



gories are more variable, namely inactivity, non-specific activity, foraging and domestic activity.

The comparison of the behavioural profiles recorded for other species of the genus *Ectatomma*, shows a great homogeneity within this genus for egg-care which is weaker than in other ponerine species from different genera. This pattern is to be linked with the peculiar structure of these eggs, well protected by a rigid chorion, as is the case for all species of this genus. The high similarity between the social structure recorded for *E. quadridens* and *E. tuberculatum*, versus *E. ruidum*, based on the frequency of acts performed outside the nest and on the numeric repartition of the workers within the principal behavioural axes presented in the society, might be correlated with a similarity in the strategies of biotope exploitation.

**Key words :** Ponerinae, social organisation, evolution, Formicidae.

## INTRODUCTION

*Ectatomma quadridens* est, assez paradoxalement, une espèce peu connue. C'est l'une des deux premières espèces de fourmis sur lesquelles aient été étudiés les organes de stridulation par Landois en 1874 mais, depuis cette date, elle n'a pratiquement fait l'objet d'aucune autre étude, exception faite de quelques travaux portant sur l'analyse enzymologique et pharmacologique de son venin (Schmidt et coll., 1980, 1984, 1986; Schmidt, 1985), et d'une étude histologique de la glande de Dufour réalisée tout récemment par Billen (1986).

D'une répartition moins étendue qu'*E. ruidum*, *E. quadridens* occupe néanmoins une gamme importante de biotopes assez largement distribués depuis Panama jusqu'au nord de l'Argentine (Brown, 1958; Kempf, 1972; Kugler et Brown, 1982). Cette ponerine recherche des zones ouvertes (chemins, clairières) ou des chemins de traverse à l'intérieur de bosquets pour y établir ses nids, souvent peu profonds. Quoique terricole comme *E. ruidum*, elle fourrage dans les arbres au même titre qu'*E. tuberculatum* (F. Fernández, in litt.) et, comme elle, exploite les homoptères.

Ces caractéristiques bioécologiques, qui se situent à mi-chemin entre celles d'*E. ruidum* et d'*E. tuberculatum*, rendaient intéressante la comparaison de la structure sociale d'*E. quadridens* avec celle des ces deux espèces qui, quoique appartenant au même genre, présentent entre elles des différences assez nettes, vraisemblablement en relation avec leur habitat et le mode d'exploitation de leur environnement (Lachaud et coll., 1984; Pérez-Bautista et coll., 1985).

## MATERIEL ET METHODES

Le répertoire comportemental d'*E. quadridens* a été établi à partir d'observations visuelles réalisées sur une société récoltée au Venezuela et renfermant environ 800 ouvrières, une femelle et une quantité importante de couvain de tous les stades.

Afin de tester la variabilité au sein de la société et un certain nombre de critères de comparaison à l'échelle intra- et interspé-

EE : Activités à l'extérieur	:	11.9
	:	( 9.5 - 23.2)
	:	
GEN : Garde à l'entrée du nid	:	5.9
	:	( 3.6 - 6.6)
	:	
GIN : Garde à l'intérieur des chambres	:	0.8
	:	( 0.4 - 2.4)
	:	
NSN : Activités non-spécifiques (y compris les toilettes individuelles)	:	22.9
	:	(19.2 - 36.1)
	:	
IN : Inactivité	:	28.9
	:	(19.9 - 37.8)
	:	
ISD : Interactions sociales données	:	7.8
	:	( 6.3 - 9.3)
	:	
ISR : Interactions sociales reçues	:	4.4
	:	( 3.2 - 5.9)
	:	
AA : Activités alimentaires (y compris le transport de proie)	:	3.0
	:	( 0.9 - 4.0)
	:	
AO : Activités orientées sur les oeufs	:	0.2
	:	( 0.0 - 0.3)
	:	
AL : Activités orientées sur les larves	:	4.9
	:	( 4.1 - 7.4)
	:	
AC : Activités orientées sur les cocons	:	2.8
	:	( 1.6 - 3.9)
	:	
ADN : Activités domestiques	:	1.0
	:	( 0.3 - 3.5)
	:	
-----		
	:	
	:	
R1 : $\frac{ISD + ISR}{AA + NSN + IN}$	:	0.22 ± 0.03
	:	
	:	
	:	
R2 : $\frac{ADN + AA + ISD + SAC}{GEN + GIN + IN + ISR + SPC + NSN}$	:	0.28 ± 0.04
	:	
	:	
	:	

