

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

LA CAPTURE DES TERMITES PAR *Megaponera foetens* (FORMICIDAE, PONERINAE)

Alain DEJEAN et Bruno CORBARA

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA CNRS 667
Université Paris XIII, Av. J.-B. Clément
F-93430 Villetaneuse

Résumé :

La capture d'ouvriers, de sexués et de soldats de *Macrotermes bellicosus* par des ouvrières minor et major de *Megaponera foetens* permet de montrer que les ouvrières de ces deux castes ont des comportements très voisins. Toutefois, les minor évitent plus souvent les grands soldats que ne le font les major. Il y a un important contact entre les pattes et les antennes de la fourmi et les ouvriers de termites saisis; la piqûre n'est pas obligatoire. Les taux de contact face aux sexués, de plus grande taille, sont légèrement inférieurs. Le contact avec les soldats est évité au maximum, la fourmi présente l'apex de son gastre au soldat qui attaque. Les mandibules de ce dernier ne peuvent saisir cette pièce fusiforme lors de leur fermeture (effet "noyau d'olive"). Après fermeture, les mandibules restent croisées du fait de la tétanie des muscles adducteurs; la fourmi peut alors piquer sans risque, l'aiguillon étant souvent porté au niveau de la bouche où l'effet est foudroyant.

Mots-clés : fourmis, Ponerinae, *Megaponera*, prédation de termites

Summary : Termite capture by *Megaponera foetens* (Formicidae, Ponerinae)

The capture of workers, sexuals and soldiers of *Macrotermes bellicosus* by minor and major workers of *Megaponera foetens* is studied. Both have similar behaviour; however, the minor tend to avoid the great soldiers more often than the major. During capture, there is an important contact between the ants' antennae and legs, and the termite workers; stinging is facultative. The rate of contact with the soldiers is inferior to the precedent. The contact with the soldiers is avoided. The ant presents the apex of its gaster to the attacking soldier. The mandibles of the last are unable to size this spindle-shaped object during their shutting ("pit of olive" effect). After they are shut, the mandibles remain crossed due to tetany in the adductor muscles. Stinging occurs therefore without risk, the sting being carried at the level of the mouth where the effect is devastating.

Key-words : ants, Ponerinae, *Megaponera*, predation on termites.

INTRODUCTION

Megaponera foetens est une Ponerinae monogyne polymorphe (Crewe et al. 1984) caractérisée sur le plan de la prédation, par ses raids de chasse orientés exclusivement vers des Macrotermitinae. Sa stratégie globale de chasse, liée à l'action d'ouvrières éclairceuses recrutant des congénères qui, en colonne, vont attaquer les termites, est bien connue (Lévieux 1966, Fletcher 1973, Longhurst et Howse 1978, 1979, Longhurst et al. 1978). Par contre, l'observation détaillée de la capture des proies restait à faire de même que l'étude de la façon dont les soldats, bloquant les galeries de la termitière, sont éliminés.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons élevé six sociétés comprenant la femelle reproductrice, des mâles, plus de 600 ouvrières et un couvain abondant, dans des nids artificiels (boîtes de 17 x 12 x 8 cm) pourvus d'un abreuvoir. Ces nids débouchent sur des aires de chasse carrées, de 75 cm de côté, dont les parois lisses sont infranchissables pour ces fourmis. L'approvisionnement en proies, quotidien, permet une observation directe des captures. On a comparé le comportement d'ouvrières minor (taille inférieure à 11mm) et major (taille supérieure à 15mm) face aux petits et aux grand ouvriers, aux sexués dépourvus d'ailes et aux grands soldats de *Macrotermes bellicosus*.

Les comparaisons de pourcentages (liaison entre deux caractères de type qualitatif) sont effectués par le test du X^2 à partir de tableaux de contingence 2 X 2. Pour les grandes valeurs de X^2 on calcule sa racine carrée (Schwartz 1984), notée ici c .

RESULTATS

L'ensemble des résultats obtenus est résumé dans les 7 tableaux et la figure des pages suivantes. Sont abordés successivement : le taux d'évitement des proies par les ouvrières de fourmi, l'orientation des attaques, le taux de contact entre les proies et les antennes des fourmis, le taux de contact entre les proies et les pattes des fourmis, les localisations des piqûres, le taux de proies piquées et le taux de morsures reçues par les fourmis.

