

ANALYSE COMPARATIVE DES STRIDULATIONS ÉMISES PAR 4 ESPÈCES DE FOURMIS PONÉRINES (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

DE CARLI P.¹, PAVAN G.², PRIANO M.², LACHAUD J.-P.^{1,3},
FANFANI A.⁴ & GIOVANNOTTI M.⁴

¹L.E.P.A., URA CNRS 1837, Université-Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France) ; ²Centro Interdisciplinare di Bioacustica, Via Taramelli 24, 27100 Pavia (Italie) ; ³ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique) et ⁴Dipartimento di Biologia Animale e dell'uomo, Università "La Sapienza", Roma (Italie)

Résumé: Des observations sur le terrain et en laboratoire révèlent l'existence d'une possible modalité de communication acoustique chez plusieurs fourmis ponérines néotropicales. Toutes les émissions sonores enregistrées chez les quatre espèces étudiées (*Ectatomma quadridens*, *E. ruidum*, *E. tuberculatum* et *Pachycondyla apicalis*) présentent des fréquences d'émission très élevées, pouvant atteindre 70-80 kHz, dans la gamme de fréquences des ultrasons. Les stridulations sont typiquement émises en longues séquences, constituées de trains d'impulsions, composées d'une (*P. apicalis*) ou deux (*Ectatomma* spp.) sous-unités. L'étude au microscope électronique montre que la *pars stridens* de l'appareil stridulatoire est localisée dans la région médio-dorsale du deuxième tergite du gastre. Différentes hypothèses sur le rôle de ce type de signaux sont discutées dans une perspective de comparaison phylogénétique.

Mots-clés: Ponerinae, *Ectatomma*, *Pachycondyla*, stridulations, ultrasons, communication acoustique.

Abstract: Comparative analysis of the stridulations from 4 ponerine ant species (Hymenoptera, Formicidae).

Four species of neotropical ponerine ants (*Ectatomma quadridens*, *E. ruidum*, *E. tuberculatum* and *Pachycondyla apicalis*) were examined to verify their ability to produce sounds. Digital recordings revealed the emission of stridulations consisting in long sequences, made by monosyllabic (*P. apicalis*) or disyllabic (*Ectatomma* spp.) pulse-trains. All sounds recorded were characterized by very high frequencies, extending up to 70-80kHz, in the range of ultrasounds. By means of scanning electron microscopy, the *pars stridens* of the stridulatory apparatus were located on the central dorsal face of the second segment of the gaster and described in the four species. Different hypotheses are discussed about the signification of this kind of signals in ant communication.

Key-words: Ponerinae, *Ectatomma*, *Pachycondyla*, stridulations, ultrasounds, acoustic communication.

INTRODUCTION

Des systèmes complexes et différenciés de communication sont à la base de l'organisation des colonies d'insectes sociaux. Chez les fourmis, la modalité la plus largement utilisée est celle de la production de phéromones, mais le canal acoustique est également exploité, souvent conjointement avec des signaux chimiques. La plupart des signaux acoustiques sont transmis essentiellement par des substrats solides (sol, parois du nid) plutôt que par l'air (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Deux types de signaux sonores sont connus, résultant soit de la percussion du substrat par une partie du corps, soit de véritables stridulations. Ce dernier type représente le système le plus sophistiqué, compte tenu de la différenciation anatomique nécessaire à l'émission des sons (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

En général, l'appareil stridulateur est constitué d'une crête de frottement, le *plectrum*, et d'une plaque à reliefs réguliers, la *pars stridens*. Selon MARKL (1973), cet organe est présent chez toutes les Pseudomyrmicinae, les Nothomyrmicinae, chez 83 % des Myrmicinae et chez 48 % des Ponerinae. Chez pratiquement toutes les espèces étudiées, la *pars stridens* est localisée dans la portion médiane du quatrième tergite abdominal (premier ou deuxième tergite du gastre, selon les sous-familles), le *plectrum* étant constitué par la bordure du postpétiole (troisième tergite abdominal).

L'étude qui a été réalisée a porté sur quatre espèces appartenant à deux genres de Ponerinae: *Ectatomma* et *Pachycondyla*.

