

**FLEXIBILITÉ DU COMPORTEMENT DE PRÉDATION  
EN FONCTION DU POIDS DES PROIES CHEZ  
LA FOURMI *Ectatomma ruidum* ROGER  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)**

SCHATZ B.<sup>1,2</sup>, LACHAUD J.-P.<sup>1,2</sup> & BEUGNON G.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>LEPA, URA-CNRS 1837, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France)

<sup>2</sup>ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

**Résumé:** La fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger est une espèce néotropicale, chassant ses proies au sol. Afin d'étudier la gamme des stratégies prédatrices de cette espèce, nous avons offert des larves de vers de farine, dont le poids s'échelonnait de 4 à 204 mg. Trois types de stratégies prédatrices ont été utilisées en fonction de la taille de la proie: la chasse solitaire, le recrutement local ou le recrutement au nid. Après une séquence initiale commune (recherche de la proie, détection, localisation), la séquence de prédation présente des différences, en fonction du poids de la proie, en ce qui concerne: le type d'approche, le lieu de saisie de la proie, le comportement après piqure de la proie et le type de transport. Néanmoins, toutes les proies ont été piquées et les prédatrices ont toujours respecté une phase d'attente d'immobilisation de la proie entre la piqure et la phase de transport, excepté pour les proies très petites. Le temps de capture et de transport des proies, et le nombre d'individus impliqués dans chaque séquence de prédation sont corrélés positivement au poids de la proie, et ceci même à l'intérieur de chaque stratégie collective suggérant l'intervention d'un recrutement gradué. Cette flexibilité prédatrice a sans doute contribué au succès de cette espèce en milieu néotropical, et confirme son rôle en tant qu'agent potentiel de contrôle biologique.

**Mots-clés:** Prédation, flexibilité comportementale, recrutement, ponérine, *Ectatomma ruidum*

**Abstract:** Flexibility of predatory behaviour according to the weight of prey in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

The ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger is a neotropical species, hunting on the ground. In order to study the range of predatory strategies, hunters of this species were offered larvae of *Tenebrio molitor*, which weights extended from 4 to 204 mg. Three types of predatory strategies were defined following increase in the size of prey, i.e. respectively solitary hunting, cooperative hunting and group hunting with recruitment. After a common initial sequence (search for prey, detection, localization), the following predatory sequence have varied concerning the type of approach, the site of seizure, the reaction after stinging and the type of transport. Nevertheless, all prey were always stung and all hunters always respected a waiting phase until the immobilization of the prey, except in the case of very small prey. The time of capture and the number of individuals involved in each predatory sequence were positively correlated with the weight of the prey. Moreover, the number of hunters was correlated with the weight of the prey within each strategy with recruitment, illustrating a typical graded recruitment. This predatory flexibility certainly contributed to the development of this species in neotropical biotopes, and sustains its efficiency as a potential agent of biological control.

**Key words:** Predation, behavioural flexibility, recrutement, ponerine, *Ectatomma ruidum*

## INTRODUCTION

Comme toutes les Ponerinae (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), les fourmis du genre *Ectatomma* sont essentiellement carnivores et leur importance comme agents potentiels de contrôle biologique a été soulevée par divers auteurs (COOK, 1905; WEBER, 1946; DEJEAN & LACHAUD, 1992). C'est le cas notamment d'*Ectatomma ruidum* qui constitue

un élément important de contrôle biologique dans les plantations de café-cacao au Mexique (LACHAUD, 1990; LACHAUD et coll., 1995a) et de maïs au Nicaragua (PERFECTO, 1990, 1991). Malgré la taille relativement faible de ses colonies (en moyenne 80 à 90 ouvrières pour une société adulte), cette espèce est dominante dans les plantations de caféiers de la zone agricole du Soconusco (état du Chiapas, Mexique) du fait de sa densité de population qui peut dépasser 11000 nids à l'hectare (LACHAUD et coll., 1995a).