Taux de proies attaquées (Tableau I) :

Les ouvrières n'attaquent pas toutes les proies qu'elles rencontrent, les minor évitent les soldats, particulièrement les grands soldats, alors que les major ne se distinguent pas par leur taux d'évitements des deux types de soldats. La réaction des deux sortes d'ouvrières n'est différente que face aux grands soldats qui sont plutôt éliminés par les major.

Orientation des attaques (Tableau II) :

Les grands soldats sont plutôt attaqués de front alors que l'attaque des ouvriers n'est pas orientée.

Taux de contacts entre fourmi et proie :

Les minor palpent de leurs antennes 100% des ouvriers et des sexués, alors que seulement 76,2% des petits soldats reçoivent un bref contact antennaire et que les grands soldats sont franchement évités (8,6% de contacts). Chez les major, les résultats sont semblables (Tableau III).

Les pattes sont très souvent impliquées dans la saisie des ouvriers et des sexués alors qu'il y a évitement des soldats (Tableau IV). On observe une

FOURMI	TERMITE				
	PETIT OUVRIER	GRAND OUVRIER	SEXUE	PETIT SOLDAT	GRAND SOLDAT
MINOR	100% (1156)	98,7% (150)	98,3% (60)	69,5% (115)	52% (200)
MAJOR	100% (1065)	100% (115)	100% (60)	78,9% (90)	84% (150)
COMPAR.	id.	X ² -0,88 N.S.	X ² -0,5 N.S.	X ² -2,2 N.S.	X ² -6,2 P<10 ⁻⁹

Tableau I : Taux d'attaques des proies par les ouvrières de *Megaponera foetens* (chiffres entre parenthèses : nb de cas observés). Comparaisons entre grands ouvriers et petits soldats : minor $e = 7,2$; $P < 10^{-9}$; major $e = 5,1$; $P < 10^{-6}$. Entre petits et grands soldats : minor $X^2 = 9,2$; $P < 0,01$ et major $X^2 = 0,99$; N.S.

Table I : Attacks rate by workers of *Megaponera foetens*

(n° between parenthesis = n° of cases). Comparisons between large workers and small soldiers : minor $e = 7,2$; $P < 10^{-9}$; major $e = 5,1$; $P < 10^{-6}$. Between small and large soldiers : minor $X^2 = 9,2$; $P < 0,01$ and major $X^2 = 0,99$; N.S.

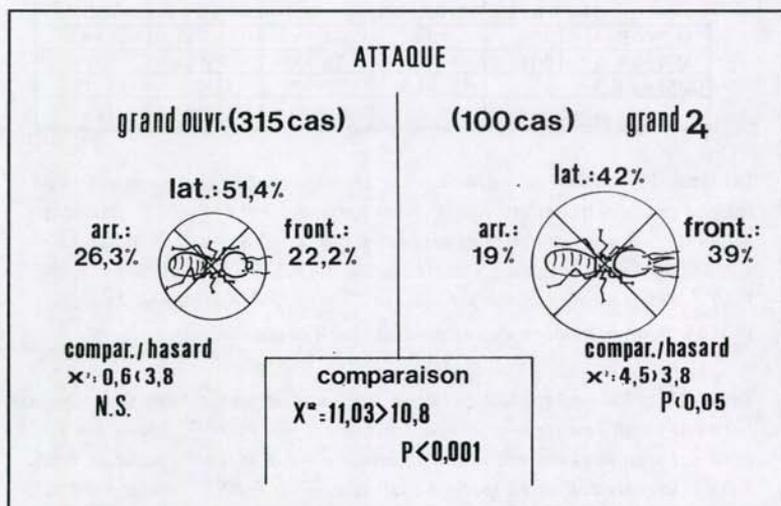


Tableau II : Orientation des attaques

Table II : Orientation of the attacks

TERMITE		PETIT	GRAND	SEXUE	PETIT	GRAND
FOURMI		OUVRIER	OUVRIER		SOLDAT	SOLDAT
MINOR	100%	100%	100%	100%	76,2%	8,6%
	(1156)	(148)	(59)	(80)	(104)	
MAJOR	100%	100%	100%	100%	76%	8,7%
	(1165)	(115)	(60)	(71)	(126)	
COMPAR.	id.	id.	id.	X2=0,0007	X2=0,0003	

