

**FLEXIBILITÉ INDIVIDUELLE ET COLLECTIVE DU
COMPOURTEMENT PRÉDATEUR CHEZ
LA FOURMI *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)**

Bertrand SCHATZ^{1,2}, Jean-Paul LACHAUD^{1,3} & Guy BEUGNON¹

¹LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France)

²ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

³School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9QG (U.K.)

Résumé: Chez les ouvrières d'*Ectatomma ruidum* réalisant une activité à l'extérieur du nid, au moins cinq catégories comportementales ont pu être mises en évidence, dont celle des prédatrices. Face à des proies petites et nombreuses, ces prédatrices se répartissent elles-mêmes en deux sous-catégories de spécialistes : les tueuses, qui restent dans le site de prédation et tuent les proies en série, et les transporteuses, qui effectuent de nombreux allers-retours pour ramener les proies une à une jusqu'au nid. Le suivi de cette dissociation comportementale dans sept colonies de tailles différentes (24 à 350 ouvrières) montre que si le nombre des spécialistes des deux catégories augmente graduellement avec la taille des colonies, les proportions de tueuses (23%) et de transporteuses (77%) restent constantes. L'étude, dans de jeunes fondations et des colonies de faible effectif, de l'émergence parmi les prédatrices de ce type de spécialisation, indique que la différenciation de la première tueuse s'établit progressivement au cours de la sociogenèse pour des stades de développement compris entre 15 et 22 ouvrières. Une expérience de sociotomie a également permis de montrer que, suite au retrait temporaire des ouvrières spécialisées dans la fonction de tueuse, le groupe des transporteuses peut générer de nouvelles tueuses, assurant ainsi un maintien de l'efficacité du comportement prédateur à l'échelle de la colonie. La différenciation d'une prédatrice en tueuse ou en transporteuse dépend à la fois de caractéristiques individuelles (niveau de spécialisation et d'activité, expérience acquise, capacité décisionnelle) et sociales (comportement des individus coopérants, compétition à la tâche, état de satiété colonial). Les relations entre performances collectives et capacités individuelles permettent ainsi d'expliquer l'importante flexibilité du comportement prédateur d'*E. ruidum* et, plus généralement, de son comportement de fourragement.

Mots-clés: *Ponerine, spécialisation comportementale, flexibilité, fourragement, taille des colonies, régulation sociale.*

Abstract: Individual and collective flexibility of the predatory behavior in the ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

In the ponerine ant *Ectatomma ruidum*, workers displaying outside activities belong to, at least, five behavioral categories, including namely hunters. When faced with small and numerous prey, hunters specialize into two behavioral sub-categories: stingers, which stay in the hunting site and kill prey in serial, and transporters which perform numerous single-loaded trips to the nest. Seven colonies showing different sizes (24 to 350 workers) were studied. Although the number of both categories of hunters gradually increases with colony size, the proportions of stingers (23%) and transporters (77%) remain relatively stable. In young foundations and small colonies, a more in depth study of the emergence of the behavioral specialization of the first stinger among predators indicates a gradually differentiation during sociogenesis for developmental colony stages corresponding to 15-22 workers. By a temporary removing of all individuals specialized in stinging behavior, we showed that some of the transporters can differentiate into stingers, securing the efficiency of the predatory behavior. The behavioral differentiation of a given hunter into stinger or transporter depends both on individual characteristics (specialization and activity levels, previous experience, decision making) and on social characteristics (behavior of cooperating individuals, task competition, colonial starvation state). Relationships between collective performances and individual capacities allow to explain the important flexibility of the predatory behavior of *E. ruidum* and, more generally, of its foraging behavior.

Key Words: *Ponerine, behavioral specialization, flexibility, foraging, colony size, social regulation.*

