

## DENSITÉ ET DISTRIBUTION DES NIDS CHEZ LA FOURMI *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER (HYMENOPTERA; FORMICIDAE; PONERINAE)

Bertrand SCHATZ<sup>1,2,3</sup>, Jean-Paul LACHAUD<sup>1,2</sup>,  
Vincent FOURCASSIÉ<sup>1</sup> & Guy BEUGNON<sup>1</sup>

<sup>1</sup>LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France)

<sup>2</sup>ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

<sup>3</sup>School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9QG (U.K.)

**Résumé:** La compétition intraspécifique chez les fourmis, surtout lorsque la densité de population est élevée, se manifeste le plus souvent par une distribution des sociétés qui tend à maintenir la plus grande distance possible entre nids voisins. Afin de vérifier si une telle distribution était la règle chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum*, connue par ailleurs pour son faible niveau d'agressivité intraspécifique, nous avons étudié la distribution des colonies de cette espèce et de l'espèce sympatrique *E. tuberculatum*, dans une zone à très forte densité en nids d'*E. ruidum*, évaluée à 11200 nids/ha. Deux méthodes d'analyse des données ont été utilisées : (a) le calcul de l'indice de Clark et Evans; (b) la comparaison statistique des distances observées au plus proche voisin et des distances théoriques obtenues par simulation informatique. Les deux méthodes montrent que la distribution des colonies est homogène avec une tendance significative à l'éloignement maximum entre les nids, traduisant l'existence d'une territorialité marquée entre colonies voisines. Par contre, les distributions des nids d'*E. ruidum* et d'*E. tuberculatum* sont indépendantes, et traduisent bien le faible niveau d'interaction entre ces deux espèces qui exploitent des niches écologiques différentes. Ces résultats confirment l'existence d'une forme de territorialité chez *E. ruidum* et fournissent un argument supplémentaire en faveur de la structure monodome des colonies de cette espèce.

**Mots-clés:** *Compétition intraspécifique, structure monodome, Ectatomma ruidum, fourmi ponérine.*

### **Abstract: Spatial density and distribution of the nests in the ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).**

Intraspecific competition in ants, namely under high population density conditions, is generally expressed by a distribution of the nests tending to maintain the largest distance between neighboring colonies. In order to verify if such a distribution is the rule for the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum*, known for its low intraspecific aggressiveness, we studied the colonies distributions of both this species and the sympatric *E. tuberculatum*, in a site characterized by a very high density of *E. ruidum* nests, estimated to be 11,200 nests/ha. Two methods were used for data analysis : (a) the calculation of the Clark and Evans' index; (b) the statistical comparison between the observed mean distance to the nearest neighbor and the theoretical one obtained by computerized simulation. Both methods show that the colonies are overdispersed (regular distribution). This significant tendency to a maximal distribution between the nests reflects the existence of a noteworthy territoriality between neighboring colonies. On the other hand, the colonies distributions for *E. ruidum* and for *E. tuberculatum* are independent, what reflects the low level of interaction between both species which exploit different ecological niches. These results confirm the existence of some form of territorial behavior in *E. ruidum* and bring a new argument supporting the monodomous structure of the colonies of this species.

**Key Words:** *Intraspecific competition, monodomous structure, Ectatomma ruidum, ponerine ant.*

## INTRODUCTION

L'existence de fortes densités en nids chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* (Pratt, 1989; Lachaud, 1990; Breed et al., 1990), associée à l'existence d'une très faible agressivité entre sociétés de la même espèce pouvant déboucher sur des phéno-