Bien que l'analyse des stratégies prédatrices employées par *E. ruidum* en conditions naturelles montre que la prédation est solitaire dans 96% des cas (LACHAUD & SCHATZ, non publié), les ouvrières sont également capables de recruter occasionnellement des congénères (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). Le poids des proies apparaissant, *a priori*, comme un facteur-clé dans l'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies, nous avons voulu étudier dans quelle mesure des variations au niveau de ce paramètre pouvaient se répercuter sur le comportement prédateur des chasseuses.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cinq colonies d'*E. ruidum*, récoltées à Izapa près de Tapachula (Chiapas, Mexique) et renfermant entre 70 et 350 ouvrières, ont été placées dans une pièce expérimentale en conditions contrôlées de température ( $25 \pm 1$  °C), d'humidité ( $60 \pm 5$  %) et de photopériode (12h de lumière / 12h d'obscurité). Les colonies ont été maintenues dans des nids en plâtre connectés à des aires de chasse, où les ouvrières avaient libre accès à leur nourriture (solution de miel et pulpe de pomme).

Pendant toute la durée de cette étude, les proies, offertes tous les 3 ou 4 jours, ont consisté uniquement en larves vivantes de *Tenebrio molitor* dont le poids s'échelonnait entre 4 et 204 mg. Dans cette gamme de poids, le poids des proies utilisées à chaque test est aléatoire, chaque proie étant pesée juste avant d'être déposée au centre des aires de chasse, c'est-à-dire à environ 20 cm de l'entrée du nid.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

Nous avons distingué trois stratégies générales: la chasse en solitaire, la stratégie coopérative et le recrutement au nid (les stratégies de chasse en solitaire et de recrutement au nid ayant chacune deux variantes).

### *Stratégies en solitaires*

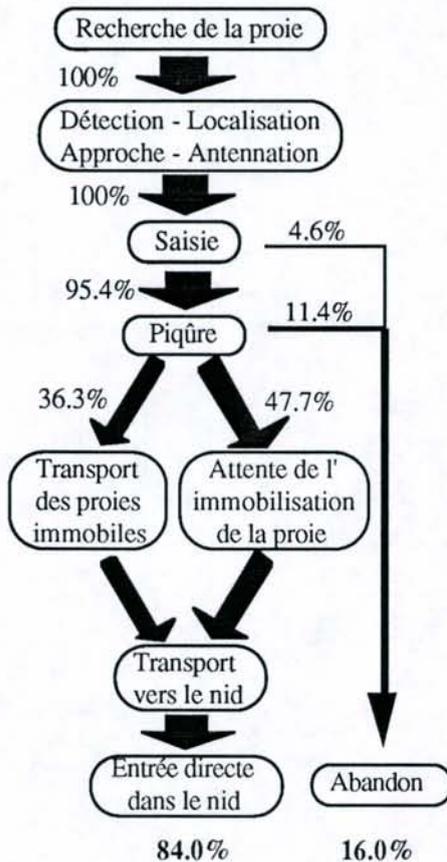
Il existe deux variantes de la chasse en solitaire. La première se rencontre lors de la confrontation avec les plus petites larves de *Tenebrio molitor* (4 à 12 mg).

La séquence prédatrice débute classiquement (Fig. 1) par la succession des phases de détection, de localisation, d'approche et d'antennation déjà décrites chez cette espèce (LACHAUD, 1990) et aboutit à la saisie de la proie. Après la piqure, les proies immobiles sont transportées directement au nid. Les proies mobiles, elles, sont piquées à nouveau et une période d'attente d'immobilisation de la proie est alors respectée avant le transport au nid. L'entrée dans le tube d'accès au nid se fait directement, c'est-à-dire par devant.

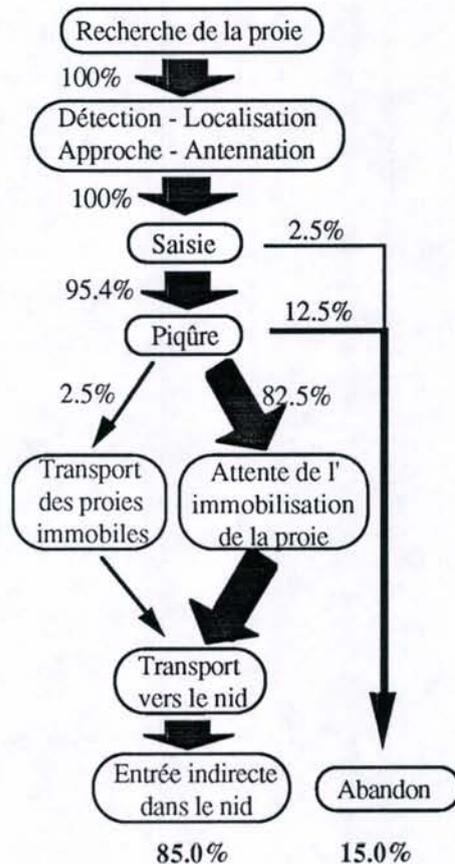
Dans cette première variante, il n'y a pas de direction préférentielle pendant l'approche de la proie, et la saisie s'effectue le plus souvent au niveau de la partie médiane de la proie. Par contre, à partir de la seconde variante, et ceci jusqu'à la dernière stratégie collective, l'approche est préférentiellement orientée vers la partie médiane de la proie et la saisie s'effectue au niveau de la tête, juste en arrière de celle-ci.

