

CHASSE EN EMBUSCADE CHEZ LA FOURMI NÉOTROPICALE *ECTATOMMA RUIDUM* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

SCHATZ B.^{1,2}, LACHAUD J.-P.^{1,3} & WCISLO W.T.²

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

²Tropical Research Institute, Unit 0948, APO AA 34002-0948 Balboa (Panama)

³ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

Résumé: Observées en zone montagneuse au Panama, les prédatrices de la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* emploient une stratégie d'embuscade individuelle pour capturer des abeilles haliictides (*Lasioglossum umbripenne*). Des ouvrières, employant cette stratégie et originaires d'une colonie A située au centre d'une agrégation de nids de cette abeille haliictide, capturent quatre fois plus de proies que des ouvrières d'une colonie B dont l'aire de fourragement n'inclut pas ce type de nids. Les abeilles haliictides constituent 48% des proies de la colonie A, démontrant l'importance locale de cette stratégie prédatrice chez *E. ruidum*, habituellement plus éclectique dans son régime alimentaire. Une description détaillée de la séquence comportementale de prédation a permis de déterminer que la chasse en embuscade n'est couronnée de succès que dans 4,8% des cas (dans 76 des 1591 cas observés), soit un très faible taux de succès par rapport aux autres stratégies prédatrices décrites chez cette espèce. Toutefois, si l'on tient compte de la persévérance des ouvrières lors de ce type de stratégie, qui se traduit par la forte répétition (en moyenne $16,1 \pm 5,9$ fois) de phases d'attente courtes jusqu'à la capture d'une proie, le taux de succès réel (c'est-à-dire par rapport au nombre de sorties individuelles) atteint 80%. Une revue de la chasse en embuscade parmi les fourmis permet de distinguer les approches de saut, les approches lentes et les embuscades réelles. Les processus d'apprentissage et de "prévision" suggérés par ce type de prédation sont également discutés.

Mots-clés: *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, chasse en embuscade, flexibilité comportementale, prédation.

Abstract: Ambush predation by the neotropical ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

An ambush predation is individually used by hunters of the ponerine ant *Ectatomma ruidum* to capture halictid bees (*Lasioglossum umbripenne*) in the Panamanian mountains. Workers which use this strategy and originate from a colony A situated within a nest aggregation of halictid bees, capture four times more prey than workers from a colony B with a foraging area which does not include this type of nests. Up to 48% of prey of colony A are halictid bees, demonstrating the local importance of this predatory strategy in *E. ruidum*, which is usually more eclectic in its diet. A close examination of the behavioral sequence of predation shows that ambush is successful in only 4.8% of cases (i.e. in 76 cases of 1591), a very low success rate in comparison to other predatory strategies described in this species. Nevertheless, due to the high repetition (16.1 ± 5.9 times on average) of very short waiting phases, the real success rate (i.e. according to the number of individual trips) can reach up to 80%. A review of ambush predation among ant species allowed to distinguish approaches before jumping, long stealth approaches and real ambushes. Implications of learning and "expectation" processes are also discussed.

Key words: *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, ambush hunting, behavioral flexibility, predation.

INTRODUCTION

Dans le règne animal, deux types de stratégie prédatrice sont généralement distingués : la recherche intensive (le prédateur recherche activement sa proie) et la chasse en

embuscade (l'animal attend sa proie dans un endroit favorable) (Pianka, 1966). La plupart des fourmis utilisent la première stratégie, ce choix étant favorisé par la participation simultanée de plusieurs individus fourrageurs. Pourtant, un certain nombre d'espèces emploient la chasse en embuscade pour capturer leur proie, et ceci au niveau individuel comme chez les Dacétines (Dejean, 1982, 1985; Masuko, 1984; Hölldobler & Wilson, 1990) ou, plus rarement, au niveau collectif comme chez *Azteca lanuginosa* (Morais, 1994).

Nous nous sommes intéressés ici à la description de la chasse en embuscade employée par les prédatrices de la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* pour capturer des abeilles halictides de l'espèce *Lasioglossum umbripenne*. Nous avons tout d'abord tenté d'évaluer l'importance écologique de cette chasse en embuscade pour ensuite décrire la séquence comportementale de prédation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La proie

Lasioglossum umbripenne est une petite abeille halictide (4 à 6 mm de long), qui se distribue du Guatemala au Venezuela (Moure & Hurd, 1987; Wcislo, 1997). Chaque année, la fondatrice construit son nid caractérisé par un cône de terre en haut duquel se trouve l'entrée. Les nids sont généralement groupés et forment des agrégations de plusieurs centaines d'unités où la densité peut atteindre 40 nids/m². Un nid contient généralement une dizaine d'ouvrières. Cette espèce est active pendant la saison sèche uniquement, de janvier à avril. Pendant la journée, les fourrageuses sont actives entre 10h30 et 13h30.

