

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:215-223 (1989)

MISE EN PLACE DU COMPORTEMENT DE PREDATION AU COURS DE LA  
FONDATION DE LA SOCIETE CHEZ *Ectatomma tuberculatum*  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

A. DEJEAN<sup>1,2</sup> & J.P. LACHAUD<sup>1</sup> & D. PRESNEAU<sup>1</sup>

- 1) Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII,  
93430 Villetaneuse, France
- 2) Laboratoire de Zoologie, Univ. de Yaoundé, BP 812, Yaoundé, Cameroun

**Résumé :** L'élevage de 10 reines fondatrices d'*Ectatomma tuberculatum* au laboratoire nous a permis de dégager les éléments principaux de l'éthogénèse de la prédation chez cette espèce.

La fondation est de type semi-claustral, la fondatrice sortant régulièrement pour s'approvisionner en substances sucrées utilisées pour sa propre consommation puis, plus tard, en proies capturées vivantes qui servent de nourriture aux larves. Les premières ouvrières émergent des cocons à partir du 60<sup>ème</sup> jour suivant la mise en élevage et après une période d'inactivité elles s'occupent du couvain. Le passage au statut de fourrageuse est progressif, les ouvrières devenant gardiennes puis pré-fourrageuses. Elles ne sortent pas du nid avant le 30<sup>ème</sup> jour suivant leur émergence. Après 2 à 4 jours où elles sont pré-fourrageuses, elles se mettent à récolter du miel puis des proies mortes. Les premières proies vivantes sont toujours capturées près du nid où les ouvrières sont agressives, alors qu'elles ne le sont que très peu loin du nid. Le comportement typique de prédation par "chasse à l'affût", où les ouvrières peuvent rester de nombreuses heures immobiles, n'a été observé qu'après 6 mois d'élevage, quand les sociétés ont un effectif supérieur à 15 ouvrières.

Les résultats d'une analyse comparative du comportement prédateur des femelles fondatrices et des ouvrières au cours de différents stades de développement de la société font apparaître une nette évolution de la stratégie de chasse utilisée par *E. tuberculatum*. La familiarisation progressive des ouvrières avec le milieu extérieur, au cours de leur passage par la fonction de gardienne, serait le facteur-clé de cette évolution.

**Mots-clés :** prédation, organisation sociale, fondation, Ponerinae, Formicidae.

**Summary :** Apparition of the predatory behaviour during the society founding in *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

The laboratory rearing of 10 founding queens of *Ectatomma tuberculatum* allowed us to specify the principal patterns of the predation ethogenesis. In spite of a relatively large intercolonial

variability concerning the speed of development or the emergence of an adult-like structure for the society (with nurses, guards and foragers), the various phases of this ethogenesis are stable.

The foundation is partially-claustral, the founding queen leaving the nest to search for sugar (fruit, honeydew, nectar in nature) for herself and then for prey captured alive when the larvae are present. The first workers emerge from pupae after the 60th day and after a brief inactive period they perform brood-care activities. The shift towards the "forager" status is gradual, the workers first becoming "guards", then "pre-foragers". They do not leave the nest before the 30th day after emergence. After 2-4 days during which they are pre-foragers, they begin to collect honey, then dead prey. The first prey captured alive are always captured very close to the nest where the workers are most aggressive. The typical "stalk-predation" pattern, where the workers can lie in wait for several hours, was recorded only after the 6th month of colony development when more than 15 workers are present.

The results of a comparative analysis of the predatory behaviour exhibited by the founding queen and the workers at different stages of the colony development show a clear evolution of the hunting strategy performed by *E. tuberculatum*. The progressive familiarization of the workers with their outside environment, during the period spent on "guard" specialization, appears to be the key-factor of this evolution.

**Key-words :** predation, social organisation, colony founding, ponerine ants, Formicidae.

## INTRODUCTION

*Ectatomma tuberculatum* est une ponérine néotropicale dont la reine, comme c'est le cas chez toutes les espèces de ce genre, est fortement dimorphique par rapport aux ouvrières (Cook, 1904; Brown, 1958). La fondation, de type semi-claustral, est réalisée généralement par une seule femelle après l'essaimage qui se produit de juillet à octobre suivant les régions.

