

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE DE LA FOURMI *GNAMPTOGENYS SULCATA* (PONERINAE, ECTATOMMINI)

Sébastien DALY-SCHVEITZER¹, Bertrand SCHATZ¹,
Alex CADENA² & Jean-Paul LACHAUD^{1,2}

¹ Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale, FRE-CNRS 2382, Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex, France ; ² ECOSUR, Apdo Postal 36, Tapachula, Mexique

Résumé : *Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith) est une fourmi ponérine néotropicale terricole, fréquente dans les plantations de café et de cacao du sud du Mexique. La taille des colonies, en moyenne d'un peu plus d'une centaine d'individus, peut aller jusqu'à 400. Dans 82% des colonies avec reine (n = 61), plusieurs femelles désailées (de 2 à 14) étaient présentes. L'analyse des différents paramètres ovariens enregistrés lors de la dissection de 38 reines provenant de 10 colonies polygynes a montré qu'il s'agissait bien de polygynie fonctionnelle : toutes possédaient une spermathèque pleine, 16 d'entre elles avaient pondu récemment (présence de corps jaunes) et, au total, au moins 28 étaient physiologiquement fonctionnelles. L'observation détaillée, en laboratoire, du comportement social d'une colonie adulte (1 reine, 60 ouvrières) a fait apparaître des caractéristiques originales par rapport à ce qui avait été décrit pour d'autres espèces de ponérines étudiées dans les mêmes conditions : a) le niveau d'activité général est très élevé, l'inactivité représentant à peine 4 % du profil comportemental de la colonie ; b) l'investissement de la colonie est massivement orienté sur le couvain et concerne tous les individus de la colonie et pas seulement les spécialistes de cette tâche ; c) l'investissement dans le fourrage est extrêmement réduit et ne concerne que des individus-élites très fortement spécialisés. Le comportement prédateur fait appel à deux types de stratégies en fonction de la taille des proies : une stratégie individuelle pour des proies dont le poids ne dépasse pas 12 à 16 fois celui de la chasseuse, une stratégie collective pour des proies de poids supérieur, impliquant alors une phase de recrutement avec dépôt d'une piste chimique.

Mots-clés : *Gnamptogenys sulcata*, biologie reproductrice, division du travail, prédation.

Abstract: Behavioral ecology of the ant *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini).

Gnamptogenys sulcata (Fr. Smith) is a ground-dwelling Neotropical ponerine ant common in coffee and cocoa plantations in southern Mexico. Colony size can reach up to 400 individuals but averages 114,6 (SE: ± 11.2). Most queenright colonies (82%, n = 61) contained several dealated females (range: 2-14). All dealated females (n = 38) from ten polygynous colonies were dissected and the analysis of some ovarian variables showed that functional polygyny was concerned: all females had a full spermatheca, 16 had laid recently (yellow bodies present) and at least 28 were reproductively functional. Carefully laboratory observation of the social behavior of an adult colony (1 queen, 60 workers) showed original characteristics compared to what had been described for other ponerine ant species studied under the same experimental conditions: a) the general level of activity is very high, immobility accounting for only 4% of the colony behavioral profile; b) the behavioral investment of the colony is strongly focused on brood care activities that are performed, more or less, by all members of the colony and not only by a group specialized on that task; c) the investment in foraging is dramatically reduced and only performed by elite-specialists. According to prey size, two predatory strategies may be used: a solitary strategy for prey weighing up to 12-16 times the forager weight, or a collective strategy for heavier prey. In this case, a recruitment phase occurs involving a chemical trail laying.

Key words: *Gnamptogenys sulcata*, reproductive biology, division of labor, predation.

INTRODUCTION

De nombreuses études sur le comportement des fourmis ont été centrées, entre autres, sur la division du travail entre les individus d'une même colonie et sur l'établissement de stratégies de fourrage. D'une façon générale, la reproduction est monopolisée par un ou quelques individus 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 le fourrage (voir revue par Hölldobler et Wilson, 1990). Ce polyéthisme se traduit par l'existence d'un répertoire comportemental spécifique et d'un niveau variable de spécialisation individuelle (Jaisson et coll., 1988). L'adaptation au milieu passe

également par la mise en place de stratégies de fourragement suffisamment flexibles et efficaces pour assurer une alimentation suffisante (voir revue par Hölldobler et Wilson, 1990).