Tableau I : Analyse comparative des 6 lots à partir de différents indices et différentes catégories comportementales.  
Inter-group comparative analysis involving various indices and behavioural categories.

cifique, 6 lots ont été constitués. Chacun d'eux comprenait : 15 oeufs, 60 larves, 10 cocons et 50 ouvrières marquées individuellement et prélevées dans des proportions identiques dans chacune des chambres de la société mère afin d'assurer le maximum d'homogénéité entre les lots. Un des 6 lots contenait la reine.

L'étude de ces 6 lots a été réalisée par une méthode d'enregistrement photographique automatisé (Corbara et coll., 1986), à raison de 100 photos prises à intervalles réguliers de 30 minutes. Pour le traitement des données, nous avons utilisé une méthode de classification hiérarchique ascendante (CAH2CO) combinée à une analyse factorielle des correspondances.

## RESULTATS

Pour permettre les comparaisons avec les résultats obtenus précédemment pour les deux autres espèces d'*Ectatomma* (Fresneau et coll., 1982; Corbara et coll., 1986), l'ensemble du répertoire a été regroupé en 12 catégories comportementales standards (voir Tableau I).

Pour un certain nombre de catégories comportementales, la variabilité est relativement importante entre les lots. C'est notamment le cas pour EE, NSN, IN. D'autres catégories présentent par contre une stabilité remarquable: ce sont les toilettes sociales données (TDN), les soins aux larves (AL) et les soins aux oeufs (AO). Ces derniers, très faiblement représentés par rapport aux autres activités comme c'est le cas chez les autres espèces d'*Ectatomma*, présentent leur taux le plus élevé dans le lot contenant la reine du fait de l'inactivité importante manifestée par celle-ci sur ce type de couvain.

Cette stabilité se retrouve au niveau de certains indices utilisés pour les comparaisons intra- et interspécifiques (voir Tableau II). Ainsi, le rapport des "interactions sociales" sur les "activités auto-centrées" (R<sub>1</sub>) ne varie que de 0.18 à 0.25 (moyenne: 0.22 ± 0.03). Quant au rapport des "activités dynamiques" sur les "activités passives et non-spécifiques" (R<sub>2</sub>), il oscille entre 0.21 et 0.33 (moyenne: 0.28 ± 0.04).

A la suite de l'analyse par classification hiérarchique, les dendrogrammes obtenus sur les 6 lots ont mis en évidence l'existence de 5 sous-castes comportementales. Nous ne rapportons ici que les résultats obtenus sur le lot le plus représentatif: le lot n° 6, contenant la reine.

Les profils comportementaux des 5 groupes fonctionnels ont été rapportés sous forme d'un sociogramme (Fig. 1). Ces 5 sous-castes, qui apparaissent en colonne dans le sociogramme, se caractérisent de la manière suivante:

- Le groupe 1 présente une activité importante concernant les soins aux oeufs (AO) et aux larves (AL), mais également un taux élevé d'activités domestiques (ADN). Il ne comprend que 3 individus (6% des effectifs) parmi lesquels se trouve la reine dont le profil se réduit, en fait, quasi essentiellement à de l'inactivité sur les oeufs et les larves.
- Le groupe 2, formé de 5 individus (10% des effectifs), présente, par rapport au groupe précédant, un glissement des spécialisa-