mènes de cleptobioses intraspécifiques (Breed et coll., 1990, 1992; De Carli et coll., 1998) et même de kidnappings intraspécifiques (De Carli et coll., 1996; De Carli, 1997), soulève le problème de la structure modome ou polydome des colonies de cette espèce. Diverses études portant notamment sur les relations agonistiques (Jaffé & Marquez, 1987), la reconnaissance des congénères (Gallegos Aguirre et coll., 1997) et les phénomènes de rejets des intrus (Breed et coll., 1992; De Carli et coll., 1998) suggèrent l'existence, au moins à un certain degré, d'une reconnaissance des étrangers et d'une véritable territorialité entre les différentes colonies d'une même population. Cette hypothèse est renforcée par les résultats concernant la distribution régulière des nids d'*E. ruidum*, obtenus par Levings et Franks (1982) au Panama et par Breed et coll. (1990) au Costa Rica, lors d'études réalisées en conditions de densité en nids moyennes à fortes (1400 à 6000 nids/ha).

Afin de vérifier d'une part si une telle distribution homogène des colonies d'*E. ruidum* se retrouvait dans une situation de densité extrême en nids (>> 6000 nids/ha) et, d'autre part, si cette distribution était influencée de la même façon par la compétition intra- et interspécifique, nous avons étudié la distribution des colonies de cette espèce et de l'espèce sympatrique *E. tuberculatum*, dans une zone à très forte densité en nids d'*E. ruidum*, évaluée à plus de 11000 nids/ha (Lachaud et coll., 1996).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a été menée au Mexique de mai à juillet 1995, dans une plantation expérimentale de café (Station Expérimentale de l'INIFAP) à Rozario Izapa (Municipalité de Cacahoatan, Chiapas, Mexique). Le nombre total de nids d'*E. ruidum* a été relevé sur deux quadrats totalisant 200 m<sup>2</sup> (2 fois 10 m x 10 m), ainsi que les distances de chaque nid par rapport aux nids immédiatement adjacents. Se reconnaissant facilement par leur entrée d'un diamètre d'environ 3 à 4 mm, les nids d'*E. ruidum* sont localisés en suivant les fourrageuses retournant à leur colonie. Sur l'ensemble des 224 nids d'*E. ruidum* relevés, l'existence de deux entrées à moins de 5 cm l'une de l'autre a été rencontrée dans 3 cas seulement où elles ont été considérées comme correspondant au même nid. Les emplacements des nids d'*E. ruidum* ont été reportés sur des cartes de distribution, ainsi que ceux des nids d'*E. tuberculatum* dont la densité dans la zone d'étude est connue pour varier de 70 à 300 nids/ha environ (Lachaud et coll., 1996).

Le type de répartition des nids a été déterminé par la méthode de Clark et Evans (1954), basée sur la distance moyenne d'un nid à son plus proche voisin. Le calcul de l'indice R pour un quadrat donné est établi selon la formule (1), où (D) correspond à la distance moyenne au plus proche voisin, et (d) à la densité.

$$(1) \text{ Indice R de Clark et Evans} = \frac{\text{Distance observée moyenne au plus proche voisin}}{\text{Distance théorique moyenne établie pour une répartition aléatoire}} = \frac{D}{1/(2d^{0.5})}$$

La valeur de R (variant entre 0 et 2,14) et celle de son intervalle de confiance permettent la détermination du type de répartition des nids étudiés (Fig. 1). Cet indice R a été corrigé ici par la formule de Donnelly qui annule "l'effet de bord" (les nids situés aux bords de la zone étudiée étant parfois plus proches d'un nid situé à l'extérieur de cette zone que d'un nid situé à l'intérieur) (Sinclair, 1985).

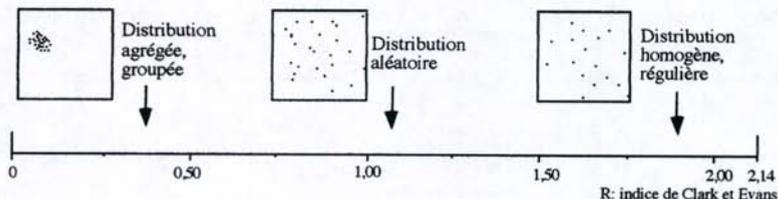


Figure 1. Schéma explicatif de la méthode de Clark et Evans.  
Explanatory scheme of the Clark and Evans' method.