Dans ce cadre, les fourmis ponérines du genre *Gnamptogenys* ont été, jusqu'ici, relativement peu étudiées, même si certaines d'entre elles sont assez communes en milieu tropical. C'est notamment le cas de *Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith), une fourmi ponérine néotropicale fréquente dans les plantations de café et de cacao du sud du Mexique (Lachaud et García Ballinas, 2001) et dont les colonies, relativement petites, se rencontrent au sol ou dans la litière à l'intérieur de branches mortes (Lattke, 1995).

Notre étude a porté sur trois aspects : la biologie reproductive, la structure sociale des colonies et le comportement prédateur. Nous avons surtout caractérisé l'ensemble des comportements de la société et précisé comment la division du travail était réalisée entre les différents membres de la colonie en mettant l'accent sur l'intérieur du nid. Ensuite, l'analyse détaillée du comportement prédateur des fourrageuses a permis la mise en évidence de deux types de stratégies en fonction du poids de la proie. L'ensemble de ces résultats est mis en relation avec le mode de vie de cette espèce.

RÉSULTATS

Biologie reproductive

L'analyse de 61 colonies, récoltées dans des plantations de café et de cacao du Soconusco (État du Chiapas au sud du Mexique) et possédant toutes au moins une femelle désailée, montre que leur taille moyenne est de 114,6 individus (erreur type : $\pm 11,2$) mais peut aller jusqu'à 400 individus. Les ouvrières sont monomorphes et de petite taille (5 à 6 mm ; 2,0 à 2,8 mg).

Dans 82% des colonies récoltées, plusieurs femelles désailées (de 2 à 14) 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 (présence de corps jaunes parfaitement visibles, voir Peeters, 1987). La polygynie chez cette espèce est donc fonctionnelle.

Division du travail

La division du travail a été suivie au laboratoire sur une colonie adulte (1 reine, 60 ouvrières, environ 80 cocons, de nombreuses larves et des œufs). Tous les individus ont été marqués et la colonie, placée dans un nid en plâtre, a été installée dans une pièce expérimentale ($25 \pm 1^\circ\text{C}$; $60 \pm 5\%$ d'humidité). L'enregistrement a été réalisé par balayage visuel (Altmann, 1974) à raison de 8 à 10 par jour sur une semaine. Treize catégories comportementales, obtenues à partir de 41 comportements, ont été croisées pour la construction d'un sociogramme avec huit groupes fonctionnels d'individus, obtenus par une analyse de classification hiérarchique (SPSS 10 Windows) (pour plus de détails, voir Corbara et coll., 1989). Trois grands groupes fonctionnels ont ainsi été déterminés (Fig. 1) : le groupe A (nombre d'individus : $n = 20$), spécialisé dans les activités orientées vers le couvain ; le groupe B ($n = 34$), légèrement spécialisé dans des activités non spécifiques (garde à l'intérieur du nid, toilette individuelle et nettoyage du nid) ; le groupe C ($n = 7$), avec une spécialisation marquée pour les activités orientées vers l'extérieur.

Le niveau d'activité général est très élevé, l'inactivité représentant à peine 4 % du profil comportemental de la colonie. L'investissement de la colonie est massivement orienté sur le couvain (40% de l'activité globale de la colonie) et concerne tous les individus et pas seulement les spécialistes de cette tâche. En dehors d'un taux important de comportements de garde à l'intérieur du nid, *G. sulcata* présente également un comportement original, lié aux soins aux œufs, qui se caractérise par le maintien quasi permanent "hors-sol" des œufs. Ceux-ci sont portés successivement durant de longues périodes par différents individus qui adoptent pour cela une posture particulière, dite "en anneau", maintenant les œufs entre leurs mandibules et leurs pattes en un amas compact.

D'une façon générale, même si toutes les tâches sont réalisées au moins une fois par tous les individus, *G. sulcata* présente des spécialistes, voire des hyper-spécialistes, d'une catégorie comportementale donnée (comme l'individu du groupe 8). L'investissement dans les activités orien-

tées vers l'extérieur du nid est extrêmement réduit (à peine 2,7%) et ne concerne que des individus-élites très fortement spécialisés.