Le genre *Ectatomma*, qui comprend 12 espèces réparties en Amérique Centrale et Amérique du Sud (KUGLER & BROWN, 1982), est considéré comme le plus "évolué" parmi les Ponerinae, du fait (entre autres) de l'effectif relativement élevé de ses colonies par rapport aux autres genres de cette sous-famille, et du polymorphisme marqué entre la reine et la caste ouvrière (BROWN, 1958; FRESNEAU et coll., 1982; DÉJEAN & LACHAUD, 1992). La présence d'organes stridulateurs abdominaux chez les fourmis de ce genre a déjà été signalée dans la littérature, en particulier chez *E. quadridens* qui a fait l'objet d'une des premières descriptions d'appareil stridulateur chez les fourmis (LANDOIS, 1874). Le mécanisme de production de sons n'a cependant jamais été étudié de façon systématique chez ces espèces.

Pachycondyla apicalis est une ponérine relativement bien connue à la suite de nombreuses études comportementales sur son organisation sociale et ses stratégies de fourrage (LACHAUD et coll., 1984, 1994; FRESNEAU, 1985, 1994; LACHAUD & FRESNEAU, 1987; FRESNEAU & DUPUY, 1988; GOSS et coll., 1989; OLIVEIRA & HÖLLDÖBLER, 1990), mais sa capacité à striduler n'a jamais fait l'objet d'une recherche approfondie.

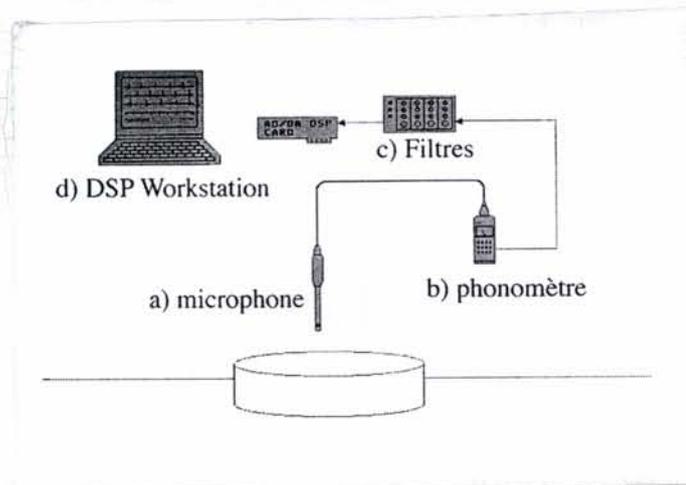
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus utilisés pour nos expériences sont des ouvrières issues de colonies récoltées au Mexique (*E. ruidum*, *E. tuberculatum* et *P. apicalis*) et au Brésil (*E. quadridens*). Les colonies ont été élevées en laboratoire dans des nids en plâtre, en conditions tropicales artificielles (25 ± 1 °C; 60 ± 5 % HR).

Les signaux sont enregistrés avec un phonomètre (Bruel & Kjaer® 2231), équipé d'un transducteur pour les ultrasons, jusqu'à 100 kHz (Bruel & Kjaer® 4135), et d'un filtre passe-haut. Ils sont ensuite amplifiés et filtrés à nouveau (filtre passe-bas) et enfin codés sous forme numérique sur un système PC (Digital Signal Processing Workstation) (Fig. 1). Différentes fréquences d'échantillonnage ont été utilisées en relation avec la fenêtre de fréquence des signaux (PAVAN, 1994).

Figure 1. Dispositif expérimental pour l'enregistrement des sons: a) microphone, b) phonomètre, c) filtres, d) système de codage numérique sur PC.

Experimental set-up for sound recording: a) microphone, b) phonometer, c) filters, d) DSP Workstation.



Les enregistrements ont été réalisés dans des conditions standardisées de température (22 ± 2 °C), d'humidité (65 ± 5 % HR) et de lumière. Le microphone est maintenu à une distance d'environ 1 cm de l'abdomen de la fourmi. Celle-ci produit des stridulations lorsqu'on l'empêche de bouger librement au moyen d'une pince molle.

Une fois enregistrés, les signaux sont stockés sur disque optique et ensuite reproduits avec une fréquence d'échantillonnage réduite, afin qu'ils soient audibles et enregistrables sur des cassettes Audio.

Afin d'établir la localisation exacte des organes stridulatoires des différentes espèces étudiées, ainsi que leur structure et leur dimension réelle, nous avons prélevé les abdomens des fourmis utilisées pour l'analyse des sons. La préparation des parties anatomiques pour l'observation en microscopie électronique à balayage (Cambridge S 250 TP) se fait par nettoyage aux ultrasons et déshydratation à l'éthanol, à concentrations croissantes (70°, 80°, 90°, 95° et éthanol absolu). Les échantillons sont ensuite métallisés à l'or pour être enfin observés et photographiés.

