

## ÉTUDES EN MILIEU NATUREL DU COMPORTEMENT DE CLEPTOBIOSE CHEZ LA FOURMI NÉOTROPICALE *ECTATOMMA RUIDUM* (HYMENOPTERA, PONERINAE)

Paola DE CARLI<sup>1</sup>, Jean-Paul LACHAUD<sup>1,2</sup>,  
Guy BEUGNON<sup>1</sup> & J. Antonio LÓPEZ-MÉNDEZ<sup>2</sup>

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

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

**Résumé:** Chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum*, en conditions de haute densité de population, les aires de fourragement des colonies voisines se superposent partiellement et les ouvrières d'une colonie peuvent voler les réserves alimentaires des nids homospécifiques voisins (cleptobiose). Dans une plantation de caféiers, au Mexique, nous avons observé l'émergence du phénomène cleptobiotique lors de la présentation d'une source de nourriture unique, fixe et abondante au cours de 3 tests. La cleptobiose peut être "facultative" ou "stricte", suivant que les colonies qui bénéficient de la nourriture fournie ont un contact direct occasionnel ou nul avec la source. Les nids exploitant la source par cleptobiose stricte sont en moyenne plus éloignés de cette source (de près de 60%) que les nids effectuant de l'approvisionnement direct. L'activité des ouvrières voleuses, marquées individuellement, a été suivie pendant une période de 4 semaines, en tenant compte de leur fidélité à la cible des vols, de la durée des intrusions et des rejets des intrusés de la part des résidentes. Ces résultats nous conduisent à discuter d'une part de l'impact écologique de la cleptobiose en tant que véritable stratégie de fourragement et, d'autre part, de l'hypothèse du camouflage chimique en tant que mécanisme d'évasion du système de reconnaissance intraspécifique.

**Mots-clés:** *Interactions intraspécifique, fourragement, cleptobiose, Ectatomma ruidum, Ponerinae.*

**Abstract:** Field studies of cleptobiotic behavior in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Ponerinae).

In the ponerine ant *Ectatomma ruidum*, under high nest density conditions, hunting areas of neighboring colonies partly overlap and some workers can enter a foreign nest to rob food reserves (cleptobiosis). In order to enhance foraging competition between *E. ruidum* colonies, a large quantity of small prey was provided as a single fixed food source during 3 replications, in a Mexican coffee plantation. The food source exploitation was done by "facultative" or "exclusive" cleptobiosis, according to the existence or absence of any direct provisioning to this source. Exclusive cleptobiotic nests were, on average, more distant from the source (near to 60% more) than colonies foraging directly on it. The activity of previously marked thief ants was studied during 4 weeks, focusing on the individual fidelity to the same target nest, the duration of intrusions with or without food robbing and the rejections of intruders by resident workers. We discuss the ecological impact of cleptobiosis as an effective foraging strategy and the camouflage hypothesis proposed as an evasive mechanism of the nestmate recognition system.

**Key words:** *Intraspecific interactions, cleptobiosis, Ectatomma ruidum, Ponerinae.*

### INTRODUCTION

Le vol de nourriture, est un comportement assez répandu dans le monde animal, s'exprimant par le transfert forcé d'items alimentaires d'un individu à l'autre. Chez les fourmis, les ouvrières d'une colonie peuvent voler les réserves alimentaires d'une colonie homospécifique ou appartenant à une autre espèce, comportement connu sous le nom de cleptobiose (Hölldobler, 1986; Yamaguchi, 1995). Chez la fourmi ponérine *Ectatomma*