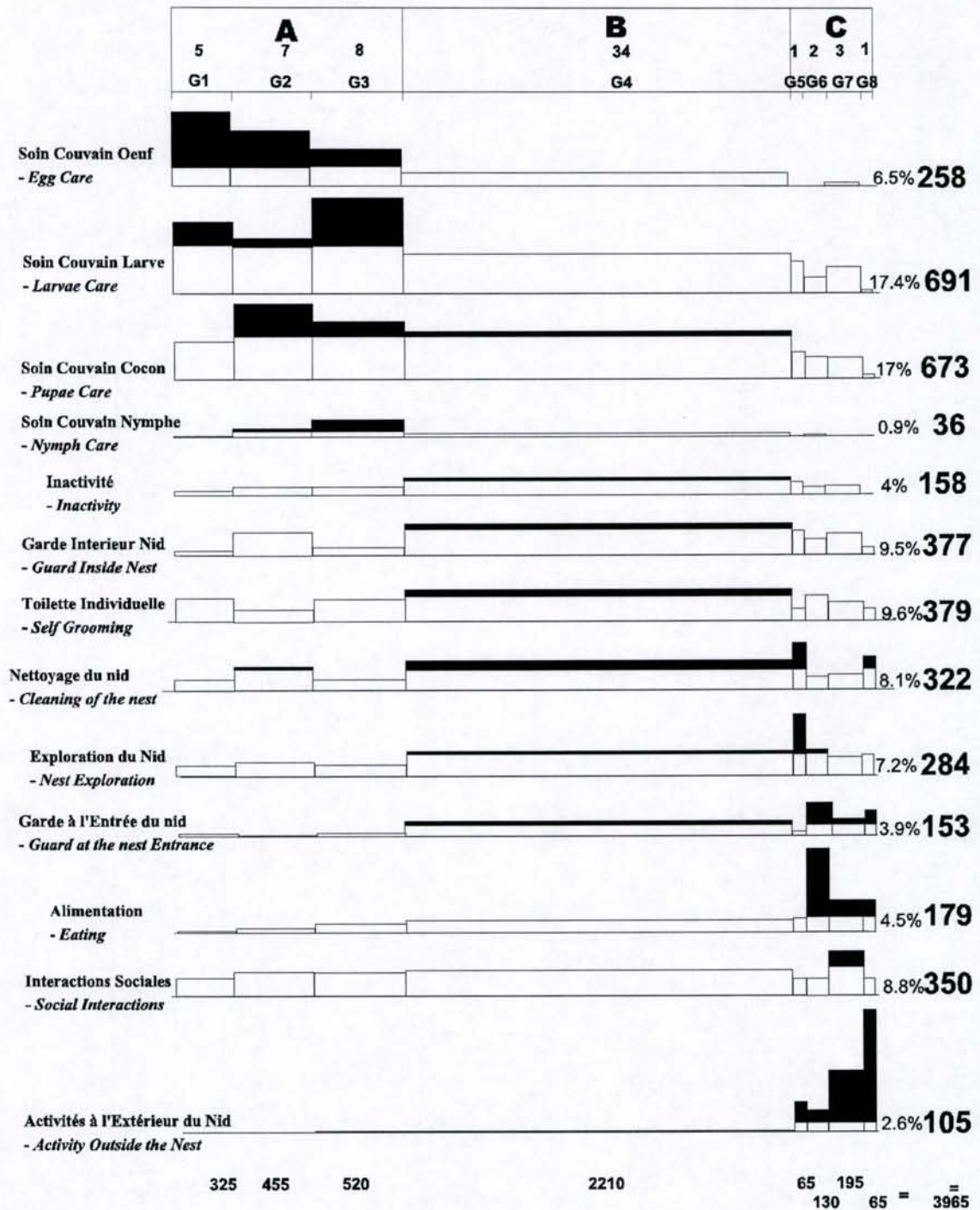


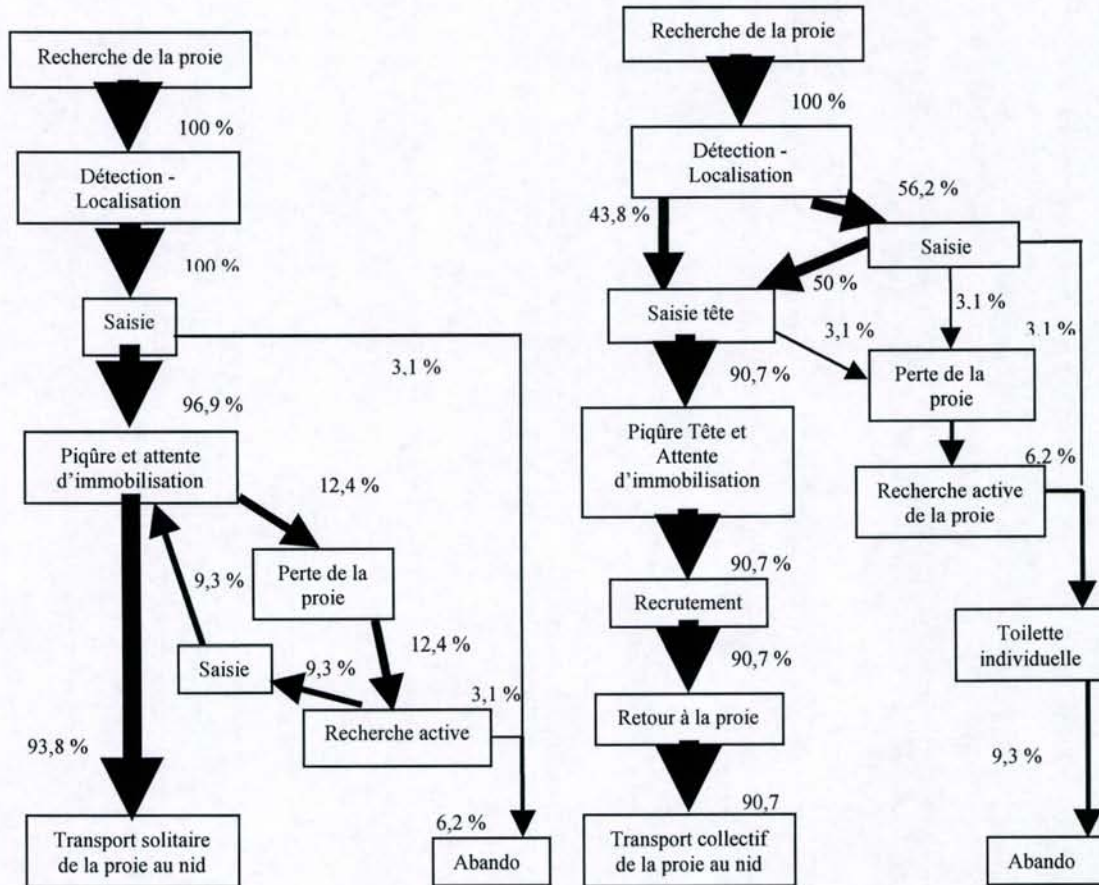
Figure 1. Sociogramme de la colonie (pour plus détails, voir Corbara et coll., 1989)
Colony sociogram (for more details, see Corbara et al., 1989)

Prédation

Deux grands types de stratégie prédatrice ont été définis en fonction du poids des proies vivantes capturées (larves de *Gryllus assimilis*) : la stratégie solitaire (proies de 7,0 à 27,7mg) et la chasse collective (proies de 23,7 à 168,0 mg). Il existe une gamme de poids déclenchant l'une ou l'autre des stratégies, ce qui met en évidence la flexibilité comportementale de la prédatrice découvreuse

de la proie. Le poids des proies peut atteindre jusqu'à 16 fois le poids de la prédatrice pour la stratégie solitaire, et jusqu'à 60 fois pour la stratégie collective.

Les phases communes aux deux stratégies correspondent à la recherche, la détection (par contact ou à une distance ≤ 1 cm), la localisation (orientation des antennes vers la proie et ouverture des mandibules), et même la maîtrise de la proie. Celle-ci débute par la saisie de la proie, qui est rapidement piquée une ou plusieurs fois. La prédatrice attend ensuite son immobilisation en réalisant un ensemble d'actes très ritualisés (mordillements des pattes, de la tête et des antennes) permettant de tester la réactivité de la proie. Le transport jusqu'au nid de la proie par un seul individu correspond à la chasse en solitaire qui est, au total, très efficace (93,8 % des proies) (Fig. 2).



Au cours de la chasse collective (Fig. 3), la fourrageuse laisse la proie immobilisée sur le lieu de capture et retourne au nid pour recruter des congénères (présentes à l'entrée du nid) en traînant l'abdomen, marquant apparemment le substrat d'une piste chimique comme cela a été observé chez d'autres espèces de *Gnamptogenys* (Pratt, 1994 ; Lattke, 1995 ; Gobin et coll., 1998). Elle retourne vers la proie en suivant sa piste, suivie des fourmis recrutées. Une fois que les recrutées débutent le transport de la proie, la recruteuse repart à la recherche d'une nouvelle proie. Cette stratégie est également très efficace puisqu'elle permet de ramener au nid plus de 90% des proies.