INTRODUCTION

Dans le cadre de la recherche des composantes fondamentales de l'organisation des colonies, la division du travail est un des phénomènes les plus étudiés chez les fourmis (Hölldobler et Wilson, 1990). Les deux castes comportementales le plus souvent évoquées sont d'une part les soigneuses de couvain, ou plus généralement les ouvrières du "service intérieur", et d'autre part les fourrageuses, c'est-à-dire les ouvrières du "service extérieur" (Hölldobler et Wilson, 1990). Cependant, beaucoup d'autres sous-castes comportementales peuvent exister, notamment au niveau des tâches de fourragement où se rencontrent les spécialisations les plus marquées (Oster et Wilson, 1978; Rissing, 1981). Par exemple, chez *Pachycondyla caffraria*, les fourrageuses peuvent être séparées en récolteuses de substances sucrées et en prédatrices, ces dernières pouvant, à leur tour, être divisées en deux sous-catégories : les "piqueuses" et les "transporteuses" (Agbogba et Howse, 1992). Une telle division du travail parmi les prédatrices se retrouve de façon caractéristique chez quelques espèces à régime termitophage obligatoire, telles *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *laevigata*, *P. marginata*, *Megaponera foetens* et certaines *Leptogenys* (Leal et Oliveira, 1995), suggérant une possible facilitation dans l'émergence de telles spécialisations fines du fait de certaines caractéristiques propres au type de proies chassées.

Au cours d'une étude centrée sur l'analyse du comportement de fourragement des ouvrières d'*Ectatomma ruidum*, nous avons voulu d'une part déterminer les différents types de spécialisation comportementale présentés par les ouvrières du service extérieur et d'autre part tester l'hypothèse de l'influence du type de proies sur l'émergence de ces spécialisations en analysant, en laboratoire, le comportement des ouvrières face à des proies mobiles, petites et nombreuses, c'est-à-dire présentant un certain nombre de caractéristiques proches de proies comme les termites.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel biologique

La fourmi *Ectatomma ruidum* est une ponérine néotropicale très commune en Amérique Centrale et une partie de l'Amérique du Sud, connue pour son impact économique potentiel sur les insectes ravageurs de divers agroécosystèmes (Weber, 1946; Lachaud et coll., 1984, 1990, 1996; Perfecto, 1990). La taille réduite des effectifs de ses colonies (80 à 100 ouvrières en moyenne) ainsi que la faible extension des aires de chasse utilisées (de 0.8 à 8.4 m²) (Lachaud, 1990; Lachaud et coll., 1990; Breed et coll., 1990; Schatz et Lachaud, non publié) rendent son étude en laboratoire particulièrement aisée, dans des conditions expérimentales souvent relativement proches des conditions naturelles.

Étude des spécialisations comportementales

Trois colonies monogynes, composées respectivement de 21, 61 et 101 ouvrières, ont été élevées dans des nids en plâtre en conditions contrôlées de laboratoire (25±1 °C, 60±5% HR, 12/12 DL). Chaque nid était connecté d'une part à un site à grillons et d'autre part au centre d'une arène où les fourrageuses avaient libre accès à trois sites à miel différents placés à 120° les uns des autres. Toutes les ouvrières ayant manifesté une quelconque activité à l'extérieur ont été marquées individuellement. Toutes les 15 minutes pendant 4 jours, entre 08h00 et 17h30 (ce qui correspond à l'essentiel de la période d'activité de cette espèce, Lachaud, 1990), les visites de chaque individu ont été enregistrées dans les cinq sites potentiels de fourragement (le site à grillons, l'arène et les trois sites à miel). Même si aucun recrutement de masse ni tracé de piste chimique n'ont été observés au cours de la recherche alimentaire, chaque jour, avant le début des observations, la base de l'arène a été nettoyée à l'alcool afin d'éliminer toute possibilité d'information chimique directionnelle connue pour être utilisée par les ouvrières d'*E. ruidum* lors de la recherche de substances sucrées ou de proies nombreuses ou difficilement transportables (Pratt, 1989; Bestmann et coll., 1995).

Un "coefficient de fidélité" (FC) a été calculé pour chaque individu comme le rapport entre le nombre de visites enregistrées dans un site donné et le nombre total de sorties de cet individu durant la période d'observation. En considérant trois sites potentiels de fourragement (le site à grillons, l'arène et l'ensemble des trois sites à miel), toutes les ouvrières présentant un coefficient de fidélité pour un site donné d'une valeur FC ≥ 0,50, ont été considérées comme fidèles à ce site.

