

## LA PREDATION CHEZ *PLECTROCTENA MINOR* (FORMICIDÆ: PONERINÆ)

DEJEAN A.\* & SUZZONI J.P.\*\*

\* Laboratoire d'Éthologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F 93430 Villetaneuse.

\*\* Laboratoire d'Entomologie (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier,  
31062 Toulouse Cédex, France.

**Résumé:** Le genre *Plectroctena* est caractérisé par des gynes et des ouvrières pourvues de mandibules hypertrophiées adaptées à la saisie de leurs proies principales : les Iules.

Ces mandibules présentent un dispositif particulier leur permettant de se croiser brusquement en émettant un claquement caractéristique parfaitement audible. Utilisé contre un ennemi, ou éventuellement une proie, ce mouvement des mandibules se traduit par un choc puissant.

Chez cette espèce, lors de la fondation, la jeune reine sort pour chasser et ramène principalement des Termites et des Isopodes. Dans les sociétés plus âgées, les ouvrières pourvoyeuses capturent des proies plus variées. Dans ce régime, les Iules tiennent une grande part.

Une étude éthologique des séquences comportementales au cours de la capture a été entreprise chez la reine et l'ouvrière. Elle met en évidence chez les ouvrières, un recrutement de congénères par piste chimique dans le cas d'un transport de grosses proies.

**Mots-clés:** séquences comportementales, régime alimentaire, capture, recrutement.

**Title:** Predation in *Plectroctena minor* (Formicidæ, Ponerinæ)

**Summary:** The genus *Plectroctena* is characterized by gynes and workers equipped with hypertrophied mandibles adapted to the seizure of their principal prey: the Julid millipedes.

These mandibles present a peculiar apparatus which permits them to cross suddenly with a characteristic snap. Against an enemy or eventually a prey, this movement of the mandibles creates a forceful shock.

In the incipient societies, the young queen goes out to hunt and capture mainly Isopods and Termites, while in older societies, the hunting workers capture a wider and more diverse range of prey among which Julids are the most frequent.

An ethological study of the behavioural sequences of the acts during the capture of the different prey by the founding queen and the hunting workers has been undertaken. It enables to put in evidence, in the case of the workers, a recruitment of nestmates by the mean of chemical trails, for the transport of large prey.

**Key-words:** behavioral sequences, diet, capture, recruitment.

### INTRODUCTION

Dans la sous-famille des Ponerinæ, le genre *Plectroctena* appartient à la tribu des Ponerini. BOLTON (1974) signale que les ouvrières ont une activité de chasse souterraine et que leur alimentation est principalement constituée de Myriapodes. Elles se nourrissent aussi de Coléoptères, Termites et divers Insectes à corps mou. Les Iules constituent leur proie principale, les plus grosses sont ramenées au nid par un groupe d'ouvrières alors que le comportement de chasse est individuel. Cette observation suppose l'existence d'un recrutement de congénères (FLETCHER 1973; LEVIEUX 1977).

Par ailleurs, la forme très spéciale des mandibules mérite une étude détaillée qui peut être mise en relation avec la capture de proies à corps cylindrique, c'est le cas des Iules.

## MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été effectué à partir de 11 sociétés récoltées dans la région de Yaoundé (Cameroun). Cinq ont un effectif supérieur à 70 ouvrières et 6 sont des fondations dont une digyne. Les sociétés sont installées dans des tubes à essai (22 x 2 cm) pourvus d'un abreuvoir débouchant dans une aire de chasse (45 x 35 x 5 cm) recouverte par une vitre.

Les sociétés sont approvisionnées à satiété 4 à 5 fois par semaine sauf la veille et l'avant-veille des observations. Pour ces dernières, les proies sont introduites une à une dans l'aire de chasse. L'observation se fait à l'oeil nu car fourmis et proies sont de grande taille. L'étude des séquences d'actes durant la capture des proies reprend le protocole défini par DEJEAN (1988 b). Il consiste à remplir des fiches sur lesquelles figure la séquence la plus complète. La durée totale des captures et éventuellement de la piqûre sont notées.

Huit catégories de proies de taille croissante ont été utilisées : ouvriers de *Cubitermes* sp. (5 à 7 mm), Isopodes (10 à 12 mm), larves de Tenebrionidæ (20 à 35 mm), Iules (30 à 35 mm), Grillons amputés de leurs pattes postérieures (20 à 25 mm), grands ouvriers (8 à 9 mm), petits soldats (9 à 10 mm) et enfin grands soldats (17 à 18 mm) de *Macrotermes bellicosus*.