Quoique nidifiant au sol, au pied d'arbres ou d'arbustes (cacaoyers, orangers, caféiers), son approvisionnement se réalise essentiellement sur les arbres (à près de 90%, Lachaud et coll., en prép.). Quant à son alimentation, elle est mixte (Weber, 1946) avec:

- d'une part, des substances sucrées puisées dans les nectaires floraux et extrafloraux, sur les fruits, et à partir du miellat d'homoptères, représentant au minimum un tiers de l'approvisionnement total (Lachaud et coll., 1982; Lopez et Lachaud, 1983);
- d'autre part, des substances protéiques provenant de la récolte ou de la capture de toutes sortes de proies.

Cette espèce a déjà fait l'objet de nombreux travaux, notamment sur le polyéthisme (Fresneau et coll., 1982), l'éthogenèse des soins au couvain (Champalbert, 1985, 1986a et b; Féron et coll, 1989) et les premières étapes de l'ontogenèse de la société (Fresneau et Lachaud, 1984; Lachaud et Fresneau, 1985), ces études étant, dans tous les cas, essentiellement centrées sur les comportements se réalisant à l'intérieur du nid. Toutefois, compte tenu du caractère semi-claustral

de la fondation et du fait que la mise en place d'une spécialisation des ouvrières sur les activités d'approvisionnement n'apparaît pas véritablement avant le stade à 4 ouvrières (Fresneau et Lachaud, 1984), il nous a paru intéressant de comparer les caractéristiques du comportement de prédation tel qu'il se manifeste à différents stades de l'ontogénèse de la société.

#### MATERIEL ET METHODES

Cette étude porte sur un total de 18 sociétés, 10 d'entre elles ayant démarré à partir de fondatrices isolées capturées fin 1986.

Ces dernières nous ont permis de vérifier sur le terrain que le mode de fondation de cette espèce, déjà observé au laboratoire, était bien de type semi-claustral. En effet, sur ces 10 fondatrices, 7 ont été récoltées alors qu'elles étaient en phase d'approvisionnement: deux ayant déjà capturé une proie (un termite et un orthoptère) et une troisième transportant du nectar. La capture quasi immédiate d'un ouvrier de termite placé sur le chemin des 4 autres fondatrices, nous a permis de vérifier qu'elles étaient bien, elles aussi, en train de fourrager.

Ces reines ont été élevées dans des nids artificiels, constitués par un tube à essai (22 x 2.5 cm) pourvu d'un abreuvoir et débouchant sur une aire de chasse en bois (60 x 30 x 7 cm) recouverte par un vitrage.

L'approvisionnement en proies et en miel était réalisé quotidiennement. Suivant les expériences, deux types de proies ont été testés:

- . des petites proies, constituées d'ouvriers de *Nasutitermes* de 4 à 6 mm de long;
- . des grosses proies, consistant en des larves d'orthoptères de 13 à 15 mm de long, dépourvues des tibias des pattes postérieures.

#### RESULTATS

L'approvisionnement de la société au cours de son ontogénèse, passe par trois étapes nettement différenciables:

- 1) D'abord une période d'approvisionnement réalisée exclusivement par la femelle fondatrice, qui peut s'étendre jusqu'au stade à 4 et même à 6 ouvrières.
- 2) Ensuite, une période d'approvisionnement mixte allant du stade à 4 ouvrières à celui à 12, et au cours de laquelle la reine continue à fourrager, mais de façon de plus en plus sporadique. Pendant cette étape, certaines ouvrières quittent le nid pour effectuer des randonnées de prospection au cours desquelles elles peuvent ramener du miel ou, plus rarement, des proies mortes.
- 3) Enfin, à partir du stade à 12 ouvrières, une période d'approvisionnement par les ouvrières seules.

