

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 239-247 (1985)

**MICROEVOLUTION DU COMPORTEMENT DE CAPTURE DES PROIES
CHEZ LES DACETINES DE LA SOUS-TRIBU DES STRUMIGENITI
(Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae)**

par
A. DEJEAN

Unité Associée au C.N.R.S. n° 667
Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie
Université Paris XIII avenue J.-B. Clément
93430 VILLETANEUSE - FRANCE

Résumé : A la régression de la taille des mandibules chez les espèces considérées comme étant les plus évoluées, correspond une modification de la séquence comportementale permettant la capture des proies principales (collemboles). On constate la mise en place d'une phase nouvelle : l'arrêt de l'ouvrière chasseresse. Durant cette phase la fourmi exerce une attraction sur les collemboles. Les espèces plus primitives n'exercent pas d'attraction.

Mots clés : Prédation, évolution comportementale, Strumigeniti.

Summary : Microevolution of the prey capture behaviour by the Dacetine ants of the subtribe Strumigeniti.

The length of the mandibles is reduced in the species the most advanced of the subtribe. In consequence, there is a modification of the behaviour sequence during the capture of principal preys : springtails. There is placing of a new phasis : stopping. During this phasis, the ant is attractive for the springtails. When a huntress worker of the subtribe suffers with a failure during the attack of a prey it uses a second behaviour tactic which permits it to find again and capture the prey in many cases.

Key-words : Predation, behavioural evolution, Strumigeniti.

INTRODUCTION

Les fourmis de la sous-tribu des Strumigeniti sont connues comme étant des prédateurs spécialisés dans la capture de Collemboles (BROWN et WILSON, 1959). Ces auteurs distinguent les espèces primitives pourvues de mandibules très développées telles les Strumigenys rufobrunnea des espèces les plus évoluées pourvues de mandibules très réduites telles les Smithistruma truncatidens.

Nous nous proposons de comparer la capture des proies chez ces deux espèces. Cela nous permettra d'établir comment font les Smithistruma pour compenser le handicap dû à la régression de leurs mandibules alors que les proies capturées sont de taille sensiblement équivalente à celles des Strumigenys.

MATERIEL

- Etude des séquences de capture.

Les sociétés de fourmis sont élevées dans des nids artificiels constitués par des boîtes (de 6 cm de diamètre) en polyéthylène transparent, dont le fond est recouvert de plâtre. La zone centrale du nid est humidifiée par une réserve d'eau. Ce nid est relié à une aire de chasse dont la base est recouverte de papier millimétré.

Les proies, des Collemboles Isotomidae Folsomia candida de 0,6 à 0,8 mm de long, sont introduites dans l'aire de chasse. L'observation des captures est effectuée par l'intermédiaire d'un stéréomicroscope. A la suite d'essais préliminaires faisant l'objet de commentaires enregistrés sur magnétophone, nous avons établi un système de fiches sur lesquelles figure la séquence la plus riche rencontrée. Lors des observations, nous remplissons les fiches en mentionnant les durées de chaque acte, les positions relatives de la fourmi et du collembole, le nombre de fois où un acte est répété, s'il y a lieu... etc... Le magnétophone est utilisé parallèlement. Il permet d'établir les durées d'après le commentaire. Les Dacetini ayant un comportement "lent" ces observations sont assez aisées.

- Etude de l'attraction des proies.

Le fond de 8 boîtes en polyéthylène transparent de 10 cm de diamètre, est recouvert de plâtre humide et divisé en 8 secteurs égaux. Par 4 perforations disposées à 90° l'une de l'autre sur les flancs de la boîte, tombant chacune sur la bissectrice d'un secteur, 4 tubes (0,5 cm de diamètre), sont reliés à la boîte. L'orifice situé dans la boîte est grillagé, l'autre est obstrué par un bouchon. On pourra introduire une fourmi dans l'un des tubes.

Les tests sont réalisés de la façon suivante : 100 collemboles (soit Folsomia candida, soit un mélange de Discranocentrus sp. et Paronella sp.) sont réunis dans le couvercle de la boîte après anesthésie au CO₂. La boîte est posée sur le couvercle et l'ensemble est retourné lorsque les collemboles

reprennent leur activité. L'agitation qui suit permet de supposer que cela entraîne une répartition au hasard de ces insectes.