RÉSULTATS

Analyse bioacoustique

Tous les sons analysés pour les trois espèces du genre *Ectatomma*, montrent une structure globalement homogène (Fig. 2). Les signaux sont typiquement émis en longues séquences, constituées de trains d'impulsions (pulse-trains), composés de deux sous-unités (disyllabic chirps). Ces dernières sont caractérisées par des impulsions de phase opposée, dont la structure alternée démontre que l'émission du signal est due au mouvement d'aller-retour de deux structures anatomiques.

Dans le cas de *P. apicalis*, les séquences enregistrées révèlent un pattern différent des impulsions: en sous-unités simples, monosyllabiques (Fig. 3).

D'une façon générale, les fréquences d'émission sont très élevées, souvent bien au delà de la limite de l'audible (20 kHz), dans la gamme de fréquence des ultrasons (Tab. 1). Les sons produits par *P. apicalis*, en particulier, peuvent atteindre des fréquences de 70-80 kHz.

Espèce	Nombre de syllabes	Fréquences max. (kHz)
<i>Ectatomma quadridens</i>	2	70
<i>Ectatomma ruidum</i>	2	78
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	2	72
<i>Pachycondyla apicalis</i>	1	84

Tableau 1. Données préliminaires sur les émissions sonores produites par les quatre espèces de ponérines étudiées.

Table 1. Preliminary data about the sounds recorded from the four ponerine ant species studied.

Analyse anatomique

Chez les quatre ponérines étudiées la *pars stridens* de l'appareil stridulatoire est située en position médiane dans la partie antérieure du deuxième segment du gastre (quatrième tergite de l'abdomen). La fonction active de *plectrum* semble attribuable à la marge postérieure du premier segment du gastre (le post pétiote, chez les ponérines), cependant l'observation au microscope électronique n'a mis en évidence aucune spécialisation anatomique particulière.