Cette seconde variante de la chasse en solitaire s'observe pour des proies relativement plus grosses (9 à 30 mg). L'attente de l'immobilisation de la proie est toujours respectée (Fig. 2) et l'entrée au nid s'effectue presque exclusivement de manière indirecte, c'est-à-dire que l'ouvrière rentre à reculons avec sa proie dans le tube de connexion au nid (voir LACHAUD, 1990).

D'une manière générale, 85% environ des individus ayant débuté une séquence en solitaire ramènent leur proie au nid.



**Figure 1.** Diagramme séquentiel de la stratégie en solitaire de type 1 ( $n = 44$ ).  
Flow diagram of the solitary strategy type 1 ( $n = 44$ ).



**Figure 2.** Diagramme séquentiel de la stratégie en solitaire de type 2 ( $n = 40$ ).  
Flow diagram of the solitary strategy type 2 ( $n = 40$ ).

### La stratégie coopérative ou recrutement local

Cette stratégie a été utilisée pour des proies pesant de 13 à 98 mg. Nous retrouvons ici (Fig. 3) les phases d'approche aboutissant à la saisie. C'est au niveau de la saisie que débute le recrutement local d'individus qui se poursuit pendant les piqûres successives de la proie. Ce recrutement s'effectue sur place (sans retour au nid) et utilise un ou plusieurs canaux sensoriels (qui restent à déterminer), comme c'est le cas chez *Odontomachus troglodytes* (DEJEAN, 1988).

Certaines piqûres s'effectuent dans une posture que nous avons qualifiée de "prudente", et qui consiste, pour l'ouvrière, à relever ses pattes au moment de la piqûre. Un tel comportement se retrouve chez d'autres ponérines, notamment chez *Paltothyreus tarsatus* (DEJEAN, 1988; DEJEAN et coll., 1993) et *Pachycondyla villosa* (DEJEAN et coll., 1990) confrontées à des proies de grande taille. Ce type de piqûre est parfois suivi d'une attente prolongée de l'immobilisation de la proie, qui dure au moins deux minutes et demi (alors que l'attente classique dure entre 20 et 40 secondes). Au moment de la phase de transport, deux nouveaux types d'abandon apparaissent: des abandons "avant" et d'autres "pendant" la phase de transport.

Environ 71% des ouvrières impliquées dans la séquence après recrutement local, ont ramené la proie jusqu'au nid.