Au bout d'un temps variant entre 1h30 et 2h30, on observe la disposition des collemboles. C'est-à-dire que nous attendons que des groupes se forment dans les boîtes témoins, cela est dû au grégarisme de ces insectes qui sécrètent une phéromone de grégarisme mise en évidence pour la première fois par VERHOEFF et col. (1977).

RESULTATS

I - LA CAPTURE DES PROIES.

- Strumigenys rufobrunea (Fig. 1A) (étude de 51 cas).

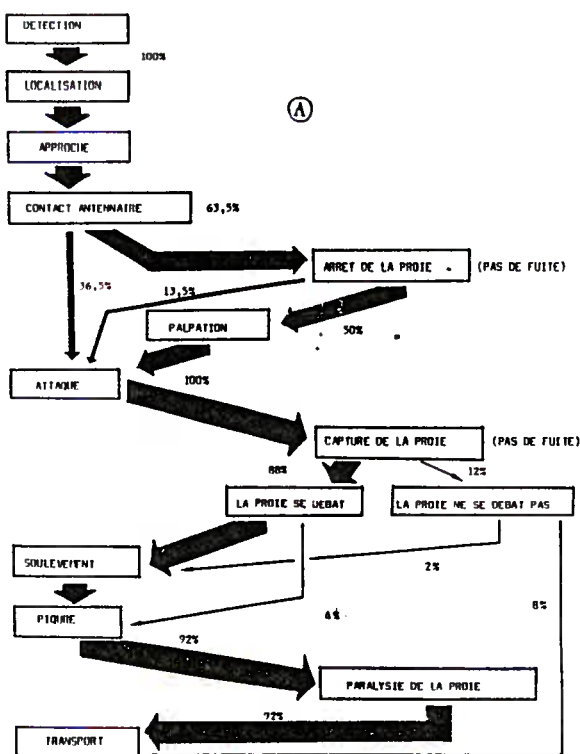


Figure 1 A : Diagramme du comportement de prédation des ouvrières de *Strumigenys rufobrunea*, la proie étant le Collembole Isotomidae *Folsomia candida* (de 0,6 à 0,8 mm de long).

La séquence complète de capture des proies par les ouvrières chasseresses comprend les phases suivantes : recherche, détection, localisation, approche, palpation antennaire avec ouverture des mandibules, attaque, soulèvement, piqûre et transport. Le soulèvement et la piqûre peuvent être absents (8% des cas) car l'impact de la fermeture brusque des puissantes mandibules sur le corps de la proie suffit à étourdir ou à tuer cette dernière. On constate que 100% des collemboles sont capturés.

- Smithistruma truncatidens (fig. 1B) (étude de 61 cas).

Après la localisation de la proie, s'intercale une nouvelle phase : l'arrêt. L'ouvrière se "fige" dans une position typique : tête aplatie au sol, mandibules fermées ou légèrement écartées, les scapes venant se loger dans les fosses antennaires, les funicules étant repliés contre les scapes, ou s'appuyant sur le sol. Le gastre peut être relevé (77% des cas) ou appuyé sur le sol (23%). Cette posture peut se prolonger plusieurs minutes quelle que soit la réaction de la proie.