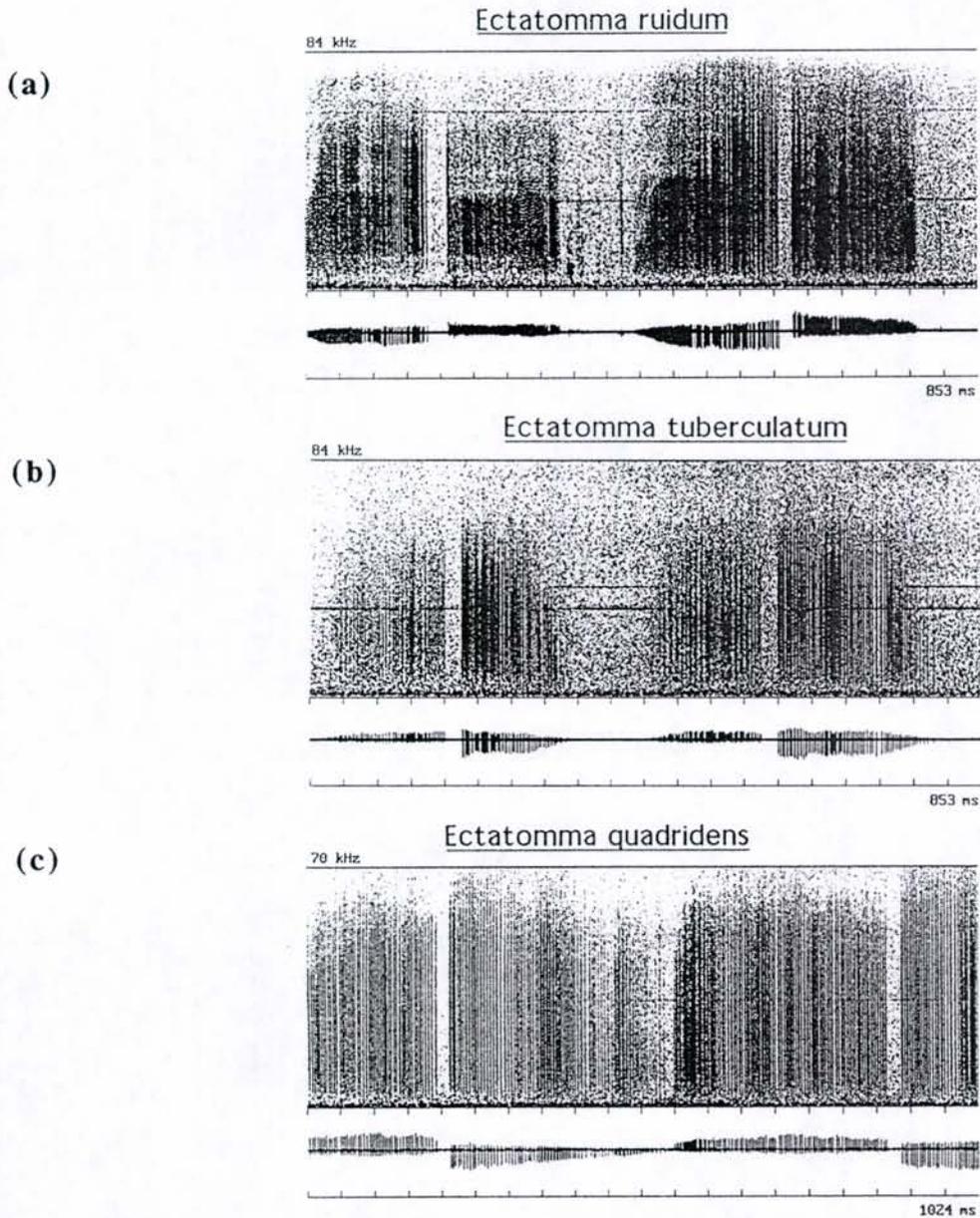


Figure 2. *Sonogrammes et structure des signaux émis par: a) E. ruidum, b) E. tuberculatum, c) E. quadridens.*
Spectrogram and envelope display of signals emitted by: a) E. ruidum, b) E. tuberculatum, c) E. quadridens.

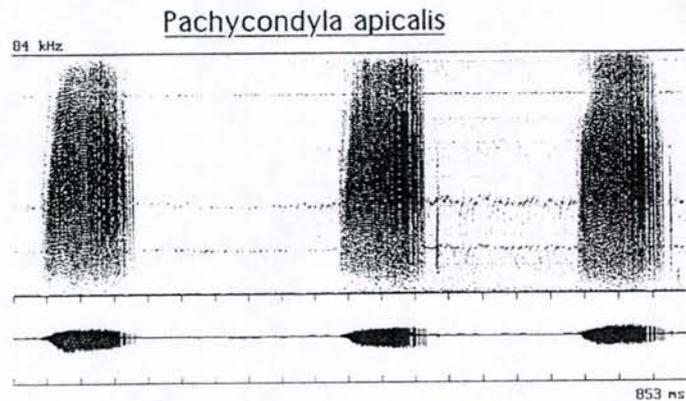


Figure 3. *Sonogramme et structure des signaux émis par P. apicalis.*
Spectrogram and envelope display of signals emitted by P. apicalis.

Chez *E. ruidum* (Fig. 4a) la plaque stridulatoire a une forme ovale à circulaire. Les crêtes tégumentaires sont très régulières et la distance entre deux crêtes contiguës varie de 1.8 à 2.6 μm dans la région centrale de la plaque. Un certain nombre de poils sont présents aux côtés de l'appareil stridulatoire. L'extension antéro-postérieure de celui-ci est de 310 à 395 μm , la largeur pouvant varier entre 305 et 415 μm (Tab. 2).