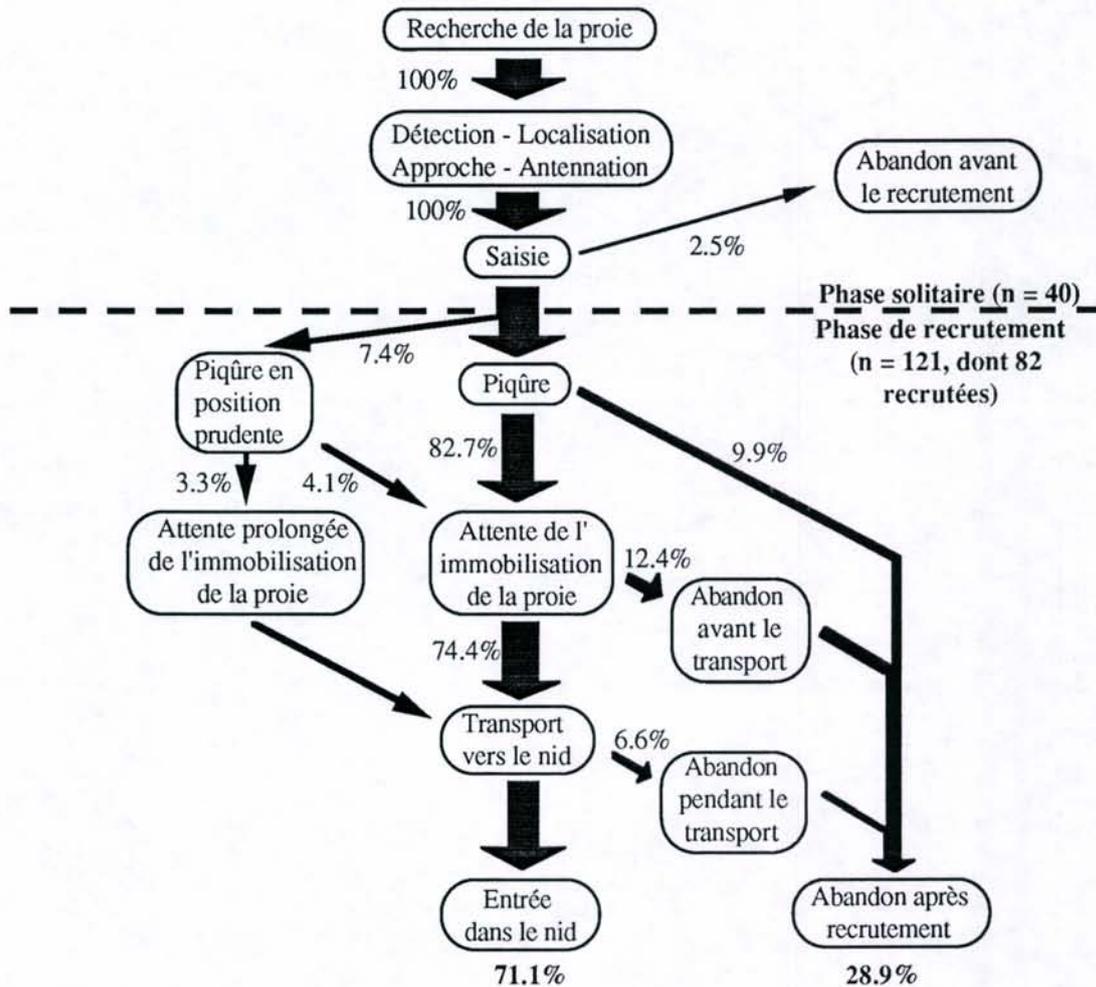


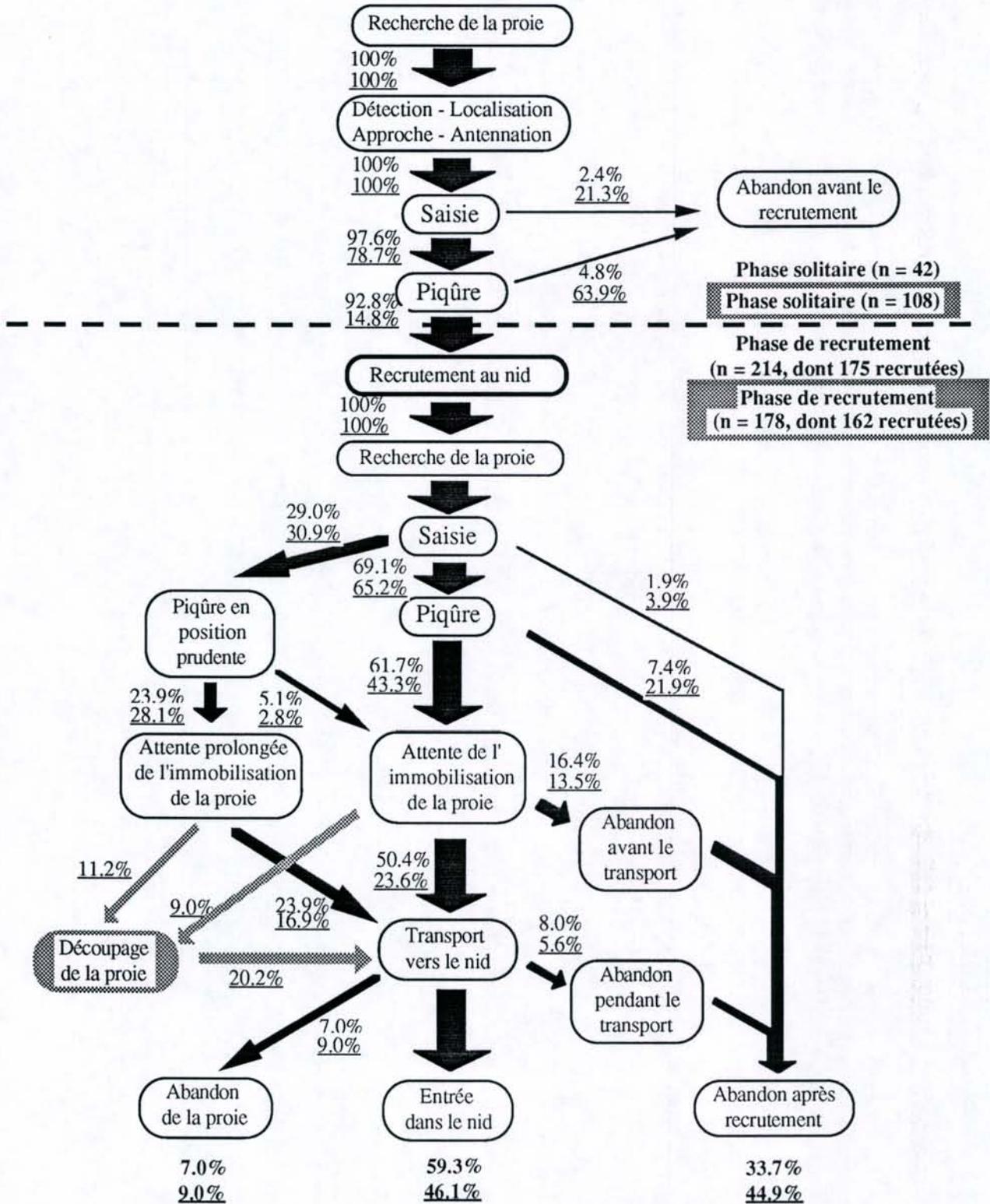
Figure 3. Diagramme séquentiel de la stratégie avec recrutement local.  
Flow diagram of the strategy with local recruitment.

### Le recrutement au nid

Nous avons distingué ici deux variantes: le recrutement au nid suivi du transport au nid et le recrutement suivi du découpage de la proie et du transport des morceaux.

La première variante (Fig. 4) apparaît pour des proies pesant de 61 à 155 mg. Nous retrouvons ici la phase d'approche aboutissant à la saisie, puis à la piqûre. A ce moment, l'ouvrière quitte sa proie, se dirige vers son nid et en ressort avec une démarche saccadée, typique du recrutement de masse archaïque employé par cette espèce (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). Après avoir retrouvé la proie, les ouvrières la saisissent et la piquent plusieurs fois. Elles attendent ensuite l'immobilisation de la proie avant de la transporter au nid. La piqûre en position prudente est ici plus fréquente et très nettement associée à une attente prolongée de l'immobilisation de la proie. On retrouve les abandons avant et pendant la phase de transport, mais la proie peut également être abandonnée au cours de cette dernière phase.

Au total, 59% des ouvrières impliquées dans cette séquence de prédation après recrutement au nid, ont ramené la proie jusqu'au nid.



**Figure 4.** Diagramme séquentiel de la stratégie avec recrutement au nid "sans" ou "avec" découpage de la proie (pourcentages soulignés ainsi que flèches et textes hachurés correspondent à la stratégie "avec" découpage de la proie).

Flow diagram of the strategy with recruitment in the nest "without" or "with" cutting of prey (underlined percentages, and hatched arrows and text correspond to the strategy "with" cutting of prey).