La prédatrice

Ectatomma ruidum est une fourmi néotropicale qui se répartit du centre du Mexique jusqu'au nord du Brésil (Kugler & Brown, 1982). En conditions naturelles, l'effectif de ses colonies étudiées au Mexique est en général de 70 à 100 ouvrières (Lachaud et al., 1996) mais peut aller jusqu'à 300 au laboratoire. La plupart du temps, les ouvrières fourragent individuellement (Lachaud et al., 1984; Lachaud, 1985) mais elles peuvent aussi effectuer un recrutement gradué en fonction de la taille de la proie (Schatz et al., 1997). Leur impact prédateur en plantation de café et café-cacao est important puisqu'il a été estimé à 260 millions de proies récoltées par hectare et par an (Lachaud et al., 1996). Cet impact s'explique surtout par la forte densité de cette espèce qui peut dépasser 11 000 nids/ha (Schatz et al., 1998).

Site d'étude

Les observations ont été effectuées au Panama, dans une zone montagneuse déforestée. Elles ont été réalisées pendant la période de mars-avril 1997, c'est-à-dire à la fin de la saison sèche. Dans un quadrat de 30 x 15 m, chaque carré de 50 cm de côté a été examiné précisément de façon à déterminer le nombre de nids de *L. umbripenne* et de *E. ruidum*. Ce quadrat contenait une agrégation de 1555 nids d'abeilles avec de fortes variations de densités (entre 0 et 40 nids/m²). Il incluait également 17 nids d'*E. ruidum*, correspondant à une densité de moins de 400 nids/ha ce qui très faible comparé aux densités relevées ailleurs au Panama ou au Mexique (Schatz et al., 1998).

Procédure d'observation

Afin d'évaluer l'importance écologique de cette chasse en embuscade, nous avons distingué deux catégories de colonies : un ensemble de 6 colonies situées dans l'agrégation des nids d'abeilles et capturant ce type de proies et un autre ensemble de 7 colonies situées en dehors de l'agrégation des nids d'abeilles et ignorant ce type de proies. Nous avons tout d'abord comparé le nombre de proies capturées pendant une journée par chaque colonie. Leur excavation ultérieure nous a permis d'analyser a posteriori la relation entre ce nombre de proies et l'effectif des colonies. Nous avons également comparé pendant 6 jours non consécutifs le nombre et le type (abeille ou pas) de proies capturées par deux colonies de même taille issues des deux catégories précédentes : une colonie A (86 ouvrières) capturant les abeilles halictides et une colonie B (87 ouvrières) dont l'aire de fourrageage n'inclut pas ce type de nid. Toutes les observations ont été réalisées entre 8h30 et 16h30.

L'établissement de la séquence comportementale de prédation a été réalisé à partir de l'observation sur plusieurs jours de 16 ouvrières de la colonie A marquées individuellement. Un minimum de 40 phases d'embuscade par prédatrice a été respecté. Leur comportement de chasse en embuscade a toujours été examiné pendant le pic d'activité des abeilles, c'est-à-dire de 10h30 à 13h30.

RÉSULTATS

Impact écologique de la chasse en embuscade

Une première indication sur l'impact de la chasse en embuscade en tant que stratégie de prédation est donnée par la taille significativement supérieure des colonies capturant des abeilles par rapport à celles qui les ignorent (64,5 vs. 20,0 ouvrières, respectivement (valeurs médianes); test Mann-Whitney : $U = 7$; $P < 0,026$).

Le nombre de proies rapportées au nid, au cours d'une journée, par les deux catégories de colonies est corrélé à leurs effectifs ($r = 0,986$; $P < 0,001$ et $r = 0,982$; $P < 0,001$) (Fig. 1a). Cependant, les pentes de ces deux droites de régression sont significativement différentes ($P < 0,005$), les colonies capturant des abeilles récoltant en moyenne 4,5 fois plus de proies que celles qui les ignorent (Fig. 1a).