Pour étudier les caractéristiques du comportement de prédation aux différents stades de l'ontogénèse de la société, nous avons choisi de comparer le comportement des femelles fondatrices à celui des four-

rageuses de sociétés adultes et de fondations correspondant à deux étapes bien particulières:

- d'une part, celle des fourrageuses de première génération, c'est-à-dire appartenant à des sociétés dont le stade de développement se situe entre celui à 9 et à 15 ouvrières, et qui sont toutes issues de larves entièrement élevées par la reine;
- d'autre part, l'étape des fourrageuses de seconde génération, concernant des sociétés se situant entre les stades à 20 et à 30 ouvrières, et qui ont été élevées par les ouvrières de première génération.

Le choix de ces ouvrières de 1<sup>ère</sup> et de 2<sup>ème</sup> génération pour les comparaisons, nous a paru justifié par le fait qu'elles présentent des différences morphologiques évidentes quant à leur taille. En effet, bien que nous ayons affaire ici à une espèce monomorphe, la taille des ouvrières semble passer par trois paliers au cours du développement de la société.

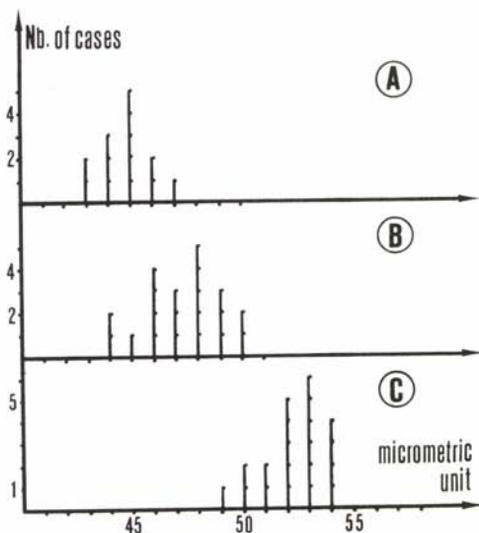


Figure 1 : Biométrie des ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum*.  
Biometry of *E. tuberculatum* workers.

La comparaison (fig. 1) du critère "longueur + largeur" de la capsule céphalique d'ouvrières de 1<sup>ère</sup> (A) et de 2<sup>ème</sup> (B) génération, et de sociétés adultes (C), nous donne trois lots bien distincts. Les premières ouvrières, produites grâce aux seuls soins de la femelle fondatrice, ont une taille inférieure à celle des ouvrières dont elles ont elles-mêmes assuré l'élevage ( $X^2_{A-B} = 6.5$ ,  $p < 0.02$ ); et ces dernières sont elles-mêmes plus petites que les ouvrières des sociétés adultes ( $X^2_{B-C} = 16.9$ ,  $p < 0.001$ ).

### Approvisionnement en substances sucrées.

Lorsqu'on analyse les différentes phases de l'approvisionnement réalisées lors de la récolte de miel, on ne constate pas de différence notable entre les femelles fondatrices et les différents types d'ouvrières. A l'issue d'une exploration, le miel est détecté à distance, palpé et léché.

Pour son stockage, la récolteuse se place au-dessus de la goutte de miel et le pompe avec ses maxilles dont on perçoit nettement le mouvement. Le miel pompé est placé à la base des mandibules où il adhère par le jeu des forces de tension superficielle. Il se forme ainsi une gouttelette de miel qui grossit peu à peu, au fur et à mesure du pompage. L'ouvrière écartant de plus en plus ses mandibules, la gouttelette finit par prendre une forme oblongue.

Pour le retour au nid, les mandibules sont légèrement refermées, la gouttelette est subsphérique. A l'intérieur du nid, ce miel est ensuite distribué aux congénères par échanges pseudo-trophallactiques ou même, parfois, stocké par la récolteuse. Dans ce dernier cas, celle-ci s'immobilise avec sa réserve de miel entre les mandibules largement ouvertes, cette posture pouvant se prolonger sur une durée allant jusqu'à 3 jours.