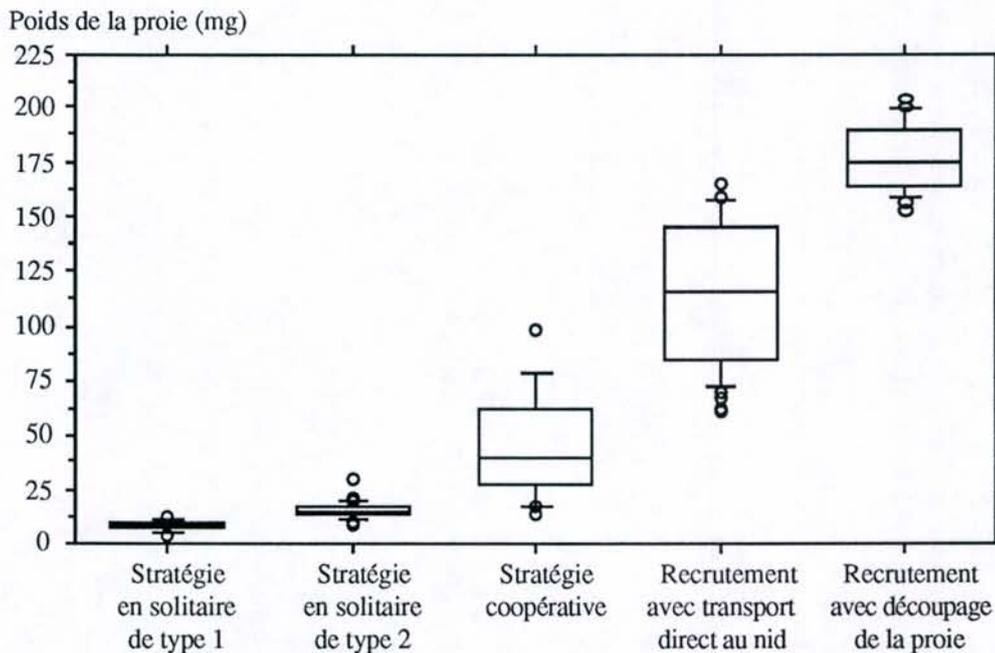
La seconde variante (Fig. 4) se rencontre face à des proies pesant de 152 à 204 mg. On retrouve une séquence similaire à la précédente, mis à part deux points importants: d'une part une fréquence d'abandons nettement plus importante avant le recrutement, et d'autre part l'apparition du comportement de découpage de la proie, réalisé par des individus ayant piqué la proie en position prudente ou non.

Ici, seulement 46% des ouvrières impliquées dans la séquence après recrutement au nid, ont ramené la proie au nid.

### *Flexibilité comportementale.*

La relation existant entre le poids de la proie et la stratégie prédatrice employée par les chasseuses d'*E. ruidum*, apparaît clairement dans la Figure 5.

L'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies est directement liée à la gamme de poids des proies présentées. Il existe cependant une certaine souplesse dans le choix de la stratégie à utiliser puisque pour un même poids de proie, situé dans les limites de variation de chaque gamme, deux stratégies proches peuvent généralement être utilisées.