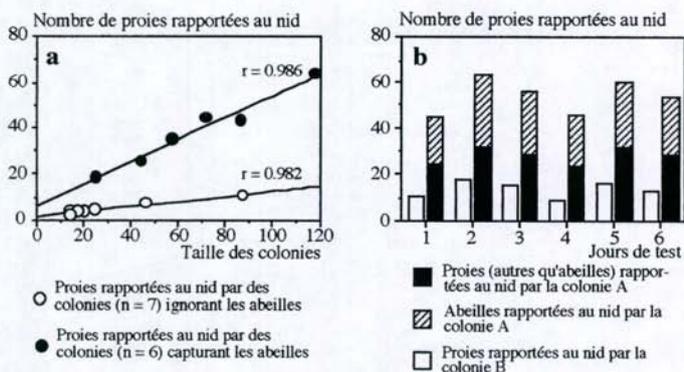


Figure 1. Nombre de proies capturées par chaque colonie sur une journée (a), et par les colonies A (capturant des abeilles) et B (ignorant les abeilles) sur six jours non consécutifs (b).

Number of captured prey by each colony during one day (a), and by the colonies A (preying on bees) and B (unaware of bees) during six non consecutive days (b).

La prédation réalisée aux dépens des halictes peut constituer un apport alimentaire important pour les colonies de *E. ruidum*. Le nombre et le type de proies rapportées au nid par une colonie A (capturant les abeilles) et une colonie B (ignorant les abeilles) ont été comparés au cours de 6 jours non consécutifs (Fig. 1b). La colonie B capture en moyenne 13 proies par jour alors que la colonie A en capture 53, c'est-à-dire 4 fois plus ($t = 11,6$; $P < 0,001$), près de la moitié (48%) étant constituées par des abeilles.

Description de la séquence prédatrice

Sur la base d'une observation de 95 séquences prédatrices, nous avons établi une séquence-type où 4 phases essentielles peuvent être distinguées : 1) recherche de la proie, 2) mise en place de l'embuscade, 3) capture de la proie, 4) piqure et transport au nid (Fig. 2).

Recherche de la proie. Pendant la période d'observation, lorsqu'une prédatrice sort du nid, elle s'oriente directement vers un nid d'abeilles. Elle n'est cependant pas strictement focalisée sur les abeilles, puisqu'à plusieurs reprises d'autres types de proies ont été capturés avant la première phase d'embuscade ou entre deux.

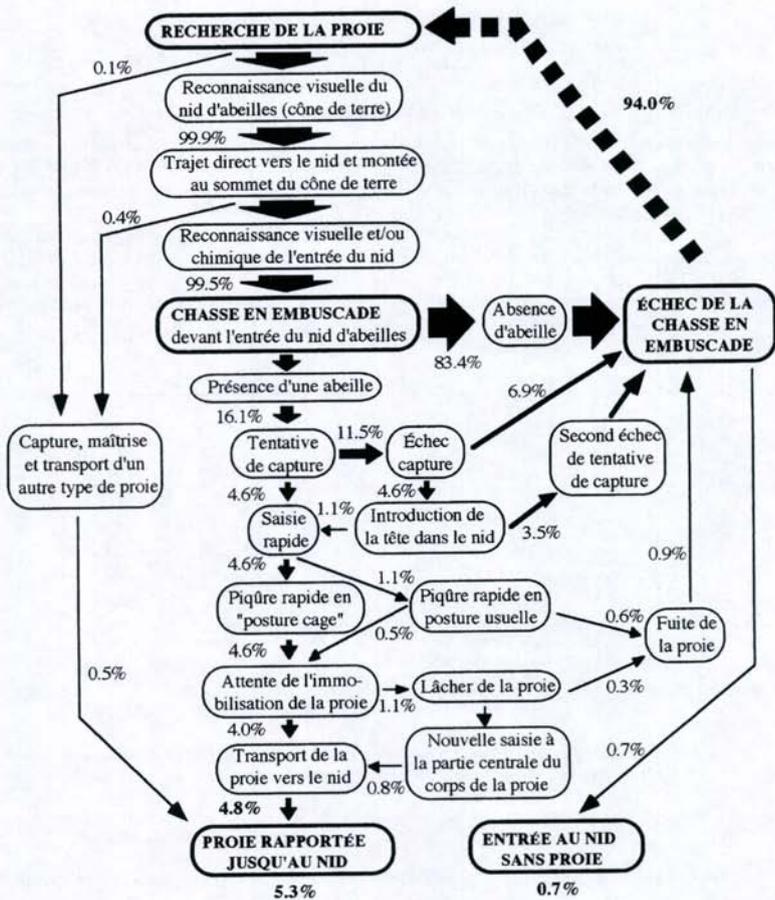


Figure 2. Diagramme de la séquence comportementale de chasse en embuscade d'*E. ruidum* (n = 1591)
Flow-diagram of the behavioral sequence of the ambush hunting in *E. ruidum* (n = 1591)