Tests de prédatons

Sept colonies de tailles différentes (24, 60, 109, 130, 160, 240 et 350 individus) ont été utilisées. Le dispositif expérimental est composé d'un milieu extérieur (30 x 30 cm) connecté d'un côté au nid et de l'autre à l'aire de prédation. Séparée d'environ 35 cm de l'entrée du nid, cette aire de prédation consiste en une boîte de Petri d'un diamètre de 9 cm, où sont placées les proies (des drosophiles vivantes), et présentant une hauteur de 1 cm seulement afin de faciliter la prédation des fourmis tout en évitant que les proies ne s'échappent. Durant des observations préliminaires, toutes les ouvrières réalisant un acte de prédation ont été marquées individuellement. Les comportements de chaque ouvrière marquée présente dans l'aire de prédation ont été relevés par séquences de 10 minutes. Certaines caractéristiques plus spécifiques des protocoles utilisés seront présentées au niveau des différents tests réalisés.

RÉSULTATS

Les spécialisations comportementales

Sur 78 ouvrières réalisant une quelconque activité à l'extérieur au cours de la phase d'observation préliminaire, seules 68 ont été observées à l'extérieur au cours des 4 jours de test. A partir des différences établies entre les coefficients de fidélité de ces 68 individus (Fig. 1), une très nette différenciation en au moins cinq catégories comportementales apparaît entre les ouvrières (Schatz et coll., 1995).

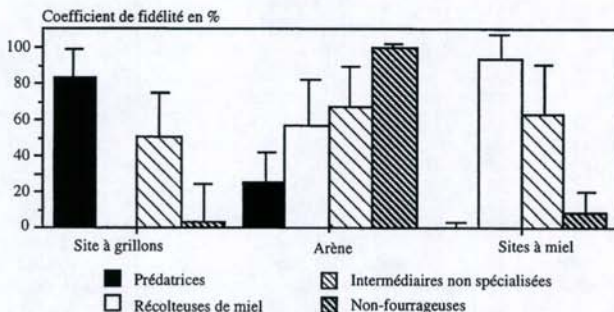


Figure 1. Fidélité au site de fourrage chez les ouvrières ayant une activité extérieure. Les données des trois colonies sont regroupées pour chaque site de fourrage (site à grillons, arène et sites à miel) pour les groupes de spécialistes établis à partir des coefficients de fidélité individuels.

Foraging site fidelity for workers displaying outside activity. The data from the three colonies are pooled for each foraging site (cricket site, arena or honey sites) for the different groups of specialists established according to the individual fidelity coefficients.

On peut ainsi distinguer : des "prédatrices" (92,5% des 187 visites effectuées dans le site à grillons ; $FC_{\text{site à grillons}} = 0,83 \pm 0,15$), des "récolteuses de miel" (94,4% des 501 visites dans les trois sites à miel ; $FC_{\text{sites à miel}} = 0,93 \pm 0,13$), des "intermédiaires non-spécialisées" (réparties dans les différents sites disponibles sans montrer une spécialisation pour l'un de ces sites de fourrage ; $FC_{\text{site à grillons}} = 0,50 \pm 0,24$; $FC_{\text{sites à miel}} = 0,62 \pm 0,27$; $FC_{\text{arène}} = 0,65 \pm 0,23$), et finalement des "non-fourrageuses" (très présentes dans l'arène : $FC_{\text{arène}} = 1 \pm 0,02$; $FC_{\text{site à grillons}} = 0,04 \pm 0,20$; $FC_{\text{sites à miel}} = 0,07 \pm 0,13$) qui se répartissent en "ouvrières chargées de la maintenance du nid" (94,4% de l'ensemble des transports de débris divers) et en "patrouilleuses" (caractérisées par des trajets longs et sinueux et un net désintérêt pour les proies ou le miel).

Sur la base des niveaux d'activité individuels des fourrageuses (estimés par le nombre de trajets réalisés), un niveau d'activité de référence a été défini comme

correspondant à 1,5 fois le niveau d'activité moyen ($x = 11$ trajets) établi à partir des niveaux d'activité des 78 ouvrières potentiellement actives à l'extérieur (Fig. 2).

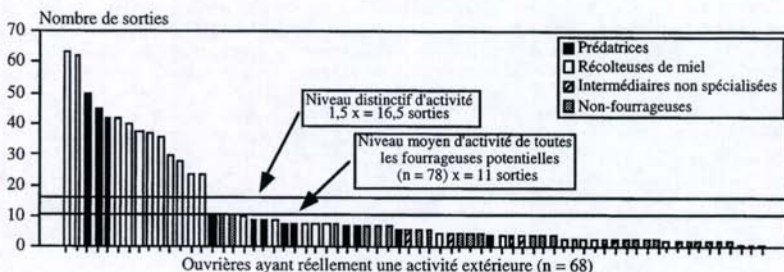


Figure 2. Niveau d'activité individuel des 68 ouvrières ayant montré une activité extérieure. Individual activity rate of the 68 workers displaying outside activity.