DISCUSSION

Par rapport à ce qui a été décrit pour d'autres espèces de ponérines étudiées dans les mêmes conditions, le profil comportemental obtenu pour *G. sulcata* fait apparaître des caractéristiques originales tant en ce qui concerne le niveau général d'activité (l'inactivité représente à peine 4 % du profil comportemental de la colonie au lieu de 11 à 42% chez les autres espèces) que le faible pourcentage des activités orientées vers l'extérieur du nid. Le fort investissement de l'ensem-

ble de la colonie sur les soins au couvain et sa protection (plus de 40% des actes réalisés) apparaît toutefois comme le trait le plus spécifique. Cette hypothèse semble confortée par l'existence, chez cette espèce, d'un comportement original consistant en un maintien quasi permanent "hors-sol" des œufs dans la posture "en anneau". L'ensemble de ces particularités est certainement à mettre en relation avec l'écologie de l'espèce, notamment son mode de nidification (litière, cavités du sol, branches mortes) lié à des zones souvent inondables et facilement accessibles à d'éventuels intrus.

Le faible nombre d'individus investis dans le fourragement implique que les quelques ouvrières spécialisées dans cette fonction effectuent un grand nombre de sorties. Elles ont ainsi l'occasion d'améliorer d'autant leur expérience du milieu et des proies, ainsi que leur capacité à ajuster le choix de la stratégie à adopter (Duncan, 1999). Le choix entre les deux stratégies est vraisemblablement réalisé grâce à la flexibilité comportementale de la fourrageuse en relation avec la perception individuelle des caractéristiques de la proie, notamment de son poids, comme cela a été montré chez une autre Ectatommini (Schatz et coll., 1997). De plus, cette espèce démontre des capacités surprenantes concernant la taille des proies qu'elle est capable de maîtriser (de 16 à 60 fois plus importante que celle d'une ouvrière). Bien que les résultats présentés ici n'aient été obtenus qu'en situation expérimentale de laboratoire, il est probable qu'il en soit de même dans leur milieu naturel où elles peuvent rencontrer un large choix de proies de différentes espèces et donc de taille variable. Ces résultats suggèrent un régime alimentaire prédateur généraliste, voire opportuniste, ce qui semble être le cas de plusieurs espèces de *Gnamptogenys* (Lattke, 1990).

L'ensemble de ces particularités ouvre des perspectives intéressantes en ce qui concerne l'étude de plusieurs aspects du comportement de *G. sulcata*, comme la flexibilité de son polyéthisme et de son mode de recrutement, ou l'analyse du marquage chimique employé au cours de la stratégie collective. De plus, une étude détaillée sur le terrain de son régime alimentaire devrait permettre de préciser ses potentialités en tant qu'agent de contrôle biologique dans les agrosystèmes (notamment café et cacao) néotropicaux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions A. Lenoir pour ses commentaires constructifs sur une version antérieure de ce manuscrit. Ce travail a été réalisé, en partie, grâce à l'appui financier du CONACyT (Projet 28869N).

RÉFÉRENCES

- Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 221-267.
- Corbara, B., J.-P. Lachaud and D. Fresneau, 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Formicidae). *Ethology* 82: 89-100.
- Duncan, F.D., 1999. The ponerine ant *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi* Forel carries loads economically. *Physiol. Biochem. Zool.* 72: 71-77.
- Gobin, B., C. Peeters and J. Billen, 1998. Colony reproduction and arboreal life in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Neth. J. Zool.* 48: 53-63.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Jaisson P., D. Fresneau and J.-P. Lachaud, 1988. Individual traits of social behavior in ants. In: *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects* (R.L. Jeanne, Ed.), Westview Press, Boulder, Colorado. pp. 1-51.
- Lachaud, J.-P. and J.A. García Ballinas, 2001. Diversité de la myrmécofaune (Ponerinae et Cerapachyinae) dans les agrosystèmes de café et cacao au Mexique. *Actes Coll. Ins. Soc.* 14: 95-99.
- Lattke, J.E., 1990. Revisión del género *Gnamptogenys* Mayr en Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Terram.* 2: 1-47.
- Lattke, J.E., 1995. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *J. Hym. Res.* 4: 137-193.
- Peeters, C., 1987. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes soc.* 34: 75-86.
- Pratt, S.C., 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes soc.* 41: 255-262.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 337-349.