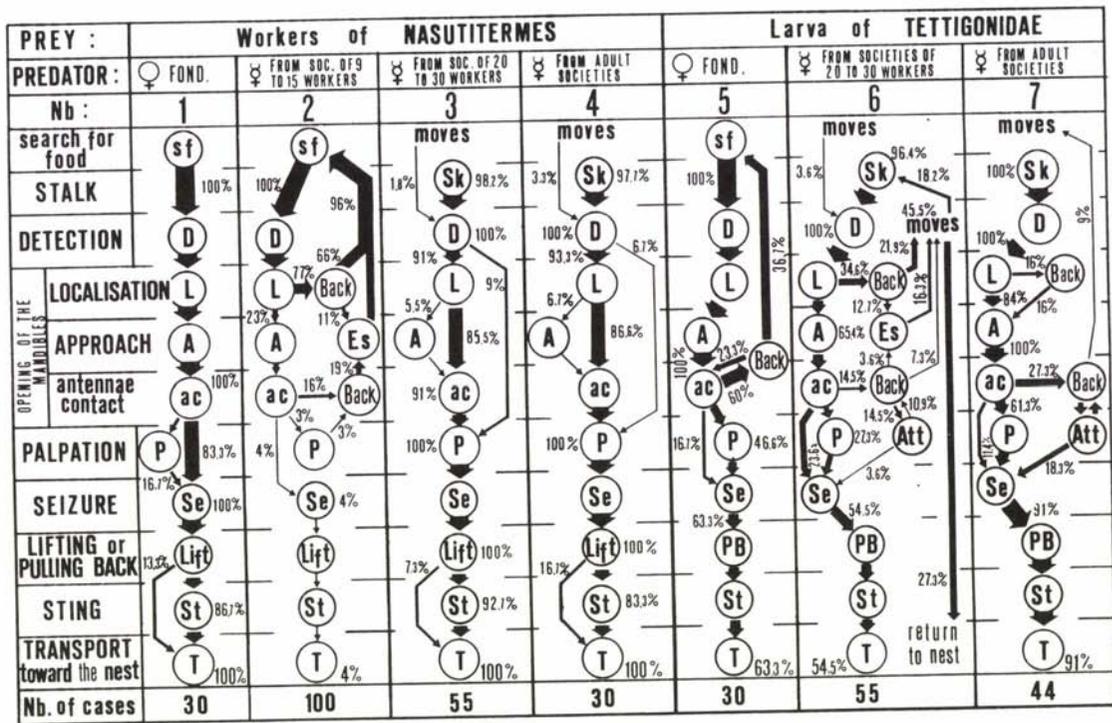
### La prédation.

L'approvisionnement en substances protéiques et la prédation proprement dite peuvent différer, par contre, de façon appréciable suivant les individus considérés.

La comparaison des séquences de capture (fig. 2) des deux types de proies (ouvriers de *Nasutitermes* --petites proies-- et larves d'orthoptères --grandes proies--) permet de dégager les éléments suivants:

- a) La stratégie de chasse des ouvrières de 2<sup>ème</sup> génération ([3] et [6] sur la figure 2) et de sociétés adultes ([4] et [7]) est une chasse à l'affût, alors que les fondatrices ([1] et [5]), elles, ont une stratégie plus opportuniste, capturant les proies qu'elles rencontrent au hasard de leur exploration.
- b) Les ouvrières de 1<sup>ère</sup> génération ([2]) ne sont pas des prédatrices. Elles évitent les proies avec un brusque mouvement de recul puis de fuite, mais peuvent, occasionnellement, en capturer une (4% des cas).
- c) Vis-à-vis des petites proies, les fondatrices ([1]), les ouvrières de 2<sup>ème</sup> génération ([3]), et les ouvrières de sociétés adultes ([4]) sont aussi efficaces. A l'exception de la phase de chasse à l'affût, la même séquence de capture se rencontre dans tous les cas et avec la même efficacité (100%).
- d) Vis-à-vis des grandes proies, on rencontre des phénomènes de recul et d'abandon, voire de fuite, où l'individu, antennes tendues en avant, se déplace rapidement en ligne droite. Quand il y a capture, les grosses proies sont tirées en arrière pour la piqûre qui est rapide.  
Les femelles fondatrices ([5]) et les ouvrières de 2<sup>ème</sup> génération ([6]) ont des performances équivalentes ( $X^2$  [5]-[6] = 0,5, NS). Par contre, les ouvrières de sociétés adultes ([7]) sont