Une seconde méthode a été utilisée pour déterminer si le type de répartition des nids d'*E. ruidum* était influencée par la répartition des nids d'*E. tuberculatum*. Cette méthode est basée sur la comparaison, par un test bilatéral de Student, des distances théoriques et observées au plus proche voisin, en distinguant les deux espèces. Les distances théoriques sont établies au cours de 200 simulations où les nids d'*E. ruidum* sont placés aléatoirement sur la carte, les nids d'*E. tuberculatum* (dont la position dépend en conditions naturelles de celle des supports végétaux sur lesquels les colonies de cette espèce construisent le tunnel d'entrée caractéristique de leur nid) restent, quant à eux, à leurs positions originales.

## RÉSULTATS

### Analyse des interactions intraspécifiques : densité et distribution des nids d'*E. ruidum*

Le recensement des colonies d'*E. ruidum* a permis de dénombrer 109 et 115 nids respectivement dans les deux quadrats, soit une densité moyenne de 11200 nids/ha ou 1,12 nids/m<sup>2</sup>. C'est la plus forte densité relevée jusqu'à présent chez cette espèce, les autres relevés réalisés dans divers pays d'Amérique Centrale étant compris entre 1400 et 10600 nids/ha (Levings et Franks, 1982; Pratt, 1989; Lachaud, 1990; Breed et al., 1990).

Densité en nids/100m <sup>2</sup>	rA	rE	rE corrigé	Indice R	Indice R corrigé	C	C corrigé	Probabilité de C corrigé
115	0,693	0,466	0,485	1,486	<b>1,428</b>	9,97	7,77	< 0,0001
109	0,736	0,479	0,499	1,537	<b>1,476</b>	10,74	8,92	< 0,0001

**Tableau 1.** Calculs de l'indice R de Clark et Evans, avec et sans la correction de Donnelly. rA: distance moyenne observée entre nids; rE: distance théorique entre les nids selon une distribution strictement aléatoire; C: paramètre qui se distribue selon la loi normale centrée réduite permettant de déterminer la probabilité d'une distribution aléatoire des nids étudiés.

**Table 1.** Calculations of the Clark and Evans' R index, with or without Donnelly's correction. rA: mean distance observed between the nests; rE: theoretical distance between the nests according to a random distribution; C: normally distributed parameter which allows the determination of the probability of a random distribution of the studied nests.

Analysé selon la méthode de Clark & Evans, le mode de distribution des nids d'*E. ruidum* est homogène dans les deux quadrats étudiés (Tab. 1). En effet, la distance observée au plus proche voisin est toujours très significativement supérieure à la valeur théorique. Cette distance au plus proche voisin est en moyenne de 0,71 m alors qu'elle ne serait que de 0,47 m si la distribution était de type aléatoire. Cette distribution régulière des colonies se traduit par un éloignement entre les nids qui tend à être maximum.

### Analyse des interactions interspécifiques : distribution des nids d'*E. ruidum* et d'*E. tuberculatum*

Dans tous les cas de voisinage entre les nids d'*E. ruidum* et ceux d'*E. tuberculatum* (un nid d'*E. ruidum* a comme plus proche voisin un nid d'*E. tuberculatum* ou inversement), les distances observées et théoriques ne sont pas significativement différentes (Tab. 2) alors que la différence est très significative entre nids d'*E. ruidum*.