Mise en place de l'embuscade. Elle débute par une reconnaissance visuelle des cônes de terre caractéristiques des nids de *L. umbripenne*. L'ouvrière monte sur un cône de terre et reconnaît l'entrée du nid d'abeilles. L'utilisation de leurres (cônes de terre artificiels de même forme que les nids d'abeilles) nous a en effet permis de démontrer que la présence de ces cônes artificiels est suffisante pour déclencher l'orientation de la prédatrice et sa montée sur l'un d'entre eux, mais qu'ensuite la fourmi ne reconnaît pas l'entrée comme étant celle d'un nid d'abeille. C'est en haut de ces cônes qu'elle réalise son embuscade : elle s'immobilise toujours à moins de 2 cm de l'entrée, parfois en se plaquant au sol, mandibules ouvertes et antennes dirigées vers l'entrée du nid dans une posture similaire à celle adoptée lors de la garde du nid (Corbara et al., 1989). Cette embuscade est caractérisée par une durée très courte, relativement constante autour d'une valeur de

6,3 ± 1,9 s (moy. ± dév. std.), les valeurs étant comprises dans une gamme de 3 à 19 s sur les 955 cas où la durée a été enregistrée.

Capture de la proie. Pendant cette période d'embuscade, la présence d'une abeille n'a été observée que dans 16,1% des cas et l'ouvrière n'a réussi à la capturer que dans 5,7% des cas. Suite à un premier échec lors d'une tentative de capture, certaines ouvrières introduisent leur tête dans l'entrée du nid d'abeilles, ce qui leur permet, dans environ un quart des cas, de capturer un individu qui était resté à l'entrée de son nid.

Piqûre et le transport au nid. L'abeille est généralement piquée dans une posture dite "posture en cage" où l'ouvrière tient sa proie entre ses mandibules et l'enferme dans une cage dont les "barreaux" sont constitués par ses pattes et son abdomen replié pour piquer la proie. La proie est rapidement transportée jusqu'au nid après une courte période d'attente de son immobilisation.

Répétition de la phase d'embuscade. L'absence d'une abeille pendant la période d'embuscade de la prédatrice a été observée dans 83,4% des cas. En ajoutant les cas de fuite de l'abeille avant et après capture, le comportement de chasse en embuscade est un échec dans 94,0% des cas. Cette chasse en embuscade pourrait donc paraître inefficace, puisqu'elle n'aboutit à un transport d'abeille jusqu'au nid que dans 4,8% des cas.

Il faut cependant tenir compte du fort taux de répétition de ce comportement, l'ouvrière manifestant le plus souvent une nette persévérance dans ses tentatives puisque sur 95 séquences observées, seulement 11 ont abouti au retour "à vide" de l'ouvrière. En effet, la prédatrice répète en moyenne 16,1 fois (± 5,9) cette phase d'embuscade devant un nid d'abeilles avant d'en ramener une jusqu'au nid de sorte que sur les 95 séquences observées, 76 ont en fait donné lieu à un transport d'abeille jusqu'au nid. En d'autres termes, 80% des sorties individuelles ont permis la capture d'une abeille et 8,4% la capture d'un autre type de proies alors que seulement 11,6% se sont soldées par un échec.