Figure 2 : Ethogrammes de prédation des ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum* en fonction du stade de développement de la fondation et de la taille des proies.



nettement plus performantes ( $X^2 [5]-[7] = 15.1, p < 0.001$  et  $X^2 [6]-[7] = 8.31, p < 0.001$ ). Quant aux ouvrières de 1<sup>ère</sup> génération, elles fuient dans tous les cas et n'ont pas été représentées sur la figure 3.

## DISCUSSION

Chez *E. tuberculatum*, le comportement de prédation peut se manifester suivant deux stratégies bien différentes.

La stratégie de base est une stratégie stochastique où les individus recherchent leur nourriture en se déplaçant au hasard. C'est ainsi que se fait, dans tous les cas, l'approvisionnement en substances sucrées.

Pour la prédation, les femelles fondatrices n'utilisent d'ailleurs elles-mêmes que cette stratégie, alors que, pour les ouvrières, dès la deuxième génération qui apparaît dans les fondations entre les stades à 20 et à 30 ouvrières, on voit se manifester une chasse à l'affût. Par contre, en ce qui concerne les ouvrières de première génération qui, elles, ont été élevées à 100% par une femelle fondatrice qui continuait à assurer l'approvisionnement de la société, elles ne parviennent à capturer des proies que très occasionnellement.

Il apparaît ainsi une évolution nette de la stratégie de chasse utilisée par *E. tuberculatum*, au fur et à mesure que la société se développe; évolution qui pourrait être mise en parallèle avec l'apparition de la fonction de gardienne et avec les modifications enregistrées progressivement dans le comportement des ouvrières qui se spécialisent dans cette fonction.

En effet, dans les fondations d'*E. tuberculatum*, on a déjà noté (Fresneau et Lachaud, 1984) que l'éthogenèse des jeunes ouvrières suit une évolution comparable à celle mise en évidence dans les sociétés adultes (Champalbert, 1986a et b). Notamment, lors du passage du service interne au service externe, les ouvrières se spécialisent pendant une durée variable sur la fonction de gardienne.

Ce n'est qu'après le stade à 4 ouvrières, qu'un à deux individus vont s'installer, pour de longues périodes, à l'entrée du nid. Leur posture: antennes et mandibules écartées, abdomen le plus souvent replié vers l'avant entre les pattes antérieures bien tendues, est caractéristique des gardiennes prêtes à agresser tout intrus.

Il est important de noter que des proies peuvent occasionnellement être capturées par ces gardiennes. Toutefois, leur comportement est différent du comportement typique de capture. On observe généralement une série d'attaques-reculs, mandibules ouvertes, dirigées contre

.....  
sie; Sf: recherche de nourriture; Sk: chasse à l'affût; St: pique; T: transporte vers le nid.

Predatory ethograms of *E. tuberculatum* workers in relation with the developmental state of the foundation and prey sizes.

A: approach; Ac: antennae contact; Att: attack; Back: backward movement; D: detection; Es: escape; L: localisation; Lift: lifting of prey; P: palpation; PB: pulling back of prey; Se: seizure; Sf: searching for food; Sk: stalk hunting; St: stinging; T: transport toward the nest.

l'intrus qui le plus souvent fuit. La phase de saisie-soulèvement-pi-gûre n'intervient que si l'intrus ne peut pas fuir. Néanmoins, avec l'expérience, certaines gardiennes finissent par capturer rapidement les termites passant devant l'entrée du nid. Sur 15 sociétés, 4 ouvrières se sont comportées ainsi.

Il semble donc bien que le passage par la fonction de gardienne conduise à une familiarisation progressive des ouvrières avec le milieu extérieur et notamment avec leurs proies potentielles qui pourraient bien n'avoir été considérées, dans un tout premier temps, que comme de simples intrus.