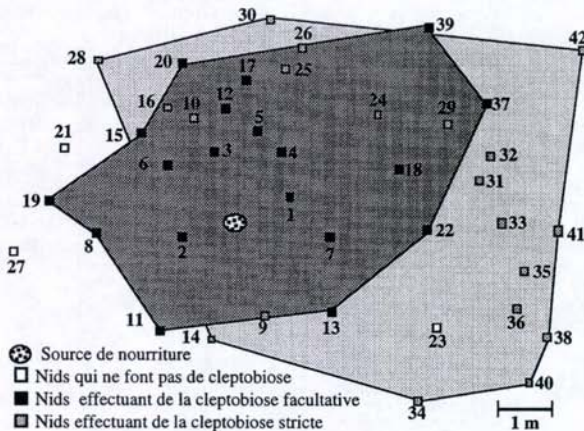
*ruidum*, en conditions de haute densité de population, la distribution homogène des nids (Levings et Franks, 1982; Schatz et coll., 1998) est un indice de la forte compétition intraspécifique locale. Dans de telles conditions, les aires de fourragement des colonies voisines se superposent partiellement (Lachaud et coll., 1984) et les ouvrières d'une colonie peuvent effectuer de la cleptobiose aux dépens des nids homospécifiques voisins (Breed et coll., 1990). Afin de préciser l'importance, chez cette espèce, du vol alimentaire en tant que stratégie de fourragement, nous avons étudié ce phénomène en conditions naturelles, aussi bien à l'échelle de la population qu'à celle des colonies. De plus, afin de tester l'hypothèse du camouflage chimique (Breed et coll., 1992) proposée pour expliquer les intrusions d'ouvrières homospécifiques dans les nids étrangers, nous nous sommes également intéressés au comportement cleptobiotique des fourmis voleuses à l'échelle individuelle.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences ont été réalisées au Mexique, en janvier-février 1996, dans une plantation de caféiers où la densité en nids d'*E. ruidum* est très élevée (11200 nids/ha, Schatz et coll., 1998). Une source unique de 1500 cadavres de mouches (*Ceratitis capitata*) a été proposée à un endroit fixe, 3 jours de suite, au cours de 3 tests de 4 heures. Nous avons enregistré l'approvisionnement direct à la source ainsi que les interactions cleptobiotiques de toutes les colonies impliquées, directement ou indirectement, dans l'exploitation de la source. De plus, l'activité des ouvrières voleuses, identifiées individuellement par un marquage à la peinture, a été suivie pendant une période de 4 semaines, en tenant compte de leur fidélité à la cible du vol, de la durée des intrusions et des éventuels rejets des ouvrières intruses de la part des résidentes.

## RÉSULTATS

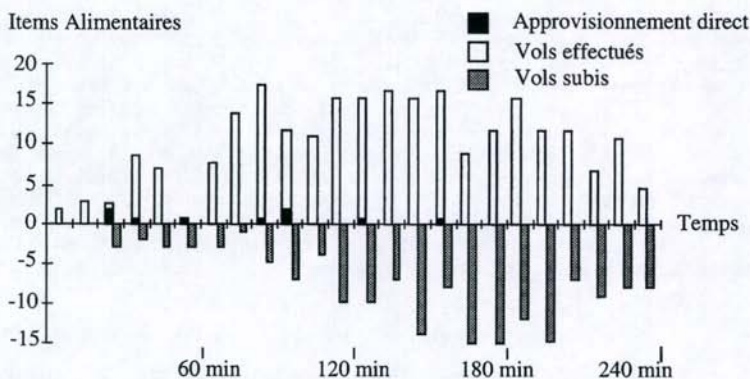
Au total, 57% des 2090 proies prélevées à la source, au cours des 3 tests, et transportées aux différents nids ont, par la suite, été l'objet de vols. Seulement 50% des 42 nids actifs dans la zone étudiée se sont approvisionnés directement à la source, les autres étant impliqués dans son exploitation indirecte, par le biais d'interactions cleptobiotiques.



**Figure 1.** Nids effectuant de la cleptobiose facultative ou stricte, numérotés de 1 à 42, en ordre croissant suivant leur distance à la source.  
Facultative or exclusive cleptobiotic nests, numbered from 1 to 42, in increasing order, according to their distance from the food source.

La cleptobiose peut être "facultative" ou "stricte", selon que les ouvrières d'une colonie se rendent aussi à la source de nourriture (19 nids : Fig. 1) ou qu'elles s'approvisionnent exclusivement par le vol, aux dépens des colonies voisines (20 nids). Les nids voleurs stricts sont en moyenne plus éloignés de la source que les nids réalisant un approvisionnement direct (355,8 cm versus 226,5 cm), soit près de 60% plus loin.

Un nid voleur peut avoir jusqu'à 8 cibles différentes et, parallèlement, une même colonie peut subir des vols de proies de la part de plusieurs nid voisins, jusqu'à un maximum de 15. Les pourcentages d'items alimentaires transportés au nid, directement depuis la source ou par cleptobiose, varient d'une colonie à l'autre. Un cas particulier est celui des "nids-relais" qui fourragent principalement par cleptobiose (de 70% à 100% des entrées de proies) et perdent plus de 30% de ces proies en étant à leur tour cibles des vols effectués par les colonies voisines. Le nid 22, par exemple (Fig. 1 et 2), fonctionne comme relais entre le nid 7 (plus proche de la source et cible principale de ses vols), et plusieurs nids voleurs, notamment le nid 31 qui est son plus proche voisin.