Pour les traitements statistiques nous avons effectué principalement des tests de  $\chi^2$ . Pour les faibles valeurs des échantillons nous utilisons le  $\chi^2$  corrigé par Yates ( $\chi^2 c$ ). Dans les comparaisons de 2 lots (comparaison de pourcentages) où la ddl = 1, pour les fortes valeurs du  $\chi^2$  on utilise  $\sqrt{\chi^2} = \epsilon$ , ce qui permet d'utiliser les tables de  $\epsilon$  pour les faibles valeurs de probabilité.

## RESULTATS

### I. - CAPTURE DES PROIES PAR LES OUVRIERES

La séquence la plus complète comprend les phases suivantes: détection, localisation, approche, palpation antennaire, choc des mandibules, saisie, piqûre, recrutement et enfin transport (Fig. 1). L'étude comparative permet de dégager les points suivants :

- La détection des petites proies (Isopodes, ouvriers de Termites) se fait au contact (95 à 100% des cas). Les proies plus volumineuses sont le plus souvent détectées à distance (20 % des cas pour les larves de *Tenebrio*, 56 % pour les Grillons, 74 % pour les Iules). La spécificité de la proie intervient aussi car les petits et les grands soldats de *Macrotermes bellicosus* sont détectés à distance, respectivement dans 68 et 82 % des cas (Tableau I).

- La localisation se traduit par une modification de la posture de la fourmi (principalement des antennes) suivie d'un changement de la sinuosité et de la vitesse de déplacement et parfois de l'ouverture des mandibules. Cette phase permet à l'observateur d'en déduire qu'il y a eu préalablement détection (DEJEAN, 1988 a). La distance de localisation (apex des antennes - proie) varie de 3 à 6 mm. Selon les cas, les antennes peuvent être coudées (les apex portés en avant se rapprochent mais restent bien séparés, les mandibules sont ouvertes) ou être repliées, hors de portée de la proie (les mandibules restent fermées). Toutefois face aux Iules, il peut y avoir repliement des antennes et ouverture des mandibules (Tableau II).

- Quel que soit le type de détection, l'approche est suivie d'une palpation antennaire brève (de 1 à 4 secondes). Lors d'une détection au contact, l'ouvrière replie immédiatement ses antennes. Face aux soldats de *Macrotermes bellicosus*, détectés à distance, la palpation antennaire n'a pas lieu ou rarement, il y a un comportement d'évitement.

- Le croisement des mandibules est un comportement particulier. L'ouvrière, antennes pliées et apex près du sol, avance lentement mandibules fermées. Quand celles-ci viennent au contact de la proie, elles se croisent brusquement en un "clic" audible. Ce phénomène correspond au "snapping" décrit chez les soldats de *Termites* et de *Capritermes* (DELIGNE *et al.* 1981) et chez une autre Ponerinæ, *Mystrium camilla* (MOFFETT 1986). Il est possible grâce à la morphologie des mandibules (courbure et forme de l'apex) et au condyle articulaire qui permet leur croisement alors que les muscles adducteurs sont en tension. Le "snapping" semble être lié à la spécificité de la proie plutôt qu'à sa taille. Par exemple, face à un soldat de *Macrotermes*, la Fourmi l'utilise tout le temps, mais avec les Iules, pourtant de grande taille, elle ne l'utilise que dans 1,8 % des cas.

proie détECTION	ouvrier de Cubitermes	Macrotermes bellicosus			Isopode	Tenebrio	Iule	Grillon
		ouvrier	soldat petit	grand				
à distance (nb. de cas)	6/100	6/40	34/50	41/50	0/100	5/25	80/108	17/30
%	6	15	68	82	0	20	66,7	56,7
"antennes repliées" (nb de cas)	0	4/6	29/34	38/41	-	2/5	31/80	16/17
%	0	66,7	85,3	92,7	-	40	38,8	94,1

Tableau I. - Comparaison des taux de détection à distance (par opposition à la détection au contact) et de la position des antennes chez les ouvrières de *P. minor* en présence de différentes proies. Les grosses proies (Iule, Grillon) sont perçues à distance dans une proportion voisine de celle des petits soldats de *M. bellicosus* qui représentent un danger pour l'ouvrière. De même, la posture "antennes repliées" est utilisée face aux soldats de *M. bellicosus* et aux Grillons.

