance of motivation in individual decision making by elite hunters of *G. sulcata* that have a great importance for colony survivor.

Keywords : *Gnamptogenys sulcata*, Ectatomminae, predatory behaviour, individual motivation, prey weight, decision-making