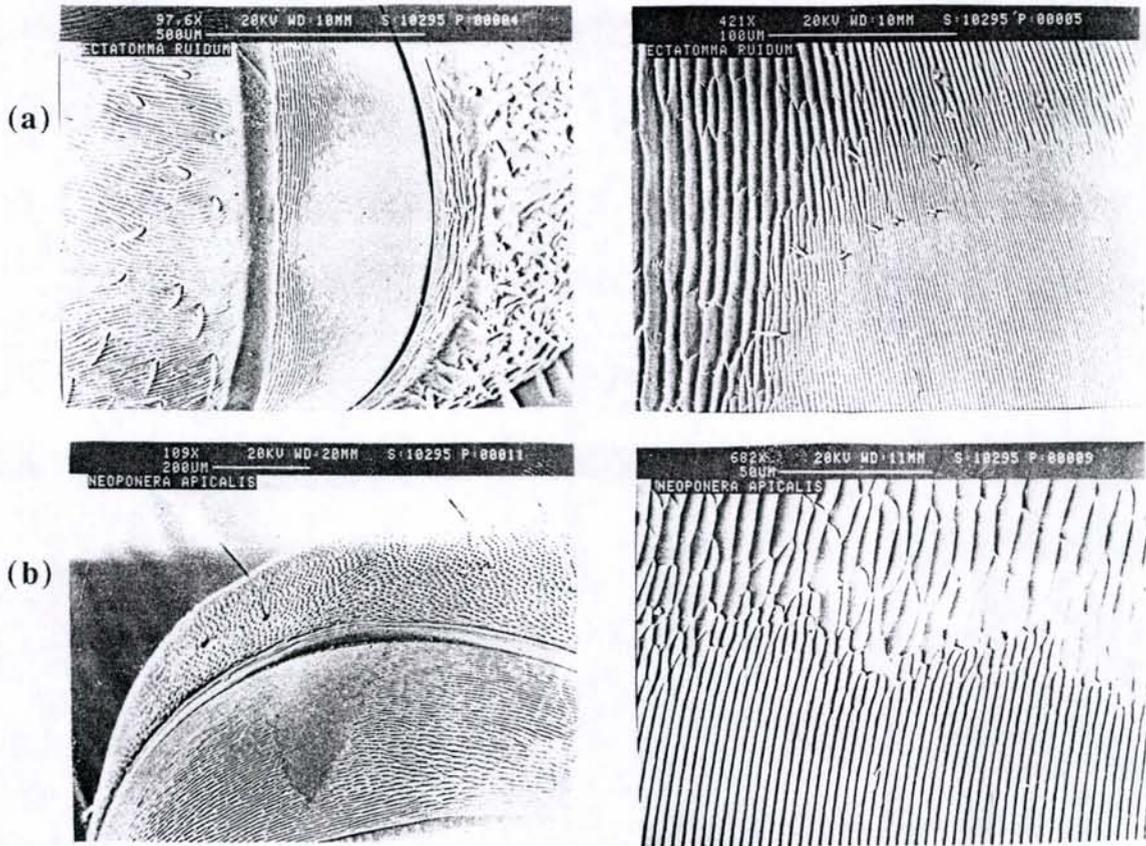


Figure 4. Plaque stridulatoire de: a) *E. ruidum*; b) *P. apicalis*.
Pars stridens of: a) *E. ruidum*; b) *P. apicalis*.

Pour les deux autres espèces d'*Ectatomma* étudiées, la structure de la *pars stridens* est semblable à celle de *E. ruidum*, mais une variabilité interspécifique dans la forme, les dimensions et la distance entre les crêtes tégumentaires a été mise en évidence (Tab. 2).

Espèce	Forme	Longueur (μm)	Largeur max. (μm)	Distance entre crêtes (μm)
<i>Ectatomma quadridens</i> (1 exemplaire)	piriforme	450	270	2.5
<i>Ectatomma ruidum</i> (7 exemplaires)	ovale-circulaire	310-395	415	1.8-2.6
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (6 exemplaires)	ovoïdale (irrégulière)	320-355	290	1.5-2.2
<i>Pachycondyla apicalis</i> (3 exemplaires)	en languette	630-730	235	2.6-2.9

Tableau 2. Caractéristiques morphologiques de la plaque stridulatoire chez les quatre espèces de ponérines étudiées.

Table 2. Morphological features of *pars stridens* for the four ponerine ant species studied.

Enfin, chez *P. apicalis* (Fig.4b), la plaque stridulatoire apparaît comme une aire dont les côtés, parallèles au départ, convergent ensuite pour former une extrémité pointue. L'extension totale antéro-postérieure de l'appareil stridulatoire varie de 630 à 730 μm ; la largeur varie de 160 à 235 μm , dans la partie à marges parallèles. Cette surface, délimitée par des bordures très nettes, est constituée de crêtes tégumentaires parfaitement rectilignes et parallèles. La distance entre deux crêtes contiguës est de 2.6-2.9 μm , dans la portion centrale de la plaque (Tab. 2).

DISCUSSION

L'analyse des paramètres caractéristiques des sonogrammes nous a permis de définir la structure de base des signaux émis par les fourmis des quatre espèces de poné-rines étudiées. L'observation d'un mouvement de l'abdomen typiquement associé aux stridulations et la régularité des séries d'impulsions confirment l'hypothèse que les émissions sonores sont le produit du frottement de deux parties opposées de segments abdominaux. Cependant, le mécanisme de la stridulation pourrait être différent entre les deux genres *Ectatomma* et *Pachycondyla*, en raison de la structure des trains d'impulsions respectivement disyllabique et monosyllabique.