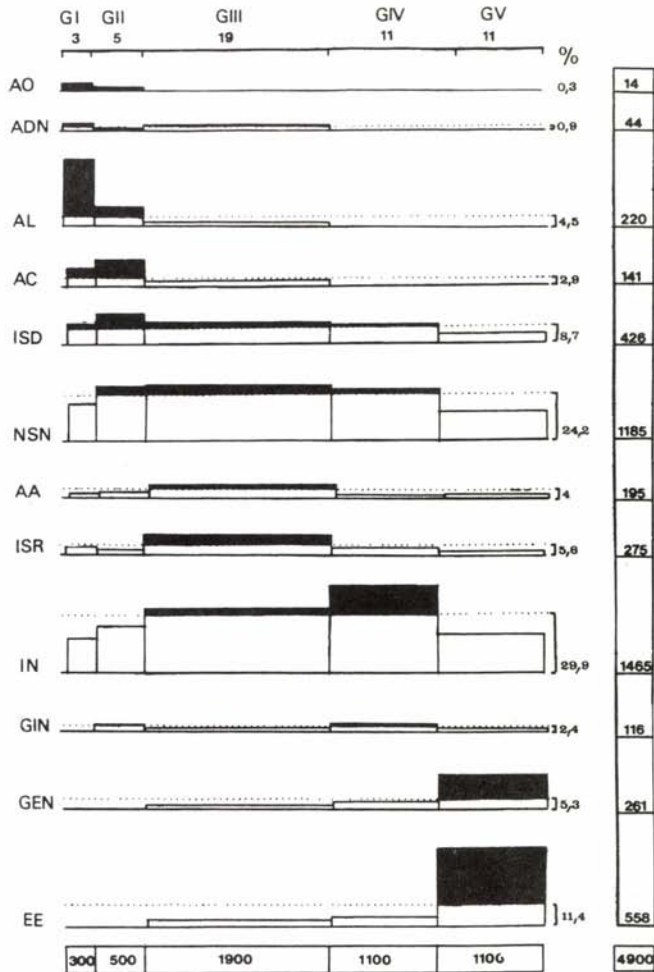


Figure 1 : Sociogramme d'une colonie expérimentale d'*Ectatomma quadridens* comprenant une reine, 50 ouvrières et du couvain de tous les stades. (Voir le tableau II pour les légendes).

Sociogram of an experimental colony of *E. quadridens* including one queen, 50 workers and a fixed number of brood from all stages. (See table II for the legends).

tions qui sont davantage orientées vers les soins aux larves (AL) et aux cocons (AC), ainsi que vers les interactions sociales données (ISD) et les activités non-spécifiques (NSN).

- Le groupe 3, numériquement le plus important avec 19 individus (39% des effectifs), présente un profil intermédiaire dominé par une fréquence élevée d'activités alimentaires (AA) et d'interactions sociales reçues (ISR). De ce fait, il est en étroite relation avec le groupe 2.
- Le groupe 4, constitué de 11 individus (22% des effectifs), se compose essentiellement d'ouvrières inactives (IN) présentant également une spécialisation nette sur les comportements de garde à l'intérieur des chambres du nid (GIN).
- Le groupe 5, enfin, avec 11 individus lui aussi (22% des effectifs), détient le monopole de la garde (GEN) et des activités réalisées à l'extérieur (EE).

#### DISCUSSION

Les résultats obtenus ici sur *E. quadridens*, mettent en évidence d'une part la variabilité que l'on rencontre au sein d'une même colonie, mais, également, les caractéristiques essentielles qui différencient l'espèce *quadridens* des autres espèces du même genre. En effet si, comme nous l'avons vu, la variabilité peut se révéler assez forte sur certaines catégories comportementales comme IN, NSN ou EE, il n'en reste pas moins que les valeurs obtenues pour *E. ruidum* et *E. tuberculatum* (figure 2) se situent, dans la majorité des cas, à l'extérieur de l'intervalle de variation enregistré pour *E. quadridens*.

Il est intéressant de remarquer que le profil comportemental enregistré pour le lot n° 6, qui contenait la reine, ne se différencie pas fondamentalement des lots orphelins, les valeurs obtenues pour chaque catégorie comportementale se situant toujours à l'intérieur de l'intervalle de variation des 5 lots orphelins, à l'exception des soins aux oeufs. Encore faut-il noter que, dans ce dernier cas, la différence provient quasi exclusivement du comportement de la reine elle-même qui présente beaucoup d'inactivité sur les oeufs. Il apparaît ainsi que la structure sociale qui se développe au sein des lots orphelins peut parfaitement s'organiser suivant les caractéristiques de l'espèce et se maintenir en l'absence de la reine. Le rôle de celle-ci se limiterait alors à assurer le renouvellement des ouvrières et de la société en tant que telle (c'est-à-dire par l'intermédiaire de la production de sexués) sans jouer véritablement de rôle-clé dans la cohésion de la société comme cela a été proposé pour d'autres espèces de sous-familles plus évoluées (Carlin et Hölldobler, 1983).