Pour certaines catégories comportementales comme les prédatrices et les récolteuses de miel, et indépendamment de la valeur du coefficient de fidélité associé au site de fourrageage préférentiel, on peut distinguer des spécialistes très actives, appelées "spécialistes-élite" (sensu Oster et Wilson, 1978), qui ont un niveau d'activité supérieur au niveau d'activité de référence et, par opposition, des "spécialistes" qui sont nettement moins actives (Fig. 2). La comparaison entre spécialistes-élite ($n = 14$) et spécialistes ($n = 22$), au niveau de leur coefficient de fidélité pour le site le plus visité, ne fait cependant apparaître aucune différence significative entre ces deux catégories ($0,95 \pm 0,06$ vs. $0,86 \pm 0,17$). La spécialisation comportementale et le niveau d'activité apparaissent donc comme deux caractéristiques distinctes de chaque ouvrière (Schatz et coll., 1995).

L'étude détaillée du comportement des prédatrices mises en présence de proies petites et nombreuses permet d'aller plus loin encore dans la mise en évidence de spécialisations comportementales fines. Trois tests de 120 minutes, chacun faisant intervenir 80 drosophiles, ont été réalisés. Face à ce type de proies, et en se basant à la fois sur des critères de fréquence de réalisation des comportements de mise à mort et de transport (Tab. 1) et de niveau moyen d'activité (seules les ouvrières réalisant au moins 10 mises à mort au cours du même test sont considérées comme spécialisées dans cette tâche), deux nouvelles catégories comportementales ont pu facilement être distinguées parmi les prédatrices (Schatz et coll., 1996) : les "tueuses", réalisant 93,2% des mises à mort de proies, et les "transporteuses" qui assurent 98,1% des transports au nid.

Comportements	Tueuses (n = 6)	Transporteuses (n = 28)
Nombre de proies tuées	204	15
Nombre de proies transportées	4	203

Tableau 1. Nombre de mises à mort et de transports réalisés au cours de 3 tests par chacune des deux sous-castes comportementales de prédatrices d'E. ruidum, pour une colonie de 240 ouvrières (au total 240 drosophiles ont été offertes comme proies). Les effectifs de tueuses et de transporteuses correspondent au nombre total d'individus ayant participé à un comportement de chasse au moins une fois au cours des 3 tests.

Table 1. Numbers of stings and transports performed during 3 repetitions by both behavioral subcastes of hunters, in an E. ruidum colony containing 240 workers (a total of 240 drosophila were supplied as prey). Stingers and transporters numbers correspond to the total number of individuals displaying any hunting behavior at least once during the 3 tests.

Cette stratégie est très efficace puisque sur 240 proies présentées au cours des trois tests, 219 ont été tuées (91,3% des proies disponibles), dont 94,5% (207 proies) ont été transportées au nid (soit, au total, 86,3% des proies disponibles). Chaque tueuse réalise une séquence typique d'attaque (Lachaud, 1990; Schatz et coll., 1997) : détection, localisation, approche, antenation, saisie avec les mandibules et piqûre. Dès que la proie est immobile, elle est déposée au sol et une nouvelle séquence d'attaque peut commencer ; cependant, quelques tueuses peuvent parfois conserver la proie morte entre leurs mandibules lorsqu'elles engagent une nouvelle attaque. Généralement, les proies mortes déposées au sol sont reprises par les transporteuses, mais ces dernières peuvent parfois solliciter activement le transfert de la proie à une tueuse par des antenations et, occasionnellement, l'intervention de martèlements réalisés avec les pattes antérieures. Dans tous les cas, les proies sont transportées une par une, puis déposées dans le nid ou données à ouvrières bloquant l'entrée du nid et qui sollicitent à leur tour le transfert de proie.

Flexibilité comportementale individuelle et collective

Influence de la taille de la colonies. La variation, en fonction de la taille des colonies, du nombre d'individus impliqués dans chacune des deux sous-castes comportementales de prédatrices ainsi que de leurs proportions relatives, a été étudiée au cours de trois tests sur sept colonies (Schatz et coll., 1996). Pour chaque test, on a respecté une proportion relativement constante de 3 à 5 proies par ouvrière prédatrice (nombre estimé durant des tests préliminaires).