Quadrat n°1	n1	Distance observée	Distance théorique	t	P
<i>E. ruidum</i> / <i>E. ruidum</i>	106	69,37 (17,35)	47,15	13,187	< .001
<i>E. ruidum</i> / <i>E. tuberculatum</i>	9	42,84 (12,48)	47,96	1,230	n.s.
<i>E. tuberculatum</i> / <i>E. ruidum</i>	6	37,05 (10,17)	45,34	1,997	n.s.
<i>E. tuberculatum</i> / <i>E. tuberculatum</i>	0	0	0	/	/

Quadrat n°2	n2	Distance observée	Distance théorique	t	P
<i>E. ruidum</i> / <i>E. ruidum</i>	86	71,33 (16,70)	46,18	13,968	< .001
<i>E. ruidum</i> / <i>E. tuberculatum</i>	23	54,94 (19,23)	47,66	1,816	n.s.
<i>E. tuberculatum</i> / <i>E. ruidum</i>	15	49,20 (19,41)	48,68	0,103	n.s.
<i>E. tuberculatum</i> / <i>E. tuberculatum</i>	0	0	11,34	/	/

**Tableau 2.** Comparaison, pour les 2 quadrats, des distances au plus proche voisin (en cm) observées (moyenne et déviation standard) et théoriques. L'ordre des espèces comparées est important, puisque la comparaison "E. ruidum / E. tuberculatum", par exemple, signifie qu'il s'agit des cas où un nid d'E. ruidum a comme plus proche voisin un nid d'E. tuberculatum. n1 et n2: nombre d'interactions étudiées.

**Table 2.** Comparison, within both plots, between observed (mean and standard deviation) and theoretical distances to the nearest neighbor (in cm). The order of the compared species is important: for instance, the comparison "E. ruidum / E. tuberculatum" deals with cases for which the nearest neighbor of E. ruidum is a nest of E. tuberculatum. n1 and n2: number of studied interactions.

Les distributions des nids de ces deux espèces peuvent donc être considérées comme indépendantes puisque leur mode de distribution est aléatoire : il n'y a ni attirance ni évitement entre les colonies de ces deux espèces. Par contre, la distance observée entre deux nids d'*E. ruidum* reste toujours très significativement supérieure à la distance théorique (Tab. 2), confirmant ainsi les résultats obtenus précédemment avec la méthode de Clark et Evans sur la tendance des colonies d'*E. ruidum* à s'éloigner au maximum les unes des autres.

## DISCUSSION

Dans la mesure où les conditions du milieu sont homogènes quant aux sites de nidification disponibles, les sociétés adultes d'insectes sociaux possédant un nid permanent et appartenant à la même espèce ou à des espèces très proches présentent généralement un mode de dispersion régulier, c'est-à-dire un espacement entre les colonies beaucoup plus uniforme que si leur positionnement était dû au hasard (Baroni-Urbani, 1979; Levings et Traniello, 1981; Hölldobler et Wilson, 1990). Un tel mode de distribution, significativement régulier, se retrouve de façon caractéristique chez *E. ruidum*, et ce pour des densités de population très variables : 1400 nids/ha (Breed et coll., 1990), 1800, 3000 et 6100 nids/ha (Levings et Franks, 1982) et jusqu'à 10900 et 11500 nids/ha (cette étude). Pour ces différentes densités, la distance moyenne au plus proche voisin diminue plus ou moins régulièrement (1,84 m, 1,42 m, 1,19 m, 1,16 m, 0,74 m et 0,69 m respectivement) mais, statistiquement, reste toujours très supérieure à la distance qui correspondrait à une répartition aléatoire. Par opposition, la distribution des colonies d'*E. ruidum* ne semble pas être influencée par celle des colonies d'*E. tuberculatum* puisque la distance moyenne au plus proche voisin observée entre ces deux espèces n'est pas significativement différente de ce que l'on obtiendrait pour une distribution aléatoire. Ce résultat, qui peut s'expliquer par l'exploitation de niches écologiques différentes (la première étant plutôt terricole et la seconde plutôt arboricole), confirme l'hypothèse de Levings et Franks (1982) selon laquelle les interactions aversives, quelle que soit leur nature, sont plus fortes entre colonies appartenant à la même espèce qu'entre colonies appartenant à des espèces différentes.