Table I. - Comparison of the detection rate at a distance (by opposition to the contact detection) and of the antennal position of the workers of *P. minor* in front of different kinds of prey. The large prey (Julid, Cricket) are perceived at a distance in a proportion near that of *M. bellicosus* small soldiers' which represent a danger for the ant. So the position "refolded antennae" is found in a large proportion for the workers in front of *M. bellicosus* soldiers and Crickets.

- Les Isopodes sont toujours saisis dorsalement. Par contre la saisie des Iules est variable: dorsale (54,6 % des cas), latérale (36,1 %) ou ventrale (9,2 % quand le Iule dans un mouvement défensif soulève une partie de son corps). Une prise au hasard donnerait 1/3 de saisies dorsales et 2/3 de saisies latérales. La saisie dorsale est donc préférée ( $X^2 = 5,33 > 5,32$ ;  $P < 10^{-7}$ ). Les Iules sont saisis par le 1/4 antérieur du corps dans 50,9 % des cas, entre le 1/4 antérieur et le milieu du corps dans 38,9 % des cas et par la moitié postérieure dans seulement 10 % des cas. La différence par rapport à une saisie aléatoire est très hautement significative ( $X^2 = 7,6 > 6,1$ ;  $P < 10^{-9}$ ). Ainsi les Iules sont saisis plutôt par la partie antérieure du corps et dorsalement. Avec les autres proies, la saisie dépend de la taille. Les petites à moyennes (Termites de toutes castes) sont saisies de préférence par le thorax alors que les grosses le sont par l'abdomen ou un appendice (Tableau II).

- Avec les petites proies (ouvriers de Termites, Isopodes) bien maîtrisées par la saisie, la piqûre est facultative. Souvent, le croisement des mandibules entaille la proie sans toutefois la sectionner. Les proies plus grosses sont toujours piquées. Le gastre se recourbe pour placer l'aiguillon à proximité de la région saisie par les mandibules. Ainsi, les Termites sont piqués de préférence sur la face ventrale du thorax, les Grillons sur l'abdomen ou dans la zone d'attache de l'appendice saisi, les Isopodes et les Iules toujours sur la face ventrale. La durée de la piqûre est très variable, de quelques secondes pour les ouvriers de Termites à 16 minutes pour les soldats; chez les Isopodes, elle ne dépasse jamais 2 minutes. Dans le cas des Iules, la durée de la piqûre dépend de la région saisie, elle cesse quand la proie s'immobilise. La paralysie intervient d'autant plus rapidement, que la saisie et donc la piqûre, sont portées plus près de la tête (Tableau III).

- Une petite proie est transportée par une seule ouvrière alors que l'on observe un recrutement pour les grosses proies. Une fois paralysée, la proie est abandonnée par l'ouvrière. Celle-ci revient au nid et dépose une piste chimique en laissant traîner son gastre sur le sol. La piste est alors suivie par 2 à 5 congénères qui se déplacent l'une derrière l'autre. Ce résultat est en

accord avec les observations de FLETCHER (1973) sur *P. mandibularis*.

saisie proie		tête	thorax	abdomen	appendice	Nb. de cas
		Cubitermes	5	83,5	11,4	0
Macrotermes	ouvrier	2,9	79,4	7,6	0	34
	petit soldat	0	89,6	10,3	0	29
	grand soldat	0	84	16	0	25
Grillon		0	0	43,3	56,7	30

Tableau II. - Région de la proie saisie par l'ouvrière de *P. minor* lorsque le corps n'est pas cylindrique. Les résultats sont donnés en pourcentage.

Table II. - Part of the body caught by the worker of *P. minor* when the body is not cylindrical. The results are given in percentage.

saisie piqûre	1/4 antérieur	entre 1/4 antér. et moitié du corps	moitié postérieure
	durée moyenne	15 mn 48 s	19 mn 35 s
test de la médiane	$\chi^2_c = 6,04 > 5,41$ $P < 0,02$		$\chi^2_c = 3,847 > 3,841$ $P < 0,05$
	$\chi^2_c = 6,98 > 6,35 ; P < 0,01$		

Tableau III. - Relation entre la durée de la piqûre et la zone piquée. Cette dernière est en rapport avec la région saisie. La proie est paralysée d'autant plus rapidement que la piqûre est portée plus en avant du corps.