DISCUSSION

La chasse en embuscade chez les fourmis

Le terme d'embuscade est souvent utilisé pour décrire une stratégie prédatrice au cours de laquelle les ouvrières n'effectuent pas une approche directe vers la proie. Une revue bibliographique de ces "approches indirectes" chez les fourmis permet de distinguer trois catégories : le saut, l'approche lente et la véritable embuscade (Tab. 1). Comme dans le cas des araignées salticides, le saut permet à la fourmi prédatrice qui a perçu une proie peu éloignée de s'en rapprocher pour la saisir très rapidement. Le saut peut être horizontal comme chez *Harpegnathos venator* (Crosland, 1995), plus ou moins vertical dans le cas d'un saut réalisé depuis une branche comme chez *Myrmecia varians* (Gray, 1974), ou vertical dans le cas d'une chute délibérée depuis un support comme cela se produit chez certaines Formicines (Hölldobler & Wilson, 1990). L'approche lente semble associée aux porteuses de mandibules fonctionnant comme un piège ("trap-jaw system") que l'on rencontre principalement chez les Myrmecines de la tribu des Dacetini et les Ponérines de la tribu des Odontomachini (Tab. 1). Dans ce cas, la rencontre aléatoire d'une proie est suivie d'une approche lente de positionnement, visant à faciliter la saisie de la proie (Dejean, 1982; Masuko, 1984). Enfin, la véritable chasse en embuscade regroupe les espèces qui débent leur embuscade avant la perception de la proie par la prédatrice (ce qui n'est pas le cas des deux catégories précédentes) (Tab. 1). Les prédatrices choisissent un endroit favorable où elles vont attendre sur une longue période l'arrivée de la proie. *E. ruidum* qui présente également cette chasse en embuscade "classique" (Dejean & Lachaud, 1992; Schatz, obs. pers.), est donc capable de présenter une flexibilité comportementale adaptée à la capture des abeilles halictides en réduisant la durée d'embuscade. Chaque prédatrice passe donc assez rapidement d'un nid d'abeilles halictides à un autre, ce qui lui permet de chasser sur un ou plusieurs nids actifs pendant sa sortie, et donc d'avoir un taux important de sorties fructueuses.

Type d'approche	Sous-famille et espèces	Auteurs
Saut horizontal ou vertical vers la proie	Ponerinae : <i>Harpegnathos venator</i>	Crosland (1985)
	Myrmicinae : <i>Orectognathus versicolor</i>	Carlin (1981)
	Myrmeciinae : <i>Myrmecia varians</i>	Gray (1974)
Approche lente ou à la dérobée	Ponerinae : <i>Anochetus</i> sp., <i>Odontomachus troglodytes</i>	Brown (1976), Dejean & Bashingwa (1985)
	Formicinae : <i>Myrmoteras toro</i>	Moffett (1986)
	Myrmicinae (Dacétini) : <i>Strumigenys</i> sp., <i>Smithistruma</i> sp., <i>Serrastruma</i> sp., <i>Labidogenys</i> sp., <i>Pentastruma</i> sp.	Wesson (1936), Dejean (1982), Masuko (1984)
	Ponerinae : <i>Ectatomma ruidum</i> , <i>E. tuberculatum</i>	Dejean & Lachaud (1992), cette étude
	Dolichoderinae : <i>Azteca lanuginosa</i>	Morais (1994)
Véritable chasse en embuscade	Myrmicinae (Basicerotini) : <i>Basiceros manni</i> , <i>Octostruma</i> sp., <i>Protalaridis</i> sp.	Wilson & Hölldobler (1986)

Tableau 1. Quelques exemples des trois types d'approche.
Table 1. Some examples of the three types of approach.

Importance écologique

Plusieurs observations, réalisées dans différents sites d'Amérique Centrale, suggèrent que la chasse en embuscade par *E. ruidum*, signalée comme anecdotique au Mexique, peut être utilisée comme une stratégie stable, comme cela avait déjà été rapporté pour une espèce du même genre : *E. tuberculatum* (Dejean & Lachaud, 1992).

Une augmentation de l'apport alimentaire, constitué par le nombre important d'abeilles *L. umbripenne* capturé au cours de la saison sèche, pourrait être à l'origine d'une augmentation de la production d'ouvrières qui requiert une période d'environ un mois chez *E. ruidum* (Corbara & Schatz, en prép.). Cet apport reste néanmoins ponctuel puisque les nids d'abeilles sont reconstruits chaque année à des endroits différents et que l'activité de ces abeilles reste limité à environ 4 mois de l'année (Wcislo, données non publiées). Durant cette période, les proies capturées par *E. ruidum* sont constituées pour presque la moitié (48.0%) par *L. umbripenne*, démontrant ainsi l'impact important de cette stratégie dans le régime alimentaire de cette fourmi ponérine habituellement plus généraliste (Lachaud et al., 1984, 1996; Lachaud, 1990).