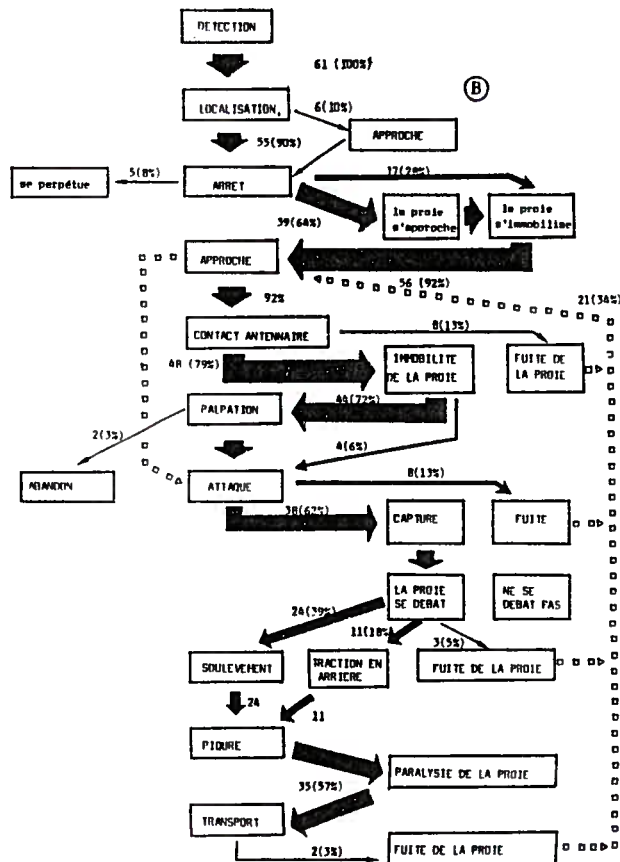


Figure 1 B : Diagramme du comportement de prédation des ouvrières de *Smithistruma truncatidens*, la proie étant le Collembole *Isotomidae Folsomia candida* (de 0,6 à 0,8 mm de long).

Les Collemboles de leur côté, présentent alors les réactions suivantes : immobilisation à côté de l'ouvrière (25%), déplacement autour de cette dernière (75%). Le Collembole peut monter sur la fourmi, passer sous son gastre ou se placer de telle manière que sa capture soit très facile ; l'ouvrière reste immobile. Dans 96,6% des situations le Collembole finit par s'immobiliser près de la fourmi.

La durée de la phase d'arrêt varie beaucoup : 10 à 60 secondes : 50% ; 1 à 5 minutes : 31% ; 5 à 25 minutes : 19%.

Les phases qui suivent l'arrêt : localisation et approche sont caractérisées par des mouvements extrêmement lents, encore plus que chez les Strumigenys. Ici aussi on rencontre une palpation antennaire, la proie ne réagissant pas non plus à cette stimulation tactile.

La saisie de la proie est portée sur un appendice, elle est suivie immédiatement du soulèvement ou d'une traction en arrière et de la piqûre.

Seulement 54% des proies convoitées sont ramenées au nid, après cette séquence.

On peut se poser deux questions :

- Pourquoi les Collemboles viennent-ils s'immobiliser près d'une ouvrière en phase d'arrêt ?

- Que font les ouvrières après un échec ?

II - L'ATTRACTION DES COLLEMBLES PAR LES OUVRIÈRES POURVOYEUSES DE SMITHISTRUMA TRUNCATIDENS (fig. 2).

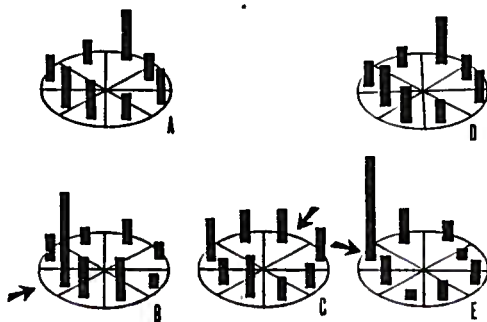


Figure 2 : Recherche d'une éventuelle attraction des Collemboles par des ouvrières chasseresses de Smithistruma truncatidens et de Strumigenys rufobrunea. A/ témoin. Collembole Folsomia candida. B/ Smithistruma truncatidens-Folsomia candida. C/ Strumigenys rufobrunea-Folsomia candida. D/ témoin : mélange de Collemboles Entomobryens Diceranocentrus sp et Paronella sp. E/ Smithistruma truncatidens-mélange d'Entomobryens. La flèche indique le secteur où la fourmi est introduite.

Lorsqu'on introduit une fourmi dans l'un des 4 tubes latéraux de notre dispositif expérimental, on peut s'attendre à 4 types d'effets : aucune modification n'est apportée ; il y a attraction des Collemboles ; il y a répulsion des Collemboles ; il y a alarme des Collemboles (répartition des individus au hasard, donc, pas de formation de groupes).

Chaque expérience est effectuée 4 fois.

- Ouvrières chasseresses de S. truncatidens.

. La proie étant le Collembole Folsomia candida. Dans 4 tests sur 4 un groupe est observé sur le secteur testé. Cela donne une probabilité de $P = 0,00024$. La comparaison des variances entre les témoins et les tests (fig. 2A et B) nous donne $F_{ab} = 57,44$ différence significative au seuil de 5% ($P = 0,025$; 7 ddl numérateur, 7 ddl dénominateur, $F = 4,99$).