Tableau III : Taux de contacts entre proies et antennes des fourmis (chiffres entre parenthèses : nb de cas observés). Comparaisons entre grands ouvriers et petits soldats : minor $e = 6,2$; $P < 10^{-9}$; major $e = 5,5$; $P < 10^{-7}$. Entre soldats : minor $e = 9,3$; $P < 10^{-9}$ et major $e = 9,6$; $P < 10^{-9}$

Table III : Rate of contacts between prey and the ants antennae (n° between parenthesis = n° of cases). Comparisons : between large workers and small soldiers : minor : $e = 6.2$; $P < 10^{-9}$; major $e = 5.5$; $P < 10^{-7}$. Between small and large soldiers : minor $e = 9.3$; $P < 10^{-9}$ and major $e = 9.6$; $P < 10^{-9}$

TERMITE		PETIT	GRAND	SEXUE	PETIT	GRAND
FOURMI		OUVRIER	OUVRIER		SOLDAT	SOLDAT
MINOR	100%	92%	61,7%	3,7%	0,96%	
MAJOR	100%	95,6%	86,7%	7,4%	1,6%	
COMPAR.	id.	X2=1,3	X2=9,8	X2=0,8	X2=0,19	
		N.S.	P<0,01	N.S.	N.S.	

Tableau IV : Taux de contacts entre proies et pattes de fourmis. Comparaisons entre petits et grands ouvriers : minor $e = 9,6$; $P < 10^{-9}$; major $e = 4,7$; $P < 10^{-5}$. Grands ouvriers et sexués : minor $e = 5,3$; $P < 10^{-6}$; major $X2 = 4,6$; $P < 0,05$. Sexués et petits soldats : minor $e = 7,5$; $P < 10^{-9}$; major $e = 9,1$; $P < 10^{-9}$. Petits et grands soldats : minor $X^2 = 1,6(3,8)$; N.S.; major $X^2 = 3,9$; $P < 0,05$. Pour le nombre de cas étudiés voir Tableau III.

Table IV : Rate of contact between prey and the ants' legs. Comparisons between small and large workers : minor $e = 9.6$; $P < 10^{-9}$; major $e = 4.7$; $P < 10^{-5}$. Large workers and sexuals : minor $e = 5.3$; $P < 10^{-6}$; major $X^2 = 4.6$; $P < 0.05$. Sexuals and small soldiers : minor $e = 7.5$; $P < 10^{-9}$; major $e = 9.1$; $P < 10^{-9}$. Small and large soldiers : minor $X^2 = 1.6(3.8)$; N.S.; major $X^2 = 3.9$; $P < 0.05$. Number of cases : see Table III.

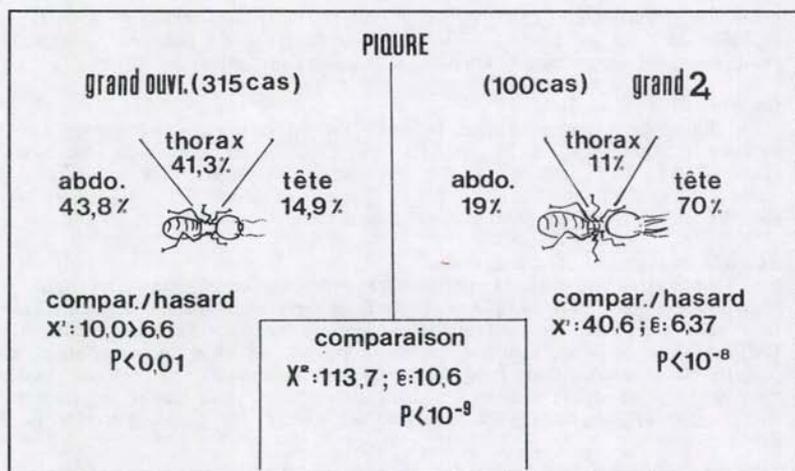


Tableau V : Zones d'impact des piqûres sur les grands ouvriers et les grands soldats

Table V : Zones of impact of the sting on large workers and large soldiers.

TERMITE					
FOURMI	PETIT OUVRIER	GRAND OUVRIER	SEXUE	PETIT SOLDAT	GRAND SOLDAT
MINOR	96,9%	100%	100%	100%	100%
MAJOR	92,8%	97,4%	100%	100%	100%
COMPAR.	e = 4,4 $P < 10^{-4}$	$\chi^2 = 3,9$ $P < 0,05$	id.	id.	id.