Séquence comportementale de prédation

La chasse en embuscade chez *E. ruidum* est associée à la réalisation de plusieurs comportements prédateurs, dont la plupart sont identiques à ceux observés au cours des séquences employées face à des proies restant au sol (Schatz et al., 1997). Cependant, deux comportements nouveaux ont pu être décrits. Le premier est la posture d'embuscade qui est caractérisée par une attente immobile au cours de laquelle les mandibules sont ouvertes et les antennes pointées vers l'entrée du nid, cette posture se rencontrant également chez plusieurs autres espèces de fourmis réalisant des embuscades (Wesson, 1936; Dejean, 1982; Masuko, 1984; Hölldobler & Wilson, 1990). Comme dans le cas des autres espèces animales réalisant des embuscades et ne possédant pas d'adaptations morphologiques particulières au camouflage, la posture immobile et abaissée a vraisemblablement pour but de minimiser la visibilité du prédateur par rapport à la proie et de maximiser l'efficacité de l'assaut final (Curio, 1976).

Le second comportement nouveau est la piqure "en posture en cage" qui est associée à une réduction significative du nombre de fuite des proies par rapport à la posture en position habituelle (Schatz & Wcislo, en prép.). Également observée face à des drosophiles mais jamais face à des vers de farine (Schatz, obs. pers.), la piqure "en posture en cage" est associée à un risque de fuite de la proie que les prédatrices de *E. ruidum* seraient apparemment capables d'apprécier. Un tel comportement permet d'assurer la piqure, comme cela a été décrit chez certaines fourmis Dacétines (Masuko, 1984). Si l'on

considère leur capacité déjà connue (Schatz et al., 1997) à percevoir un risque de mortalité associé à la capture de grosses proies, les prédatrices d'*E. ruidum* sont donc capables d'adopter trois postures de piqûre (normale, prudente et "cage") en fonction des caractéristiques des proies qu'elles rencontrent.

Apprentissages liés à la chasse en embuscade

Jusqu'à présent chez les espèces de fourmis réalisant la chasse en embuscade, les prédatrices attendent leur proie dans un site particulier, la durée de cette attente allant de quelques dizaines de minutes comme chez *Strumigenys* spp. (Dejean, 1982), *Epitrinitus hexamerus* (Masuko, 1984) ou *Azteca* cf. *lanuginosa* (Morais, 1994) à 2 ou 3 heures chez *Ectatomma tuberculatum* (Dejean & Lachaud, 1992). Le cas de la chasse en embuscade chez *E. ruidum* semble donc unique au sein des fourmis avec des périodes d'attente d'une durée courte et constante, associées à un changement régulier de site. Également observée chez deux espèces d'oiseaux (qui attendent environ 11 et 30 s avant de changer de site), une telle stratégie d'embuscade suggère que les individus sont capables d'estimer la durée de leur attente et d'apprendre à consacrer une certaine durée par site (Krebs et al., 1974; Davies, 1977). Malgré son statut d'invertébré, il est intéressant de rappeler que ces deux capacités ont déjà été démontrées chez *E. ruidum* au cours de tâches d'apprentissage temporel et spatio-temporel (Schatz et al., 1994).

Parallèlement, les trajets rectilignes entre deux sites d'attente et l'orientation des prédatrices vers les cônes artificiels suggèrent qu'elles ont appris à reconnaître la forme des cônes de terre et à l'associer à des nids d'abeilles, de telles capacités d'apprentissage visuel ayant également déjà été démontrées chez *E. ruidum* dans diverses situations de fourragement (Jaffe et al., 1990; Schatz et al., 1994, 1995). De plus, le fait que les prédatrices débutent leur embuscade avant de percevoir une proie, indique qu'elles sont capables d'associer des sites particuliers de leur milieu à une disponibilité potentielle en proies, comme cela a été montré pour les oiseaux ou les mammifères (Krebs et al., 1974; Curio, 1976; Davies, 1977). De telles capacités d'apprentissage renforcent, une fois encore, l'importante flexibilité comportementale du comportement prédateur de *E. ruidum* (Lachaud et al., 1984; Breed et al., 1990; Schatz et al., 1997). Une telle flexibilité permet l'utilisation de sources alimentaires alternatives pour les espèces spécialisées (Dejean, 1982; Lachaud & Dejean, 1994) ou l'exploitation d'une plus large gamme d'items alimentaires pour les espèces généralistes, comme c'est le cas pour cette espèce.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le Smithsonian Tropical Research Institute au Panama. Nous remercions l'organisme panaméen IN.RE.NARE pour les permis d'excavation et d'exportation. Un grand merci à Hermogenes Fernandez qui a établi la carte des nids des deux espèces étudiées.