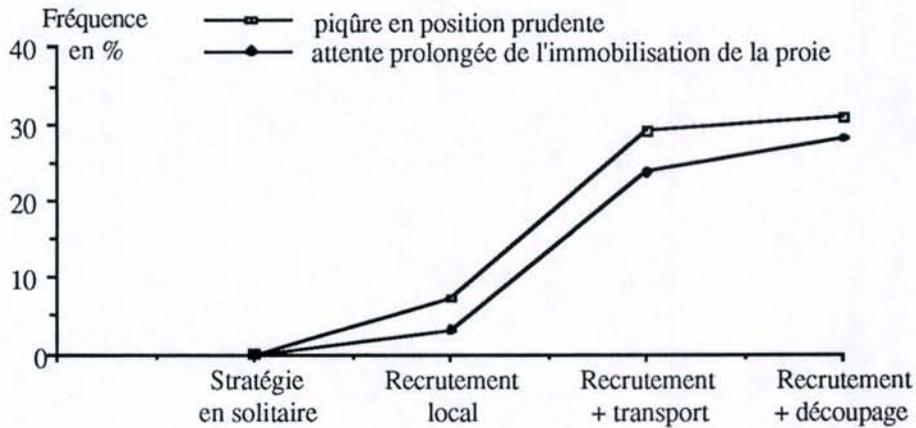


**Figure 5.** Gamme des stratégies prédatrices utilisées par *E. ruidum* en fonction du poids de la proie.

*Predatory strategies used by E. ruidum according to the weight of the prey.*

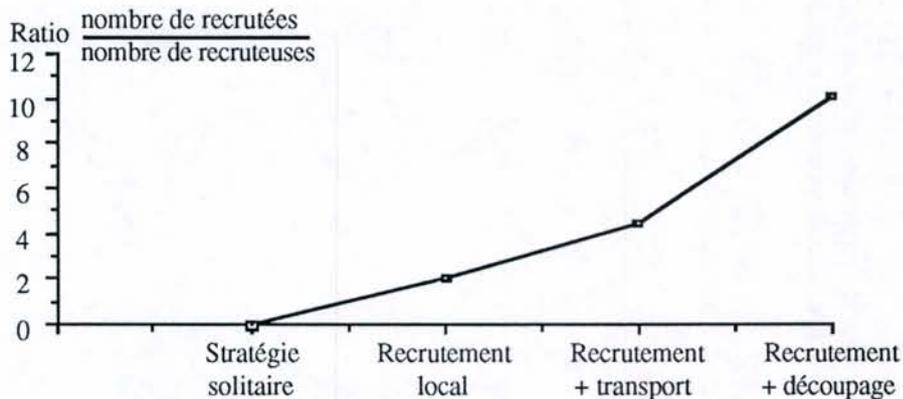
La mise en corrélation, avec le poids de la proie, de quelques caractéristiques des séquences comportementales précédemment décrites, permet d'illustrer d'une façon plus globale la flexibilité comportementale mise en oeuvre par les ouvrières d'*E. ruidum* au cours de la prédation.

Rapportée au type de stratégie employée (c'est-à-dire, indirectement, au poids de la proie), l'association entre la piqure en position prudente et l'attente prolongée de l'immobilisation de la proie (Fig. 6) indique que, pour les prédatrices, plus une proie est lourde plus elle est potentiellement dangereuse. Dans le cas des larves de *T. molitor*, plus la larve est lourde plus sa stratégie de défense, consistant à se tortiller violemment et à rouler sur elle-même quasi convulsivement, devient efficace et dangereuse pour la fourmi prédatrice.



**Figure 6.** Type de piqûre et d'attente selon la stratégie prédatrice utilisée.  
Stinging and waiting type according to the predatory strategy used.

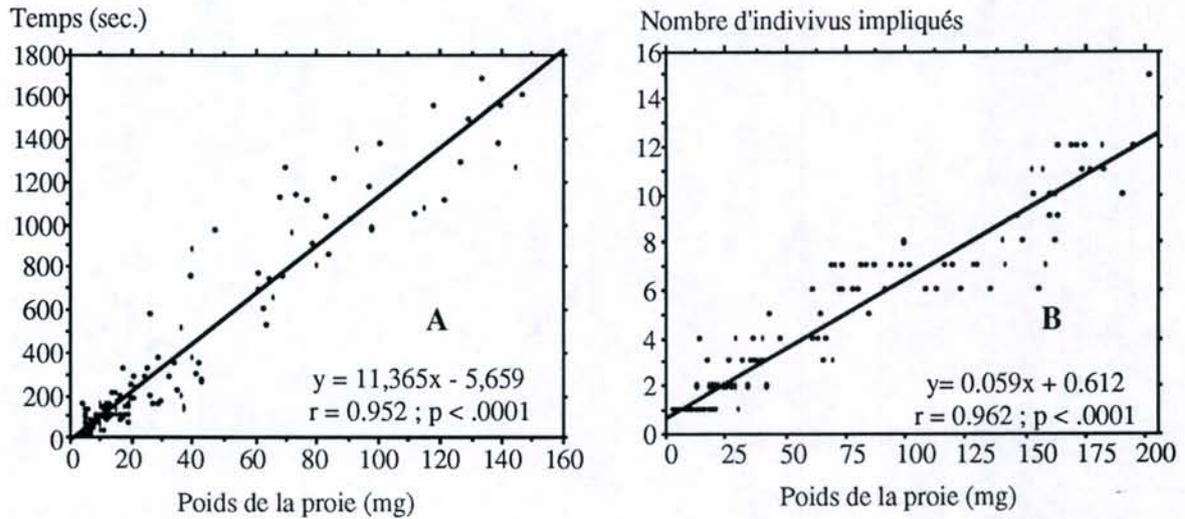
En ce qui concerne l'intensité du recrutement (Fig. 7), le nombre d'ouvrières recrutées par recruteuse est de plus en plus important depuis la stratégie en solitaire la plus simple jusqu'à la stratégie collective la plus élaborée, ce qui suggère que l'ouvrière recruteuse a la capacité d'ajuster l'intensité de son recrutement au poids de la proie. Cette espèce apparaît donc capable d'effectuer un recrutement gradué, comme cela a déjà été montré chez une autre ponérine de la tribu des Ectatommini, *Paraponera clavata* (BREED et coll., 1987).