. La proie étant un mélange d'Entomobryens. Dans trois tests sur quatre, une agrégation se manifeste sur le secteur testé. Cela donne une probabilité de $P = 0,0068$. La comparaison des variances entre les témoins et les tests (fig. 2 D et E), nous donne $F_{de} = 70,63$, différence significative au seuil de 5%.

- Ouvrières chasseresses de Strumigenys rufobrunea (fig.2C). (Proie : collembole Folsomia candida).

Dans aucun test nous ne trouvons d'effet d'agrégation dans le secteur testé. La comparaison aux témoins par le test F des variances nous donne $F_{ac} = 2,34$. Différence non significative au seuil de 5%. ($P = 0,025$, 7 ddl numérateur, 7 ddl dénominateur, $F = 4,99$).

Le bilan de ces résultats montre une convergence de faits dans le sens d'une attraction des Collemboles par les ouvrières chasseresses de Smithistruma truncatidens. Il n'en est pas de même dans le cas des chasseresses de Strumigenys rufobrunea.

III - CAPTURE DES PROIES A LA SUITE D'UN ECHEC.

Nous avons vu que lors de la première séquence de capture de Collemboles de 0,6 à 0,8 mm de long, les pourvoyeuses de Smithistruma ne ramènent au nid que 54% des proies convoitées. Les 46% des proies non capturées se répartissent en 3 lots : 8% n'ont pas été capturées par suite d'une prolongation trop importante de l'arrêt de la fourmi, la proie finit par s'en aller ; 3% des proies sont délaissées après palpation antennaire ; enfin, 34% ont pu fuir, soit juste avant la saisie (26%) soit après (8%).

Nous avons pu constater que lorsqu'une ouvrière subit un échec au cours d'un essai de capture, (donc que la proie a réussi à fuir après le contact antennaire), elle manifeste un comportement particulier : mandibules écartées, elle se déplace rapidement, selon un trajet sinueux, les antennes, généralement, sont pointées en avant, apex presque en contact l'un avec l'autre. La rapidité des mouvements contraste énormément avec les observations précédentes où les mouvements étaient extrêmement lents.

Nous avons pu observer 23 fois une ouvrière, venant de subir un échec au cours d'une capture, retrouver la proie qui a fui,

ou en trouver une autre. Les phases de localisation, arrêt et palpation font défaut. *L'attaque suivie de piqûre est immédiate.* Nous avons représenté cela par un tracé discontinu dans la fig. 1B. La saisie s'effectue au hasard semble-t-il, il y a généralement plusieurs tentatives avant réussite.

Ainsi, ce comportement particulier venant se mettre en place après l'échec permettra de capturer une forte proportion des 34% de Collemboles qui ont fui lors du premier essai.

Ce comportement peut être également mis en évidence chez les Strumigenys lorsqu'elles sont mises en présence de grosses proies.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La taille des proies principales est très voisine chez les Strumigenys et les Smithistruma, de sorte que ces dernières, à la suite de la régression de la longueur de leurs mandibules ont compensé ce handicap par une modification du comportement de capture. Ne pouvant assurer leur prise à même le corps de la proie, elles utilisent une tactique leur permettant de les saisir par un appendice. Cette opération très délicate est effectuée en des mouvements extrêmement lents, au cours desquels la fourmi rentre en contact à maintes reprises avec sa proie. La présence d'une substance attractive facilite cette action. La proie se comporte comme si elle était en contact avec des congénères dans un groupe. BROWN (1950) et WILSON (1954) en observant des Dacetini à mandibules courtes ont pensé à un rôle "d'apaisement" du prédateur sur la proie et ont formulé et critiqué plusieurs hypothèses.

Les Strumigenys effectuent également une palpation antennaire pouvant durer plusieurs dizaines de secondes, or, d'après nos tests, elles n'attirent pas les Collemboles. De ce fait, nous pensons qu'il pourrait y avoir deux sortes d'effets : l'attraction et l'apaisement.