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.
- Brown, W.L., 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. IV. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachini. Section A. Introduction, subtribal characters, genus *Odontomachus*. *Stud. Entomol.* 199: 67-171.
- Carlini, N.F., 1981. Polymorphism and division of labor in the dacetine ant *Orectognathus versicolor* (Hymenoptera; Formicidae). *Psyche* 88: 231-244.
- 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.
- Crosland, M.W.J., 1985. Foraging in *Harpegnathos venator*, the jumping ant from Hong-Kong. *Mem. Hong-Kong Nat. Hist. Soc.* 20: 233-234.
- Curio, E., 1976. *The Ethology of Predation*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 250 pp.
- Davies, N.B., 1977. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.* 25: 1016-1033.

- Dejean, A., 1982. Quelques aspects de la prédation chez les fourmis de la tribu des Dacetini (Formicidae - Myrmicinae). *Thèse d'Etat*, Toulouse III, 263 pp.
- Dejean, A., 1985. Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre *Smithistruma* (Formicidae; Myrmicinae; Dacetini). III. La capture des proies chez *S. emarginata*. *Insectes Soc.* 32: 241-256.
- Dejean, A. and E.P. Bashingwa, 1985. La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae; Ponerinae). *Insectes Soc.* 32: 23-42.
- Dejean, A. and J.-P. Lachaud, 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.* 39: 129-143.
- Dejean, A. and S. Benhamou, 1993. Orientation and foraging movements in a patchy environment by the ant *Serrastruma lujae* (Formicidae; Myrmicinae). *Behav. Process.* 30: 233-244.
- Gray, B., 1974. Nest structure and populations of *Myrmecia* (Hymenoptera; Formicidae), with observations on the capture of prey. *Insectes Soc.* 21: 107-120.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Cambridge University Press, Cambridge, MA, 732 pp.
- Jaffe, K., C. Ramos, C. Lagalla and L. Parra, 1990. Orientation cues used by ants. *Insectes Soc.* 37: 101-115.
- Krebs, J.R., J.C. Ryan and E.L. Charnov, 1974. Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Anim. Behav.* 22: 953-964.
- Kugler, C. and W.L. Brown, 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search Agriculture Ithaca* 24: 1-7.
- 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. and A. Dejean, 1994. Predatory behavior of a seed-eating ant *Brachyponera senaarensis*. *Entomol exp. appl.* 72: 145-155
- Lachaud, J.-P., D. Fresneau and J. García-Pérez, 1984. Étude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (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 ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 10: 67-74.
- Masuko, K., 1984. Studies on the predatory biology of oriental dacetine ants (Hymenoptera; Formicidae). I. Some Japanese species of *Strumigenys*, *Pentastruma* and *Epirtitus*, and a Malaysian *Labidoge-nys*, with reference to hunting tactics in short-mandibulate forms. *Insectes Soc.* 31: 429-451.
- Moffett, M.W., 1986. Trap-jaw predation and other observations on two species of *Myrmoterus* (Hymenoptera; Formicinae). *Insectes Soc.* 33: 85-99.
- Morais, H.C., 1994. Coordinated group ambush: A new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Soc.* 41: 339-342.
- Moure, J.C. and J.P.D. Hurd, 1987. An Annotated Catalog of the Halictid Bees of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Halictidae). Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Pianka, E.R., 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
- Schatz, B., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum*. *Anim. Behav.* 48: 236-238.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud and 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, 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 337-349.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, V. Fourcassié and G. Beugnon, 1998. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux* 11: 103-107.
- Wesson, L.G., 1936. Contributions towards the biology of *Strumigenys pergandei*: a new food relationship among ants (Hym.; Formicidae). *Entom. News.* 47: 171-176.
- Wilson, E.O. and B. Hölldobler, 1986. Ecology and behavior of the neotropical cryptobiotic ant *Basiceiros manni* (Hymenoptera; Formicidae; Basicerotini). *Insectes Soc.* 33: 70-84.
- Wcislo, W.T., 1997. Behavioral environments of sweat bees (Hymenoptera: Halictinae) in relation to variability in social organization. In: *Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (J.C. Choe and B. Crespi, Eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 316-332.