Tableau VI : Taux de proies piquées. Comparaisons entre petits et grands ouvriers : minor $\chi^2 = 3,9; P < 0,05$; major $\chi^2 = 5,42; P < 0,02$.

Table VI : Rate of stinged preys. Comparisons between small and large workers: minor $\chi^2 = 3.9; P < 0.05$; major $\chi^2 = 5.42; P < 0.02$.

différence significative entre minor et major face aux sexués : celle-ci est probablement due au rapport taille de la proie taille du prédateur, les sexués étant de taille relativement grande par rapport aux minor.

Comportement de piqûre :

La cible varie selon que la proie est un ouvrier, plutôt piqué sur le thorax ou l'abdomen, ou un soldat, piqué de face, entre les mandibules (Tableau V). La phase de piqûre est quasi obligatoire; les ouvriers dans quelques cas seulement ne sont pas piqués (Tableau VI). Ils sont alors étourdis ou tués par la pression des mandibules.

Réaction des proies (Tableau VII):

Les termites essaient de mordre leur agresseur, mais les taux de réussite sont bas. Notons que les ouvrières présentent l'apex de leur gastre face aux mandibules des soldats. Ces derniers ne peuvent saisir cette pièce fusiforme lors de leur fermeture car il se produit un effet "noyau d'olive" qui projette la fourmi. Une fois fermées, les mandibules du termite restent bloquées du fait de la tétanie des muscles adducteurs, la piqûre se fait alors sans problème, l'aiguillon étant dévaginé au niveau des pièces buccales de la proie.

Paralysie des soldats :

Quand la piqûre est effectuée au niveau des pièces buccales, l'effet est souvent immédiat. Le soldat est paralysé en moins de quatre secondes dans 90% des cas (sur 50 cas étudiés) alors qu'il faut généralement plus de sept secondes pour paralyser un soldat piqué en un autre endroit (30 cas étudiés; Test de la médiane : $e = 6,3$; $P < 10^{-9}$).

DISCUSSION

Le comportement des ouvrières minor et major se distingue par le taux d'évitements des grands soldats, par le taux de contacts entre sexués de *Macrotermes* et les pattes de la fourmi et, dans une moindre mesure, par le taux de piqûres infligées aux ouvriers. Ces résultats montrent que l'élimination des grands soldats protégeant la termitière incomberait plutôt aux ouvrières major. Cependant, les ouvrières minor qui s'attaquent aux grands soldats de termites présentent un comportement identique à celui des major. Nos résultats, obtenus au laboratoire dans une aire de chasse à ciel ouvert recréée artificiellement, impliquent l'action des major. Longhurst et Howse (1979), observant des raids dans la nature, ont constaté que seules les ouvrières minor rentraient dans les colonies de termites.

Il est possible de différencier deux patterns généraux de comportement correspondant soit à la capture des ouvriers, soit à celle des soldats de termites (Figure 1). La capture des ouvriers de *Macrotermes* implique l'utilisation des antennes et des pattes ; la piqûre, fréquente, n'est pas obligatoire. Le contact avec les soldats est, quant à lui, évité au maximum. Les antennes et les pattes antérieures de la fourmi sont souvent relevées. La piqûre est obligatoire. Les ouvrières distinguent donc les soldats des ouvriers, vraisemblablement par le biais de kairomones. Cette observation rejoint ce qui a déjà été mis en évidence chez d'autres Ponerinae prédatrices de termites comme *Odontomachus troglodytes* (Dejean et Bashingwa 1985), *Paltothyreus tarsatus* (Dejean 1988), *Pachycondyla villosa* (Dejean et al. soumis) et *P. soror* (Dejean 1989). Toutes ces fourmis attaquent les soldats par l'arrière et les saisissent avant de les piquer. Par contre, les ouvrières de *Megaponera foetens* parviennent à éviter le contact. Ce comportement

	PETIT OUVRIER A	GRAND OUVRIER B	SEXUE C	PETIT SOLDAT D	GRAND SOLDAT E
MINOR	0,7%	1,3%	3,3%	0%	0,96%
$X^2 = 0,7 < 3,8$ (N.S.) $X^2 = 0,9$ (N.S.) $X^2 = 2,7$ (N.S.) $X^2 = 0,7$ (N.S.)					
A et C : $X^2 = 4,8$; $P < 0,05$ A et D : $X^2 = 2,7$ (N.S.) B et D : $X^2 = 1,8$ (N.S.)					
	PETIT OUVRIER A	GRAND OUVRIER B	SEXUE C	PETIT SOLDAT D	GRAND SOLDAT E
MAJOR	0,56%	0,87%	1,7%	1,4%	0%
$X^2 = 0,16 < 3,8$ (N.S.) $X^2 = 0,2$ (N.S.) $X^2 = 2,7$ (N.S.) $X^2 = 1,7$ (N.S.)					
A et C : $X^2 = 1,1$ (N.S.) A et D : $X^2 = 0,8$ (N.S.) B et D : $X^2 = 0,1$ (N.S.)					