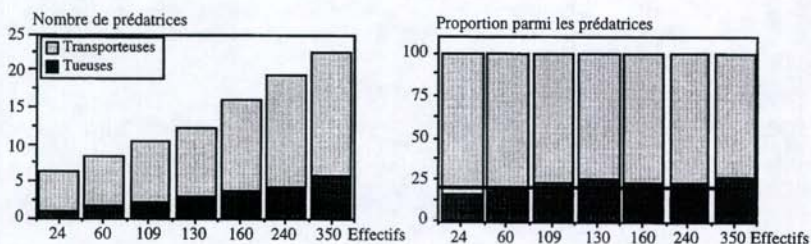


Figure 3. Nombre et proportion des ouvrières spécialisées en tueuses ou en transporteuses en fonction de la taille de la colonie.
Number and proportion of workers specialized in stinging or transporting behaviors according to colony size.

Les résultats (Fig. 3) indiquent l'existence de corrélations positives significatives entre la taille de la colonie et le nombre de tueuses ($r = 0,986$; $p \leq .001$) et de transporteuses ($r = 0,970$; $p \leq .001$). Par contre, les proportions de tueuses (23%) et de transporteuses (77%) restent constantes quelle que soit la taille de la colonie.

Émergence de la spécialisation "tueuse" dans les colonies de petite taille. La plus petite colonie étudiée (24 ouvrières) étant caractérisée par l'intervention d'une tueuse en moyenne par test (Fig. 3), nous avons voulu déterminer l'effectif minimum que doit posséder une colonie pour qu'intervienne de façon régulière, au cours de ce type de séquence prédatrice, une ouvrière spécialisée en tueuse.

Répétés 86 fois, des tests de prédation ont été réalisés sur huit fondations à différentes étapes de leur sociogenèse (de 8 à 27 ouvrières). Ces tests consistent à proposer 20 proies dans le même dispositif que celui utilisé précédemment. Pour chaque effectif, nous avons établi la proportion des cas où est intervenue une tueuse, c'est-à-dire une prédatrice qui tue au moins 10 proies par test.

L'intervention d'une tueuse apparaît pour des sociétés contenant 16 ouvrières et devient systématique au-delà de 21 ouvrières (Fig. 4). Entre ces deux effectifs, la pro-

portion de cas avec intervention d'une tueuse est directement corrélée à la taille de la colonie ($r = 0,981$; $p < .001$; $ddl = 6$). Cette droite de régression permet de calculer la taille théorique de la colonie pour laquelle cette proportion de cas est de 50% : cette taille théorique est de 18,41 ouvrières (Fig. 4). Ainsi, l'émergence du statut de tueuse serait lié au stade de développement de la colonie, la spécialisation en tueuse n'apparaissant de façon stable qu'à partir d'un certain degré de "maturité" des colonies comme cela a déjà été montré pour les spécialistes de la garde à l'entrée du nid et pour les prédatrices utilisant la stratégie de chasse à l'affût chez *E. tuberculatum* (Dejean et Lachaud, 1992).

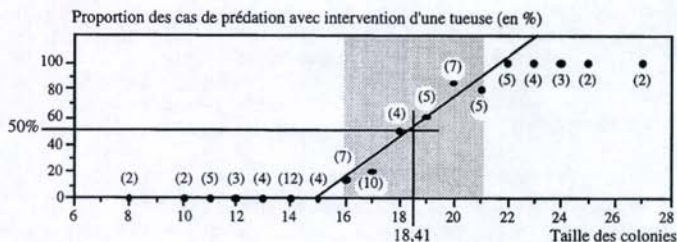


Figure 4. Proportion des cas d'intervention d'une tueuse en fonction de la taille de la colonie. Le nombre de cas testés pour chaque effectif est indiqué entre parenthèses. La zone en pointillés représente les effectifs pour lesquels l'intervention d'une tueuse n'est pas systématique.

Proportion of cases involving one stinger according to colony size. The number of cases tested is indicated between parenthesis. The dotted sector represents the colony size for which the participation of a specialized stinger is not systematic.