En fait, plus que la reine elle-même, il semble que ce soit le couvain qui constitue le pôle essentiel autour duquel se structure la société (voir Fresneau et coll., 1989). Certaines caractéristiques de ce couvain (quantité, autonomie des larves, efficacité des protections naturelles, ...etc.) peuvent alors prendre une importance tout à fait exceptionnelle qui va avoir des répercussions sensibles dans le type d'organisation sociale qui en résulte. Ainsi, les caractéristiques morphologiques des oeufs d'*Ectatomma* qui, chez toutes les espèces étudiées dans ce genre, ont la particularité de présenter un chorion très rigide et très résistant assurant, apparemment, une excellente protec-

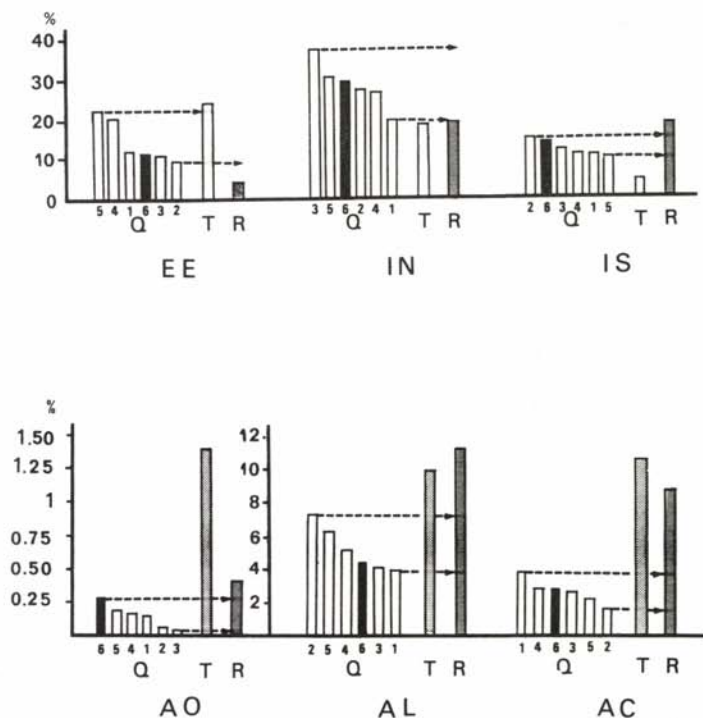


Figure 2 : Comparaisons interspécifiques au sein du genre *Ectatomma*. Q: *E. quadridens* (les chiffres correspondent aux différents lots homospécifiques); T: *E. tuberculatum*; R: *E. ruidum*. EE: activités externes; IN: inactivité; IS: interactions sociales (données et reçues); AO: activités dirigées sur les oeufs; AL: activités dirigées sur les larves; AC: activités dirigées sur les cocons.

Interspecific comparisons within the genus *Ectatomma*. Q: *E. quadridens* (the numbers correspond to the different homospecific groups); T: *E. tuberculatum*; R: *E. ruidum*. EE: external activities; IN: inactivity; IS: social interactions (given and received); AO: egg-care activities; AL: larvae-care activities; AC: pupae-care activities.

tion, conduisent à retrouver, aussi bien chez *quadridens* que chez *ruidum* ou *tuberculatum* (Fresneau et Lachaud, 1984; Corbara et coll., 1986), des soins aux oeufs extrêmement peu fréquents par rapport à tout ce que l'on connaît chez les autres espèces, tant de ponérines que d'autres sous-familles.