Tableau VII : Taux de morsure des fourmis par les différentes castes de Macrotermes. Une seule différence est significative : minor, petits ouvriers vs. sexués.

Tableau VII : Rate of ants bite by different castes of Macrotermes. Only one difference is significant : minor , small workers vs. sexuals.

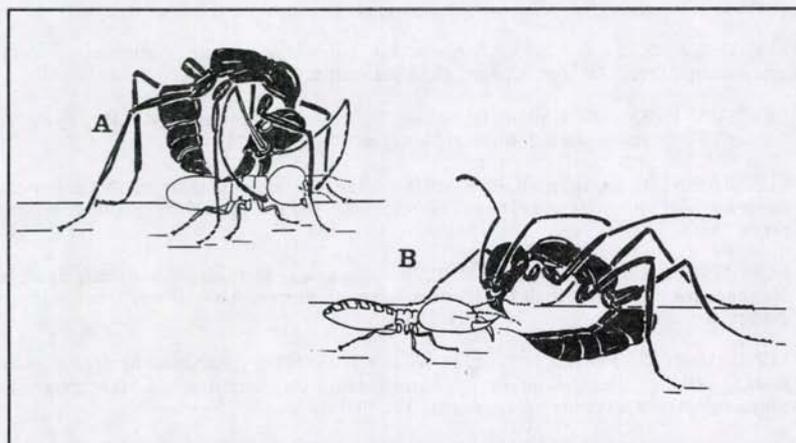


Figure 1 : Capture d'un ouvrier de Macrotermes (contact entre proie et antennes plus pattes de la fourmi : A) et d'un soldat (évitement du contact, antennes et pattes antérieures relevées : B).

Figure 1: Capture of a worker of Macrotermes (contact between the prey and antennae plus legs of the ant : A) and a soldier (avoiding antennae contact and anterior leg lifted : B).

semble bien adapté à l'élimination des soldats rencontrés dans les galeries des termitières. L'effet foudroyant des piqûres portées au niveau des pièces buccales rend cette technique d'autant plus efficace. Nous ne savons pas si le venin agit alors comme un poison alimentaire ou si, dans la zone buccale, la présence d'un grand nombre de surfaces intersegmentaires favorise sa pénétration.

REFERENCES

- CREWE R. M., PEETERS C. P. et VILLET M. 1984. - Frequency distribution of worker sizes in *Megaponera foetens* (Fabricius). *S. Afr. J. Zool.*, **19**, 247-249.
- DEJEAN A. 1988. - La prédation chez *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae-Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, **4**, 156-164.
- DEJEAN A. 1989. - Les écomones impliquées dans la prédation chez les fourmis (Hymenoptera). *Ann. Soc. Entomol. France*, **24**, 456.
- DEJEAN A. et BASHINGWA E. P. 1985. - La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae-Ponerinae). *Ins. Soc.*, **32**, 23-42.
- DEJEAN A., CORBARA B. et OLIVA-RIBERA J. - Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour, soumis*.
- FLETCHER D. J. C. 1973. - Army ant behaviour in the Ponerinae : a re-assessment. *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 116-120.
- LEVIEUX 1966. - Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hymenoptera : Formicidae). *Ins. Soc.*, **13**, 117-126.
- LONGHURST C. et HOWSE P. E. 1978. - The use of kairomone by *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera, Formicidae) in the detection of its termite preys. *Anim. Behav.*, **26**, 1213-1218.
- LONGHURST C. et HOWSE P. E. 1979. - Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae) from the Nigerian guinea savanna. *Ins. Soc.*, **26**, 204-215.
- LONGHURST C., JOHNSON R. A. et WOOD T. G. 1978. - Predation by *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae) on termites in the Nigerian southern guinea savanna. *Oecologia*, **32**, 101-107.