Régulation sociale parmi les prédatrices. La dissociation comportementale entre tueuses et transporteuses peut faire l'objet d'une régulation sociale au même titre que ce qui a déjà été démontré chez d'autres espèces pour des spécialisations comportementales concernant des tâches réalisées à l'intérieur du nid (Lachaud et Fresneau, 1987). La capacité de régulation sociale parmi les prédatrices a été étudiée ici sur la colonie de 240 ouvrières, en effectuant une expérience de sociotomie qui se déroule en trois phases réparties sur 14 tests (Schatz et coll., 1994b).

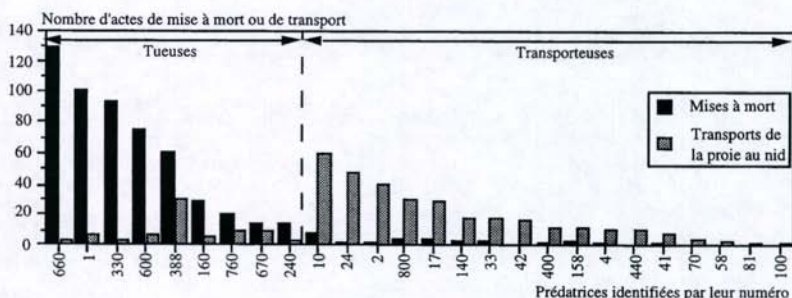


Figure 5. Performances individuelles de mises à mort et de transports des proies réalisées par les prédatrices au cours de la phase initiale.

Individual performances concerning stinging and transporting behaviors performed by each hunter during the initial phase.

Le regroupement au niveau individuel des résultats des huit premiers tests, correspondant à la phase initiale, confirme la séparation comportementale entre les deux

types de prédatrices. Cependant, cette spécialisation n'est pas stricte, puisque toutes les tueuses ont effectué quelques transports de proies et que, de leur côté, la plupart des transporteuses ont effectué quelques mises à mort (Fig. 5).

Cette phase initiale a servi à déterminer, pour l'ensemble des prédatrices, le niveau de référence initial pour le comportement de mise à mort, permettant ainsi d'identifier neuf tueuses, dont sept spécialistes-élite (Fig. 6). La seconde phase, dite phase de sociotomie et regroupant 3 tests, a consisté en l'isolement de ces 9 tueuses. Enfin, au cours de la troisième phase, dite de réunification et regroupant également 3 tests, les deux groupes initiaux de prédatrices ont été reconstitués.

L'isolement des neuf tueuses au cours de la phase de sociotomie a provoqué une réorganisation comportementale au sein du groupe des transporteuses (Fig. 6), marquée par l'apparition de 5 tueuses très actives, et la mise en activité de 6 nouvelles transporteuses. Les 5 tueuses correspondent aux individus qui, parmi les transporteuses, présentaient déjà, au cours de la phase initiale, les meilleures performances de mises à mort.

Enfin, une nouvelle redistribution générale de la spécialisation en tueuse apparaît au cours de la phase de réunification, respectant pour l'essentiel les spécialisations comportementales individuelles telles qu'elles se manifestaient au cours de la phase initiale, mais intégrant aussi, partiellement, certaines des modifications apparues lors de la phase de sociotomie : les tueuses n°160, n°670 et n°240 perdent leur statut de tueuses alors que les transporteuses n°10 et n°33 deviennent des tueuses très actives. Quant aux 6 nouvelles transporteuses qui s'étaient mises en activité au cours de la phase de sociotomie, elles n'interviennent plus dans la prédation.

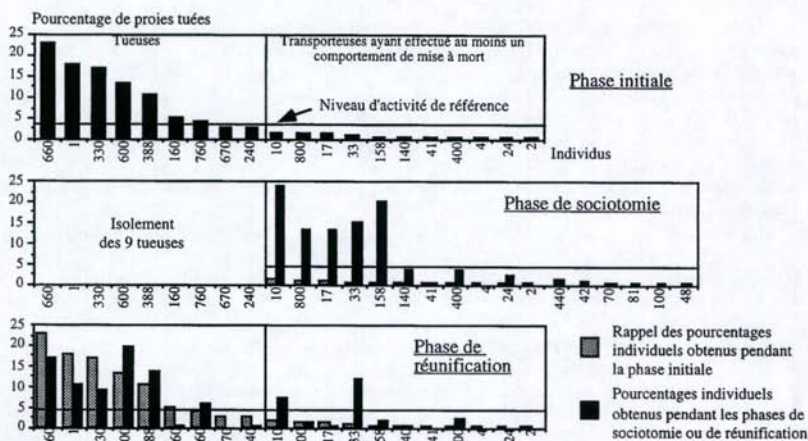


Figure 6. Analyse individuelle du comportement de mise à mort au cours des phases initiale, de sociotomie et de réunification.
Individual analysis of the stinging behavior during the initial, sociotomy and reunification phases.