Un second pôle structurant de l'organisation sociale mérite une attention toute particulière: il s'agit des activités extérieures et de la garde à l'entrée du nid. Lorsqu'on compare les trois espèces d'*Ectatomma*, on note que la part du profil comportemental consacré par *E. quadridens* à ces activités se situe à mi-chemin entre *E. ruidum* et *E. tuberculatum*, avec une tendance plus nette vers cette dernière espèce. Ceci est à mettre en relation avec le mode d'exploitation de

l'habitat propre à chacune de ces espèces. Le très faible investissement dans les activités extérieures enregistré pour *E. ruidum* correspond en effet assez bien à celui constaté chez d'autres ponérines, telle *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *apicalis* (Lachaud et coll., 1984; Fresneau, 1985), dont l'activité d'approvisionnement se réalise essentiellement au sol. Par contre, de ce point de vue, *E. tuberculatum* est beaucoup plus proche d'autres ponérines essentiellement arboricoles, telle *P.* (= *N.*) *villosa* (Pérez-Bautista et coll., 1985) dont l'aire de chasse est tridimensionnelle (Lachaud et coll., 1982; Garcia-Pérez et Camargo, 1987). Chez *E. quadridens*, l'exploitation préférentielle de la strate arbustive ou arborée par rapport au sol (F. Fernández, in litt.) semble pouvoir expliquer cette position intermédiaire constatée au niveau de l'investissement dans les activités externes et également au niveau du nombre d'ouvrières affectées à ces tâches. Il semble ainsi que tende à se confirmer l'hypothèse selon laquelle (Pérez-Bautista et coll., 1985), en se répercutant sur la structure même de la société, les contraintes imposées par l'habitat peuvent jouer un rôle plus décisif dans l'évolution de l'organisation sociale que la proximité phylogénétique des espèces.

## REFERENCES

- Billen J., 1986. - Comparative morphology and ultrastructure of the Dufour gland in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.*, **11**, 165-181.
- Brown W.L. Jr., 1958. - Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **118**, 173-362.
- Carlin N.F., Hölldobler B., 1983. - Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, **222**, 1027-1029.
- Corbara B., Fresneau D., Lachaud J.-P., Leclerc Y., Goodall G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes*, **13**, 237-249.
- Fresneau D., 1985. - Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Soc.*, **32**, 109-116.
- Fresneau D., Corbara B., Lachaud J.-P., 1989. - Organisation sociale et structuration spatiale autour du couvain chez *Neoponera apicalis*. *Actes Coll. Insectes Soc.*, **5**, ce volume.
- Fresneau D., Garcia Pérez J., Jaisson P., 1982. - Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: *Social Insects in the Tropics*. P. Jaisson ed., vol. 1, pp. 129-155, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- Fresneau D., Lachaud J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogénèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym., Formicidae). In: *Processus d'Acquisition Précoce. Les Communications*. A. de Haro, X. Espadaler (eds.), pp. 437-444, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.
- Garcia-Pérez J., Camargo P., 1987. - Area de forrajeo de *Ectatomma tuberculatum* Ol. (Hym., Ponerinae) en una plantación de cacao en el Soconusco, Chiapas. *Proc. XXII Congr. Nac. Entomol.*, Cd. Juárez (Mexico), p. 61.



- Kempf W.W., 1972. - Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Ent.*, 15, 1-344.
- Kugler C., Brown W.L. Jr., 1982. - Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including descriptions of two new species. *Search: Agric., Ithaca, New-York*, n°24, pp. 1-8.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., Garcia-Pérez J., 1984. - Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponériennes. *Folia Entomol. Mex.*, 61, 159-177.
- Lachaud J.-P., Valenzuela J., Lopez J.A., 1982. - Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el Soconusco. *Proc. 10 Reun. Nac. Contr. Biol.*, Durango (México), pp. 76-81.
- Landois H., 1874. - Stridulationapparat bei Ameisen. *31 General Versamml. Nat. Ver. Preuss. Rheinl.*, p. 820.
- Pérez-Bautista M., Lachaud J.-P., Fresneau D., 1985. - La división del trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, 65, 119-130.
- Schmidt J.O., 1985. - Proteolytic activities of Hymenoptera venoms. *Toxicon*, 23, p. 38.
- Schmidt J.O., Blum M.S., Overal W.L., 1980. - Comparative lethality of venoms from stinging Hymenoptera. *Toxicon*, 18, 469-474.
- Schmidt J.O., Blum M.S., Overal W.L., 1984. - Hemolytic activities of stinging insect venoms. *Archs. Insect Biochem. Physiol.*, 1, 155-160.
- Schmidt J.O., Blum M.S., Overal W.L., 1986. - Comparative enzymology of venoms from stinging Hymenoptera. *Toxicon*, 24, 907-921.