L'analyse en microscopie électronique à balayage a permis de préciser l'emplacement de l'appareil stridulatoire et de donner une description de la structure fine de la *pars stridens*. D'une façon générale, la forme de la plaque stridulatoire, ses dimensions, le nombre et la distance entre les crêtes tégumentaires qui la composent, varient d'une espèce à l'autre.

La véritable originalité de nos résultats réside dans le fait que les fréquences des émissions sonores, mises en évidence chez les quatre espèces étudiées, appartiennent toutes essentiellement à la gamme des ultrasons. La difficulté technique de ce type d'étude explique sûrement, au moins en partie, la pauvreté des données dont on dispose encore actuellement sur un phénomène connu pourtant depuis plus d'un siècle (LANDOIS, 1874). Le monde sensoriel des ultrasons pourrait nous réserver des surprises, pour ce qui est de la signification fonctionnelle des stridulations.

La communication acoustique chez les fourmis semble en effet avoir des significations multiples et hétérogènes. Selon les espèces, les signaux sonores peuvent avoir différentes fonctions: alarme, recrutement, reproduction ou modulation comportementale, en association avec d'autres modalités de communication et d'autres comportements. Ces vibrations stridulatoires fonctionnent apparemment comme un signal qui module le seuil de réaction à d'autres stimuli chez l'individu récepteur (MARKL, 1983; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

L'analyse fine des stridulations (notamment dans la gamme de fréquences des ultrasons), associée à l'étude du contexte comportemental dans lequel les sons sont produits (alarme, défense ou même, éventuellement, recrutement alimentaire), devrait permettre une meilleure appréhension de la signification et du rôle de la communication acoustique au sein des sociétés de fourmis et de sa valeur adaptative au cours de la phylogénèse.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé en partie dans le cadre du programme de la Communauté Européenne "Human Capital and Mobility".

RÉFÉRENCES

- BROWN W.L. Jr., 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommi-ni (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **118**, 173-362.
- DÉJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.
- FRESNEAU D., 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Sociaux*, **32**, 109-116.
- FRESNEAU D., 1994. Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). *Thèse de Doctorat d'Etat*, 331 pp. Université Paris-Nord, Paris.
- FRESNEAU D., DUPUY P., 1988. A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, **36**, 1389-1399.
- FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSEON P., 1982. Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: *Social Insects in the Tropics* (P. Jaisson, Ed.), pp. 129-155. Presse de l'Université Paris-Nord, Paris.
- GOSS S., FRESNEAU D., DENEUBOURG J.-L., LACHAUD J.-P., VALENZUELA GONZÁLEZ J., 1989. Individual foraging in the ant *Pachycondyla apicalis*. *Oecologia*, **80**, 65-69.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*, 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- KUGLER C., BROWN W.L. Jr, 1982. Revisionary & other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search-Agriculture, Ithaca, New York*, n° **24**, 1-8.
- LACHAUD J.-P., BEUGNON G., FRESNEAU D., 1994. Coopération chez les insectes sociaux: la division du travail et sa régulation chez les fourmis. In: *Systèmes Coopératifs: de la Modélisation à la Conception* (B. Pavard, Dir.), pp. 207-236. Edit. "Atelier Cognition Partagée-PRESCOT-Toulouse", Coll. Travail, OCTARES edn., Toulouse.
- LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., 1987. Social regulation in ponerine ants. In: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.-L. Deneubourg, Eds), *Experientia Suppl.*, **54**, pp. 197-217. Birkhäuser Verlag, Basel.
- LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., GARCIA-PÉREZ J., 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomologica Mexicana*, **61**, 159-177.
- LANDOIS H., 1874. Stridulationsapparat bei Ameisen. *31 General Versamml. Nat. Ver. Preuss. Rheinl.*, p. 820.
- MARKL H., 1973. The evolution of stridulatory communication in ants. *Proc. 7th Congr. IUSSI*, pp. 258-265. London.
- MARKL H., 1983. Vibrational communication. In: *Neuroethology and Behavioral Physiology* (F. Huber & H. Markl, Eds), pp. 332-353. Springer-Verlag, Heidelberg.
- OLIVEIRA P.S., HÖLLDOBLER B., 1990. Dominance order in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27**, 385-393.
- PAVAN G., 1994. A digital signal processing workstation for bioacoustical research. *Atti VI Convegno Italiano di Ornitologia*, pp. 227-234. Torino.