L'attraction des proies par un produit volatil (allomone) est connue chez des insectes prédateurs. Un Reduviidae exerce une attraction sur les fourmis du genre Dolichoderus (JACOBSON, 1911) de même, les chenilles de Nesmiades arion attirent des Myrmica (CHINA, 1928). Les nymphes de l'acararien Womersia standmani attirent les Collemboles (HUBER, 1979). L'apaisement des proies est illustré par les sécrétions mandibulaires de fourmis spécialisées dans la prédation des termites comme les Decamorium uelense et certaines Creumatogaster. Ces sécrétions ne déclenchent pas l'alarme des Termites alors que celles d'autres espèces de fourmis prédatrices de Termites de façon occasionnelle seulement, déclenchent l'alarme (LONGHURST et col., 1978).

Les sécrétions attractives et apaisantes pourraient avoir pour origine deux types de formations. Les corps spongieux du pétiole que l'on rencontre chez de nombreuses espèces de la sous-tribu et qui recouvrent des formations glandulaires. Des formations particulières sécrétées par une glande du labre ont pu être mises en évidence uniquement chez les Smithistruma (DEJEAN, 1982).

On notera que dans les conditions de nos expériences les ouvrières de Smithistruma subissent 34% d'échec. Nous considérons comme échec la fuite de la proie et non l'abandon de la proie convoitée par l'ouvrière (3%) où un prolongement anachronique de la phase d'arrêt au cours duquel la proie finit par s'en aller (8%).

Cet échec constitue une stimulation déclenchant la mise en place d'un deuxième type de comportement de capture très différent du premier. Au lieu d'effectuer des mouvements très lents, l'ouvrière se déplace rapidement et attaque et pique immédiatement toute proie rencontrée. Cela permet de récupérer une partie des 34% des proies qui ont pu fuir.

Nous avons rencontré cette deuxième tactique de capture, après un échec, chez toutes les espèces de la sous-tribu des Strumigeniti (genres Strumigenys, Smithistruma et Serrastruma). Cela a une grande importance écologique car les Dacetini ont occupé différents milieux, notamment des forêts implantées d'essences dont la litière est bien plus sèche que celle des forêts primaires et secondaires, des bosquets ainsi que des taillis. Dans de telles conditions, le dessèchement de la litière intervient avant que le cycle biologique des fourmis ne soit bouclé, de sorte que la société doit encore être approvisionnée à une période où les proies principales : Collemboles de 0,6 à 0,8 mm ont déjà entamé leur migration verticale et se sont enfoncés dans le sol. Les ouvrières chasseresses ne trouveront que des Collemboles de taille supérieure qui pourront fuir en se débattant après la saisie et d'autres arthropodes qui fuient dès le contact antennaire. La deuxième tactique de capture permettra alors la prise de proies alternatives.

REFERENCES

- BROWN, W.L. Jr., 1950.- Supplementary notes on the feeding of Dacetine ants. Bull. Brooklyn Ent. Soc., 45, 87-89.
- BROWN, W.L. Jr., et WILSON, E.O., 1959.- The evolution of the Dacetine ants. Quart. Rev. Biol., 34, 278-294.
- CHINA, W.E., 1928.- A remarkable bug which lures ants to their destruction. Nat. Hist. Mage, 1, 209-213.
- DEJEAN, A., 1982.- Quelques aspects de la prédation chez les fourmis de la tribu des Dacetini. (Formicidae - Myrmicinae). Thèse Doct. Etat, Toulouse, 263 p.
- HUBER, I., 1979.- Prey attraction and immobilization by allomone from nymphs of Womersia standmani (Acarina : Trombiculidae). Acarologia, 20, 112-115.
- JACOBSON, E., 1911.- Biological notes on the hemipteron Ptilocerus ochraceus. Tijdschrift voor Entomologie, 54, 175-179.
- LONGHURST, C., BAKER, R. et HOWSE, P.E., 1978.- Chemical crypsis in predatory ants. Experientia C. H. E., 35, 870-872.

VERHOEFF, H.A., NAGERKERKE, C.J. et JOOSSE, E.N.G., 1977.-
Aggregation pheromones in Collembola. J. Insect. Physiol., 23,
1009-1013.

WILSON, E.O., 1954.- The ecology of some north american Dacetine
ants. Ann. Entomol. Soc. Amer., 46, 479-495.