La très faible agressivité entre ouvrières provenant de nids différents appartenant à une même population a pu suggérer à certains auteurs (Breed et coll., 1990) que les colonies d'*E. ruidum* avaient une structure polydome, c'est-à-dire qu'une seule et même colonie se répartissait en plusieurs sous-colonies occupant plusieurs nids, et maintenant un contact étroit entre elles au travers de l'échange réciproque aussi bien de fourrageuses que de couvain. Toutefois ces mêmes auteurs signalent que cette hypothèse n'est pas compatible avec le comportement de rejet manifesté par les résidentes lors des intrusions cleptobiotiques. La capacité des ouvrières d'*E. ruidum* à faire la distinction entre des congé-

nères du même nid ou étrangers a d'ailleurs été démontrée en laboratoire par Jaffé et Marquez (1987) et confirmée au niveau de l'analyse des hydrocarbures cuticulaires de sociétés appartenant à une même population ou à des populations différentes (Gallegos Aguirre et coll., 1997; Jeral et coll., 1997). Ces différents résultats suggèrent l'existence d'une territorialité chez *E. ruidum*, ce qui semble confirmé d'une part par le fait que les ouvrières marquent les abords immédiats de leur nid et peuvent reconnaître le territoire de leur propre colonie (Jaffé et Marquez, 1987), et d'autre part par le fait que la compétition intercoloniale pour l'occupation de l'espace se traduit par une extension immédiate du territoire d'une colonie donnée après blocage de l'entrée des colonies voisines (Schatz et Lachaud, non publié). La distribution homogène des nids, en confirmant l'existence d'une territorialité, conforte l'hypothèse d'une structure monodome des colonies d'*E. ruidum*.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des financements émanants du MESR "Sciences de la Cognition", de la Commission Européenne, du programme Cognosciences CNRS auprès de PRESCOT et du Conseil Régional de Midi-Pyrénées, ainsi que du CONACyT au Mexique (projet n° 0574P-N). Nous remercions J.A. LÓPEZ MÉNDEZ et Alejandro SIBAIA pour leur aide sur le terrain.

## RÉFÉRENCES

- Baroni-Urbani C., 1979. Territoriality in social insects. In: H.R.Hermann (éd.), *Social Insects*, vol. 1, pp. 91-120. Academic Press, New York.
- 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.
- Breed M.D., L.E. Snyder, T.L. Lynn and J.A. Morhart, 1992. Acquired chemical camouflage in a tropical ant. *Anim. Behav.* 44: 519-523.
- Clark P.J. and F.C. Evans, 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- De Carli P., 1997. Interactions intraspécifiques chez une fourmi néotropical : *Ectatomma ruidum*. Thèse, Toulouse III, 210 pp.
- De Carli P., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1996. Behavioural plasticity in *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerina), in a homospecific interactive situation. *Insect Social Life* 1: 137-143.
- De Carli P., J.-P. Lachaud, G. Beugnon and J.A. López-Méndez, 1998. Etudes en milieu naturel du comportement de cleptobiose chez la fourmi néotropical *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.* 11: 29-32.
- Gallegos Aguirre B., J.-P. Lachaud, L. Cruz López and P. De Carli, 1997. Especificidad del olor colonial y reconocimiento del congénere en la ponerina *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae). *Mem. 32 Congr. Nac. Entomol.*, pp. 24-25, Metepec (Pue., Mexique).
- Hölldobler B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin. 732 pp.
- Jaffé K. and M. Marquez, 1987. On agonistic behaviour among workers of the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera : Formicidae). *Ins. Soc* 34: 87-95.
- Jeral, J.M., M.D. Breed and B.E.L. Hibbard, 1997. Thief ants have reduced quantities of cuticular compounds in a ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Physiol. Entomol.* 22: 207-211.
- 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., 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. Ins. Soc.* 10: 67-74.
- Levings S.C. and N.R. Franks, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63: 338-344.
- Levings S.C. and J.F.A. Traniello, 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88: 265-319.
- Pratt S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- Sinclair D.F., 1985. On tests of spatial randomness using mean nearest neighbor distance. *Ecology* 66: 1084-1085.