Table III. - Relation between the duration of the sting and the stinged part of the body. This last one is related with the body part caught. The prey is paralyzed all the more rapidly as the sting is raised in a forepart of the body.

- Le succès de la capture est de 100 % lorsque la proie est un Iule et de 90 % lorsqu'il s'agit d'un Isopode. La différence est très hautement significative ( $\chi^2 = 4,92 > 4,89; P < 10^{-6}$ ). Les Isopodes, les ouvriers de Termites et, dans une plus grande proportion, les soldats de Termites et les Grillons peuvent s'échapper après détection ou palpation. Dans ce dernier cas, il est fréquent que la Fourmi ne fasse rien pour tenter de rattraper sa proie.

## II. - UTILISATION DU CROISEMENT DES MANDIBULES

Nous avons testé le comportement des ouvrières face à 6 types de proies dans deux

situations: soit dans un rayon de moins de 5 cm, soit à plus de 25 cm de l'entrée du nid. Les résultats (Tableau IV) montrent que pour les ouvriers de *Cubitermes*, les Isopodes, les *Tenebrio*, les Iules et les Grillons, le croisement des mandibules est plus fréquent à proximité qu'à distance de l'entrée du nid. Les différences sont très hautement significatives. Face aux grands soldats de *Macrotermes* ce comportement est utilisé à 100 % dans les deux situations.

position par rapport à l'entrée du nid proie	moins de 5 cm		plus de 25 cm		statistiques
	nb de cas	%	nb de cas	%	
ouvrier <i>Cubitermes</i>	30	53,3	100	8	$\epsilon = 5,6 > 5,3; P < 10^{-7}$
Isopode	32	28,1	100	0	$\epsilon = 5,4 > 5,3; P < 10^{-7}$
larve de <i>Tenebrio</i>	30	90	25	28	$\epsilon = 4,7 > 4,4; P < 10^{-5}$
Iule	31	32,2	108	1,8	$\epsilon = 5,3 > 4,8; P < 10^{-6}$
Grillon	33	90,9	30	46,7	$\chi^2 = 14,5 > 10,8; P < 0,001$
gd soldat <i>Macrotermes</i>	35	100	42 *	100	id

\* Note: Dans 8 autres cas, le soldat s'échappe et évite le "snapping". L'ouvrière reste alors sur place pendant 30 s à 1 mn avant de reprendre son déplacement.

Tableau IV. - Utilisation du "snapping" (croisement des mandibules) par l'ouvrière. Elle est fonction de la nature de la proie et de l'éloignement du nid.

Table IV. - Utilization of the snapping (crossing of the mandibles) by the worker. It depends on the prey and the distance from the nest.

### III. - MISE EN EVIDENCE D'UNE PREFERENCE ALIMENTAIRE ENTRE REINE FONDATRICE ET OUVRIERES.

Pour chaque expérience, un échantillon des 5 types de proies est placé sur l'aire de chasse. Le contrôle des captures est effectué une demi-heure plus tard (Tableau V).

Les ouvrières chassent de préférence les Iules et les Isopodes, puis les ouvriers de *Cubitermes*. Les reines ne chassent pratiquement que les Isopodes et les *Cubitermes*. Afin de comprendre pourquoi les reines ne chassent pas les Iules, une expérience complémentaire a été réalisée. Le choix est limité à deux types de proies seulement: des Isopodes de 10 à 12 mm comme précédemment et des Iules plus petits (22 à 25 mm). Sur 30 essais, on a 26 captures d'Isopodes et 12 de Iules. La différence est significative ( $\chi^2 = 4,4 > 3,8; P < 0,05$ ). Cette expérience montre que les reines capturent aussi des Iules mais à condition qu'ils soient de petite taille.

#### Utilisation de la piqure

Les reines, dans le cas des ouvriers de *Cubitermes* et des Isopodes, piquent plus systématiquement que les ouvrières. Ainsi face aux *Cubitermes*, on a 65,8 % de piqures par les ouvrières contre 84 % par les reines (respectivement 79 et 50 observations;  $\chi^2 = 5,1 > 3,8; P < 0,05$ ); de même avec les Isopodes, on a 91 % contre 100 % (50 observations dans chaque cas;  $\chi^2 = 3,81 \# 3,84; P \# 0,05$ ).

proie caste	ouvrier de Cubitermes	Isopode	larve de Tenebrio	Iule	Grillon	Nbre de captures
ouvrière	16,5	32,2	10,7	38,8	1,6	121
reine	24,2	74,2	1,3	0	0	66
test $\chi^2$	1,6 < 3,8 NS	5,4 > 5,3 $P < 10^{-7}$	4,5 > 3,8 $P < 0,05$	5,7 > 5,3 $P < 10^{-7}$	0,4 NS	

Tableau V. - Proies capturées par les ouvrières chasseuses ou les reines fondatrices de *P. minor* dans 52 expériences de choix entre 5 types de proies. Les résultats sont donnés en pourcentage. Table V. - Prey captured by the hunting workers or the founding queens of *P. minor* in 52 tests with a choice between 5 kinds of prey. The results are given in percentage.