Trois aspects importants de cette régulation sociale, que l'on retrouve également chez d'autres espèces (Lachaud et Fresneau, 1987; Lachaud et coll., 1994), sont à souligner. Le premier correspond à la stabilité des effectifs des différents groupes face à l'ensemble des variations individuelles. Le second correspond à la mise en évidence d'une compétition à la tâche entre les prédatrices. L'issue de cette compétition à la tâche est très influencée par les différentes prédispositions individuelles pour la tâche à réguler, comme c'est le cas ici parmi les transporteuses en ce qui concerne la réalisation du

comportement de mise à mort au cours de la phase de sociotomie. Enfin, les variations individuelles de spécialisation et de niveau d'activité, au cours de la phase de réunification, semblent montrer que la réalisation répétitive d'un comportement par un individu contribue à renforcer la spécialisation comportementale de cet individu pour ce comportement, alors qu'au contraire sa non-réalisation contribue à diminuer cette spécialisation. L'influence de ce dernier aspect reste néanmoins mineure devant l'importante flexibilité comportementale individuelle, puisque la majorité des individus ont conservé pendant la phase de réunification la spécialisation et le niveau d'activité qu'ils avaient pendant la phase initiale.

DISCUSSION

L'analyse détaillée, chez *E. ruidum*, du comportement des ouvrières participant à l'approvisionnement de la société met en évidence l'existence d'une division du travail extrêmement fine et variée. De plus, de façon plus nuancée que dans les conclusions d'Oster et Wilson (1978) suggérant que l'élitisme est le moteur essentiel de la spécialisation comportementale, l'analyse simultanée des spécialisations comportementales et des niveaux d'activités manifestés par les individus fait apparaître qu'en fait ces deux phénomènes correspondent à des caractéristiques distinctes de chaque ouvrière.

Cette variété dans la division du travail apparaît d'autant plus facile à mettre en évidence que l'on se place dans les conditions optimales d'expression de comportements qui, en conditions normales, seraient difficiles à observer, voire même inexistantes. Ainsi, l'utilisation de proies petites et nombreuses, nous a permis de décrire une stratégie de chasse coopérative, avec intervention de deux spécialisations comportementales complémentaires (tueuses et transporteuses) qui, en situation normale, ont peu de chances d'apparaître puisque les ouvrières d'*E. ruidum* sont connues pour chasser essentiellement en solitaires (Lachaud et coll., 1984; Schatz et coll., 1997). L'intervention dans l'émergence de certaines spécialités, comme celle de tueuse, de processus complexes liés au stade de développement des colonies, semble toutefois indiquer que ces spécialisations comportementales ne sont pas de simples artefacts expérimentaux mais correspondent bien à une potentialité comportementale réelle des individus, se mettant en place progressivement non seulement au cours de l'ontogenèse mais également de la sociogenèse.

En jouant sur certaines caractéristiques des proies offertes (longueur, poids, transportabilité), d'autres travaux ont montré qu'une large gamme de stratégies de forrageage, depuis la forme solitaire jusqu'au recrutement gradué, pouvait être utilisée par *E. ruidum* (Lachaud, 1985; Pratt, 1989; Schatz et coll., 1997). D'une façon similaire, l'utilisation de certaines caractéristiques du milieu dans lequel se déplacent les ouvrières spécialisées dans la récolte de substances sucrées, conduit ces dernières à présenter des spécialisations individuelles spatiales (Lachaud et coll., 1984; Schatz et coll. 1995), temporelles (Schatz et coll., 1993) et même spatio-temporelles (Schatz et coll., 1994a; Beugnon et coll., 1996), et il semblerait qu'il en soit de même en ce qui concerne les prédatrices (Schatz, 1997). L'ampleur de la gamme de spécialisations comportementales dont dispose *E. ruidum*, ainsi que la grande souplesse qui permet aux ouvrières de cette espèce de faire face à une grande variété de contraintes environnementales tout en maintenant un niveau très élevé de performance (exprimé en nombre de proies ou d'items alimentaires ramenés au nid), confirment l'incroyable flexibilité comportementale de cette espèce (Corbara et coll., 1989). Cette flexibilité se traduit notamment par une grande capacité à réaliser une régulation sociale rapide et efficace dans une situation relativement drastique ou toute une catégorie de spécialistes disparaît. Ainsi, lors de la suppression expérimentale de toutes les tueuses, la différenciation d'une prédatrice en tueuse ou en transporteuse dépend à la fois de ses caractéristiques individuelles (niveau de spécialisation, niveau d'activité, expérience acquise, capacité décisionnelle) et de caractéristiques sociales (comportement des individus coopérants, compétition à la tâche, état de satiété colonial) (Oster et Wilson, 1978; Lachaud et