**Figure 7.** Nombre d'ouvrières recrutées par recruteuse selon la stratégie prédatrice utilisée.  
Number of recruited workers per recruiter according to the predatory strategy used.

Par ailleurs, le temps de capture et de transport de la proie est positivement corrélé au poids de la proie (Fig. 8A).

De la même façon, le nombre d'individus impliqués dans la séquence prédatrice est également corrélé positivement au poids de la proie (Figure 8B). Cette dernière corrélation persiste même à l'intérieur de chaque stratégie collective, renforçant le caractère gradué du recrutement.



**Figure 8.** Relations entre le poids de la proie et la durée de la séquence prédatrice (A) ou le nombre d'individus impliqués (B).  
Relationships between the weight of the prey and the duration of the predatory sequence (A) or the number of hunters involved (B).

Ces deux dernières corrélations sont d'autant plus fortes si l'on considère l'importante variabilité dans l'intensité de la réponse défensive des larves de vers de farine.

## CONCLUSION

Les ouvrières d'*E. ruidum* possèdent plusieurs stratégies ajustées au poids de la proie, comme c'est le cas chez d'autres prédatrices généralistes (DEJEAN, 1988; DEJEAN et coll., 1993). Après une séquence initiale commune (recherche de la proie, détection, localisation), la séquence de prédation présente des différences, en fonction du poids de la proie. Ces différences concernent: le type d'approche (orientée ou non), le niveau de saisie de la proie (zone médiane ou juste derrière la tête), le comportement après piqure de la proie (attente plus ou moins prolongée de l'immobilisation de la proie) et le type de transport (avec découpage préalable de la proie ou sans). Néanmoins, toutes les proies ont été piquées et les prédatrices ont toujours respecté une phase d'attente d'immobilisation de la proie entre la piqure et la phase de transport, excepté pour les proies très petites. Cette large gamme de stratégies permet aux chasseuses d'*E. ruidum* de capturer des proies jusqu'à 20 fois plus lourdes qu'elles, contribuant pour une part essentielle de l'apport énergétique à la colonie.

Cette flexibilité au niveau du comportement de prédation a très certainement contribué au succès de cette espèce en milieu néotropical (LACHAUD, 1990; PASSERA et coll., 1994; SCHATZ et coll., 1994, 1995), et confirme son importance en tant qu'agent potentiel de contrôle biologique dans les agroécosystèmes néotropicaux (LACHAUD et coll., 1990, 1995a, 1995b).

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des financements émanants du M.E.S.R. "Sciences de la Cognition", du programme Cognisciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT et du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

## REFERENCES

- BREED M.D., FEWELL J.H., MOORE A.J., WILLIAMS K.R., 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20**, 407-411.
- COOK O.F., 1905. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting kelep of Guatemala. *USDA Technical series*, n°10, pp. 1-55.
- DEJEAN A., 1988. Les économies impliquées dans la prédation chez les fourmis. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **39**, p. 456.
- DEJEAN A., CORBARA B., OLIVA-RIVERA J., 1990. Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachychondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, **115**, 175-187.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P., 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.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*. 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- 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., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., 1995a. Eficiencia de depredación de la hormiga *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) en plantaciones de café. *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 6-7, Tapachula (Mexique).
- LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., DE CARLI P., BEUGNON G., 1995b. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Soc.*, **10**, 67-74.
- LACHAUD J.-P., VALENZUELA J., CORBARA B., DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.
- PASSERA L., LACHAUD J.-P., GOMEL L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**, 13-21.
- PERFECTO I., 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology*, **71**, 2125-2134.
- PERFECTO I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.*, **84**, 65-70.
- PRATT S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.
- 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., BEUGNON G., 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Sociobiology*, **26**, 269-282.
- WEBER N.A., 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.