## DISCUSSION & CONCLUSION

Nos résultats confirment que chez *Plectroctena minor*, les Iules constituent la proie principale des ouvrières. Ces Iules peuvent être abondants dans certains milieux, bien que de façon générale dans les écosystèmes forestiers tropicaux, ce soient plutôt les Termites et les Fourmis qui dominent au niveau de la litière (DEJEAN *et al.* 1986). La prédation des Iules est peu aisée du fait de leur protection par des anneaux sclérifiés très résistants. Lors de la saisie, les mandibules de *P. minor* glissent et se bloquent entre deux anneaux, les écartant légèrement. Le croisement des mandibules leur permet de s'ajuster à la taille de la proie. Au delà d'un certain diamètre, les anneaux deviennent insaisissables par un effet de "noyau d'olive". La posture de piqure avec le recourbement du gastre, plaçant l'aiguillon ventralement au niveau de l'écartement des anneaux (réalisé par les mandibules refermées) vient compléter l'adaptation morphologique et comportementale. Il en est de même pour la saisie avec la préférence d'une prise dorsale, au niveau du 1/4 antérieur de la proie, comportement qui améliore l'efficacité de la piqure.

D'autres Ponerinae capturent aussi des Iules. Il s'agit de *Myopias julivora* (WILSON 1959, WILLEY & BROWN 1983) et de *Paltothyreus tarsatus* (DEJEAN 1988 b).

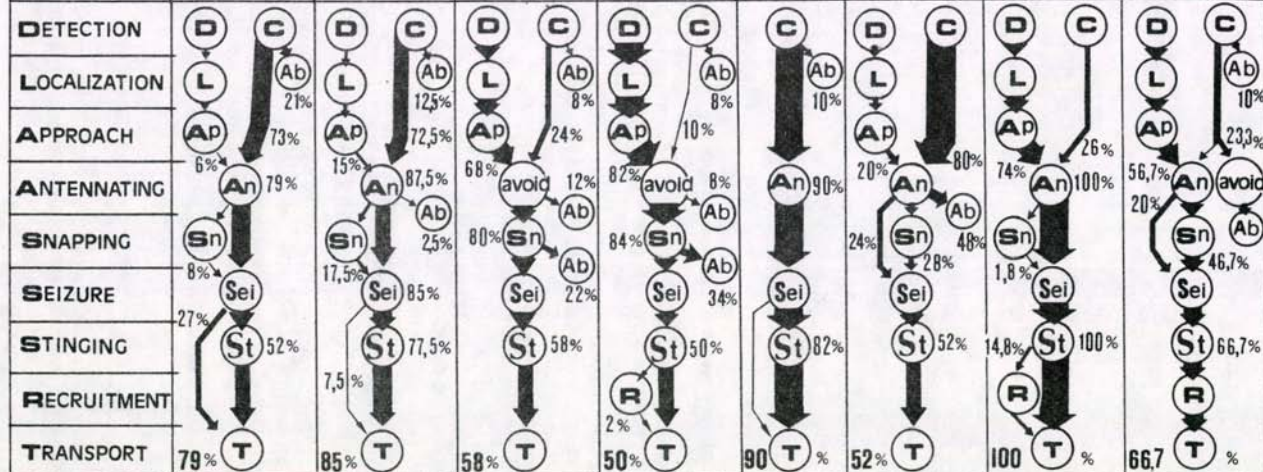
A propos du snapping, on peut remarquer que la forme des mandibules et des condyles montre une certaine convergence avec celle de *Mystrium camillei* qui appartient aux Amblyoponini, tribu plus primitive que celle des Ponerini (MOFFETT 1986). Dans les deux cas, ce comportement a un rôle défensif, plus particulièrement près de l'entrée du nid ou face à des Arthropodes "dangereux" rencontrés pendant la chasse.