Fresneau, 1987; Lachaud et coll., 1994; Schatz, 1997). Les relations entre performances collectives et capacités individuelles permettent donc d'expliquer l'importante flexibilité du comportement prédateur de cette espèce et plus généralement de son comportement de fourrageant.

REMERCIEMENTS

Ce travail, qui a fait l'objet d'une thèse de Doctorat présentée à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse, a été réalisé grâce à des financements émanants du MESR "Sciences de la Cognition", de la Commission Européenne, du programme Cognisciences CNRS auprès de PRESCOT et du Conseil Régional de Midi-Pyrénées, ainsi que du CONACyT au Mexique (projet n° 0574P-N).

RÉFÉRENCES

- Agbogba C. and P.E. Howse, 1992. Division of labour between foraging workers of the ponerine ant *Pachycondyla cafferia* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 39: 455-458.
- Bestmann H.J., E. Janssen, F. Kern, B. Liepold and B. Hölldobler, 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., I. Pastergue-Ruiz, B. Schatz and J.-P. Lachaud, 1996. Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. *Behav. Process.* 35: 55-62.
- Breed M.D., P. Abel, T.J. Bleuze and S.E. Denton, 1990. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. *Oecologia* 84: 117-121.
- 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.
- Déjean A. and J.-P. Lachaud, 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Ins. Soc.* 39: 129-143.
- Hölldobler B. and E.O. Wilson, 1990. *The ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.
- 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., G. Beugnon and D. Fresneau, 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*, (sous la direction de B. Pavard), pp. 207-236. Edit. "Atelier Cognition Partagée-PRESCOT-Toulouse", Coll. Travail, OCTARES edn., Toulouse.
- Lachaud J.-P. and D. Fresneau, 1987. Social regulation in ponerine ants. In: *From individual to collective behavior in social insects* (J.M. Pasteels & J.-L. Deneubourg Eds.) (*Experientia suppl.* 54), pp. 197-218. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Lachaud J.-P., D. Fresneau and J. García-Pérez, 1984. Étude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérides (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 61: 159-177.
- Lachaud J.-P., J.A. López-Méndez., B. Schatz, P. De Carli and G. Beugnon, 1996. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérides du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Ins. Soc.* 10: 67-74.
- Lachaud J.-P., J. Valenzuela, B. Corbara and A. Dejean, 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Ins. Soc.* 6: 151-155.
- Leal I.R. and P.S. Oliveira, 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata* : colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 373-383.
- Oster G.F. and E.O. Wilson, 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 352 pp.
- Perfecto I., 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology* 71: 2125-2134.
- Pratt S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- Rissing S.W., 1981. Foraging specializations of individual seed-harvester ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 149-152.

- Schatz B., 1997. Modalités de la recherche et de la récolte alimentaire chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger : flexibilités individuelle et collective. *Thèse*, Toulouse III, 275 pp.
- Schatz B., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1994a. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.* 48: 236-238.
- Schatz B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1993. Apprentissage temporel chez la ponérine *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Ins. Soc.* 8: 9-15.
- Schatz B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1994b. Polyéthisme et régulation sociale chez les prédatrices d'une fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger. *Proc. 26^{ème} Coll. SFECA*, Nancy, pp. 120-126.
- Schatz B., J.-P. Lachaud, G. Beugnon, 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Formicidae). *Sociobiology* 26: 269-282.
- Schatz B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1996. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Ponerinae). *Ins. Soc.* 43: 111-118 .
- Schatz B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight in the neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 337-349.
- 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.