Les perturbations constatées au niveau du comportement prédateur des ouvrières de 1<sup>ère</sup> génération (c'est-à-dire l'absence de réalisation de la chasse à l'affût et leur efficacité pratiquement nulle vis-à-vis des proies vivantes), de même que la moindre efficacité des ouvrières de 2<sup>ème</sup> génération par rapport aux ouvrières de sociétés adultes, pourraient très bien s'expliquer par une déficience dans la maturation comportementale des ouvrières due à l'accélération du polyéthisme d'âge au cours des premiers stades du développement de la société.

Cette accélération, mise en évidence dans un travail précédent (Fresneau et Lachaud, 1984), entraînerait le passage rapide des ouvrières à la fonction d'approvisionnement, sans leur laisser le temps d'acquérir une expérience suffisante, vis-à-vis du comportement prédateur, durant leur passage par la fonction de gardienne. Il est de plus possible qu'à cette déficience comportementale s'en ajoute une seconde, d'ordre morphologique celle-là, qui se traduit par la réduction de la taille des ouvrières pendant les premiers stades de l'ontogenèse sociale, et qui est, selon toute vraisemblance, d'origine trophique. L'amélioration progressive des performances de la prédation constatée chez les ouvrières, serait ainsi en relation avec un ralentissement, progressif lui aussi, du polyéthisme d'âge et un meilleur apprentissage de la chasse par les ouvrières spécialisées dans cette fonction. Ceci aboutirait, petit à petit, par le biais de l'amélioration de la qualité nutritionnelle des proies ramenées au nid, à annuler cette déficience morphologique qui disparaît totalement aux environs du stade à 30 ouvrières auquel la société peut être considérée comme adulte.

#### REFERENCES

- Brown W.L. Jr, 1958. - Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard*, **118**, 173-362.
- Champalbert A., 1985. - *Ethogenèse du comportement social et variabilité chez la jeune fourmi primitive Ectatomma tuberculatum (Hymenoptera, Ponerinae)*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. Paris XIII, 192 pp.
- Champalbert A., 1986a. - Individual ontogenesis of social behavior in *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) ants. In: *The Individual and Society*. L. Passera, J.-P. Lachaud (eds.), pp. 127-137, Privat, Toulouse.

- Champalbert A., 1986b. - Ethogenèse du comportement social et variabilité intercoloniale chez une fourmi primitive: *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae). *Act. Coll. Insectes Sociaux*, 3, 163-172.
- Cook O.F., 1904. - Report on the habits of the Kelep, or Guatemalan cotton-boll-weevil ant. *U.S.D.A., Div. Ent. Bull. n° 49*, 15 pp.
- Féneron R., Lachaud J.-P., Jaisson P., 1989. - Les corrélats physiologiques du polyéthisme d'âge chez une ponerine, *Ectatomma tuberculatum*. Etude de la variabilité interindividuelle. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, ce volume.
- Fresneau D., Garcia Perez J., Jaisson P., 1982. - Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: *Social Insects in the Tropics*. P. Jaisson (ed.), vol. 1, pp. 129-155, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- Fresneau D., Lachaud J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym., Formicidae). In : *Processus d'Acquisition Précoce. Les Communications*. A. de Haro, X. Espadaler (eds.), pp. 437-444, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym. Form. Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 195-202.
- Lachaud J.-P., Valenzuela J., Lopez J.A., 1982. - Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el Soconusco. *Proc. 10 Reun. Nac. Contr. Biol.*, pp. 76-81, Durango (Mexique).
- Lopez J.A., Lachaud J.-P., 1983. - Importancia de la hormiga *Ectatomma tuberculatum* Olivier (Hymenoptera, Formicidae) como control de algunos insectos plaga de un agro-ecosistema café-cacao en el Soconusco, Chiapas, Mexico. *Proc. 18 Congr. Nac. Entomol.*, pp. 58-59, Tapachula (Mexique).
- Weber N.A., 1946. - Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 48, 1-16.