Enfin la différence dans le choix des proies entre reines fondatrices et ouvrières chasseuses est inattendue. Les reines capturent beaucoup plus d'Isopodes que de Iules alors que pour les ouvrières les proportions s'inversent.

Figure 1: Diagramme des séquences d'actes pendant la capture de proies par les ouvrières de *P. minor*. Taille des proies: ouvrier de *Cubitermes*: 5 à 7 mm; *Macrotermes*, ouvrier: 8 à 9 mm; petit soldat: 9 à 10 mm; grand soldat, 17 à 18 mm; Isopode: 10 à 12 mm; larve de *Tenebrio*: 20 à 25 mm; Iule: 30 à 35 mm; Grillon: 20 à 25 mm. Légende: Ab = abandon de la proie; C = contact.

Figure 1: Diagram of the sequential analysis of the capture of different kinds of preys by the workers of *P. minor*. Size of the prey: worker of *Cubitermes*: 5 to 7 mm; *Macrotermes*, worker: 8 to 9 mm; small soldier: 9 to 10 mm; large soldier: 17 to 18 mm; Isopod: 10 to 12 mm; *Tenebrio* larva: 20 to 25 mm; Julid: 30 to 35 mm; Cricket: 20 to 25 mm. Legend: Ab = prey neglect; C = contact.

	workers of Cubitermes	Macrotermes workers	bellicosus small soldiers	bellicosus large soldiers	isopoda	Tenebrio larva	iulidae	Gryllidae
<b>DETECTION</b>	D	D	D	D	C	D	D	D
<b>LOCALIZATION</b>	L	L	L	L	Ab	L	L	L
<b>APPROACH</b>	AP	AP	AP	AP	Ab	AP	AP	AP
<b>ANTENNATING</b>	An	An	avoid	avoid	An	An	An	An
<b>SNAPPING</b>	Sn	Sn	Sn	Sn	Sn	Sn	Sn	Sn
<b>SEIZURE</b>	Sei	Sei	Sei	Sei	Sei	Sei	Sei	Sei
<b>STINGING</b>	St	St	St	St	St	St	St	St
<b>RECRUITMENT</b>	T	T	T	T	T	T	T	T
<b>TRANSPORT</b>	T	T	T	T	T	T	T	T
<b>N<sup>o</sup> of cases</b>	<b>100</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>100</b>	<b>25</b>	<b>108</b>	<b>30</b>



## REFERENCES

- BOLTON (B.), 1974. - A revision of the Ponerine ant genus *Plectroctena* F. Smith (Hymenoptera: Formicidæ). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, 30, 311-338.
- DEJEAN (A.), 1988 a. - Prey capture by *Camponotus maculatus* (Formicidæ-Formicinæ). *Biol. Behav.*, 13, 97-115.
- DEJEAN (A.), 1988 b. - La prédation chez *Paltothyreus tarsatus* (Formicidæ-Ponerinæ). *Actes Coll. Ins. sociaux*, 4, 156-164.
- DEJEAN (A.), MASENS (D.), KANIKA (K.), NSUDI (M.) & GUNUMINA (R.), 1986. - Les termites et les fourmis, animaux dominants de la faune du sol de plusieurs formations forestières et herbeuses du Zaïre. *Actes Coll. Ins. sociaux*, 3, 273-283.
- DELIGNE (J.), QUENNEDY (A.) & BLUM (M.S.), 1981. - The enemies and defense mechanisms of Termites. In Hermann H.R. Ed.: Social Insects, vol. II, *Academic Press*, London, 1-76.
- FLETCHER (D.J.C.), 1973. - "Army ant" behaviour in the Ponerinæ : a re-assessment. *Proc. 7th intern. Congr. IUSSI*, London, 116-121.
- LEVIEUX (J.), 1977. - La nutrition des fourmis tropicales. V. - Eléments de synthèse. Les modes d'exploitation de la biocénose. *Ins. sociaux*, 24, 235-260.
- MOFFETT (M.W.), 1986. - Mandibles that snap: notes on the ant *Mystridium camille* Emery. *Biotropica*, 18, 361-362.
- WILLEY (R.B.) & BROWN (W.L.), 1983. - New species of the ant genus *Myopias* (Hymenoptera : Formicidæ : Ponerinæ). *Psyche*, 90, 249-285.
- WILSON (E.O.), 1959. - Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forest. *Ecology*, 40, 437-447.