**Figure 2.** Exemple de nid-relais : bilan de l'exploitation directe à la source et des vols effectués et subis par la colonie 22 (résultats cumulés des trois tests).  
Relay-nest: balance of the direct exploitation at the source and of the food robberies conducted and suffered by colony 22 (cumulative data of the three repetitions).

Au total, 259 observations de comportements individuels ont été faites, concernant 44 fourmis voleuses marquées appartenant à 21 colonies d'*E. ruidum* et ayant comme cibles 5 nids différents. Les comportements enregistrés sont soit des approvisionnements à la source, soit des intrusions avec vol (véritables cleptobioses) ou sans vol (l'ouvrière intruse ressort du nid-cible sans rien transporter). La fidélité des ouvrières voleuses à un même nid-cible a été démontrée par des observations répétées d'individus marqués durant les 4 heures d'observation journalières (fidélité à court terme : 92%, 135 observations sur 18 individus concernés), mais également pendant une période de plusieurs jours (fidélité à long terme : 75%, 103 observations sur 44 individus), pouvant aller jusqu'à un maximum de 26 jours correspondant à la durée totale de notre expérience.

Les durées des intrusions sont très variables. Dans le cas où les ouvrières ressortent sans avoir rien volé (20 individus, 65 observations), l'intrusion peut durer juste quelques secondes (minimum : 5 s), tandis que les durées des intrusions avec vol (12 individus, 74 observations) ne sont jamais inférieures à une minute (minimum : 1 min 40 s). Les valeurs maximales des durées enregistrées se situent à plus d'une heure, aussi bien pour les intrusions sans vol (maximum : 1 h 1 min 10 s) que pour les cas de véritable cleptobiose

(maximum : 1 h 16 min 55 s). Les rejets des intruses de la part des résidentes, bien qu'assez rares, peuvent intervenir à tout moment de l'intrusion.

## DISCUSSION

En situation de forte densité en nids, lors de l'exploitation d'une source alimentaire fixe très riche, *E. ruidum* a recours, de façon régulière et importante, à la cleptobiose intraspécifique. Au travers de cette cleptobiose, un plus grand nombre de colonies peut bénéficier de la nourriture disponible, et de plus celle-ci diffuse dans l'espace sur une plus grande distance. La cleptobiose permet ainsi l'exploitation d'une source alimentaire non seulement de la part des colonies dont l'aire de fourragement inclut l'emplacement de la nourriture, mais aussi de la part des colonies qui en sont éloignées (Breed et coll., 1990). A la suite des vols, et en particulier grâce au rôle des nids-relais, la nourriture est largement distribuée au sein de la population. Ce flux centrifuge des proies vers les colonies périphériques permet un écoulement rapide de la source, vraisemblablement par suppression ou atténuation de la saturation physique des nids exploitant directement cette source, phénomène qui, en conditions normales, tend à limiter la capacité d'absorption de proies des colonies (Lachaud et coll., 1990; Schatz, 1997). Le vol de nourriture entre colonies voisines semble donc être une stratégie de fourragement bien adaptée aux conditions de très haute densité de population, offrant une solution sans conflits ouverts à la compétition pour les ressources. Par ailleurs, pour certaines ouvrières, le fait de se spécialiser dans la cleptobiose sur une même cible présente l'avantage de leur permettre d'exploiter des réserves alimentaires fixes et relativement disponibles, sans se disperser dans la recherche de proies, aléatoire et coûteuse en énergie. La grande variabilité des durées d'intrusions et l'existence de rejets après des intrusions de longue durée vont à l'encontre de l'hypothèse du camouflage chimique (Breed et coll., 1992). La possibilité d'intrusion dans les nids étrangers serait simplement liée au haut niveau de tolérance intercoloniale, probablement dû à une forte proximité génétique entre colonies d'une même population.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme de la Communauté Européenne "Capital Humain et Mobilité" (ERBCHBICT941509) et avec le soutien du CONACyT (projet n° 0574P-N). Nous remercions J.A. GARCÍA BALLINAS et M.A. MORENO PRÓSPERO pour leur aide sur le terrain.

## RÉFÉRENCES

- 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.
- Breed M.D., L.E. Snyder, T.L. Lynn and J.A. Morhart, 1992. Acquired chemical camouflage in a tropical ant. *Anim. Behav.* 44: 519-523.
- Hölldobler B., 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia* 69: 12-15.
- 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. Valenzuela, B. Corbara and A. Dejean, 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Ins. Soc.* 6: 151-155.
- Levings S.C. and N.R. Franks, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63: 338-344.
- 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., J.-P. Lachaud, V. Fourcassié and G. Beugnon, 1998. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Ins. Soc.* 11: 103-107.
- Yamaguchi T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc.* 42: 89-101.