

COMPARAISON DE L'IMPACT DE PRÉDATION DE DEUX PONÉRINES DU GENRE *ECTATOMMA* DANS UN AGROÉCOSYSTÈME NÉOTROPICAL

LACHAUD J.-P.^{1,2}, LÓPEZ MÉNDEZ J.A.², SCHATZ B.¹,
DE CARLI P.¹ & BEUGNON G.¹

¹Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale (URA n° 1837), Université Paul-Sabatier,
31062 Toulouse Cedex (France) et ²El Colegio de la Frontera Sur, Apdo Postal 36,
30700 Tapachula Chiapas (Mexique)

Résumé: L'étude du niveau de prédation exercé en conditions naturelles par deux ponérines néotropicales, *Ectatomma ruidum* Roger et *E. tuberculatum* Olivier, a été réalisée en saison sèche et en saison des pluies au Mexique, dans des plantations de café et café-cacao. En ce qui concerne l'approvisionnement, le rendement général (proies, liquides/fruits et matériel végétal) est pratiquement le même pour les deux espèces: très bas en saison sèche, il double en saison des pluies. Par contre, le rendement de prédation en saison des pluies est deux fois plus important pour *E. ruidum* que pour *E. tuberculatum*. De plus, pendant cette période, alors que l'approvisionnement d'*E. tuberculatum* porte essentiellement sur des liquides sucrés (57.1%), *E. ruidum* concentre son activité sur la récolte de proies (79.7%). D'une façon générale, le régime alimentaire des deux espèces est beaucoup plus varié pendant cette saison humide du fait d'une disponibilité plus grande en proies potentielles qui se traduit par une très forte augmentation de la chasse active au détriment du comportement nécrophagique, qui lui dominait en saison sèche. Les deux espèces sont de forts prédateurs d'autres fourmis, notamment d'*Atta* dans le cas d'*E. tuberculatum*, mais également d'hémiptères, homoptères, diptères et lépidoptères. Bien que la population des colonies des deux espèces soit relativement faible, la densité de nids peut permettre de compenser plus ou moins ce déficit. Dans le cas d'*E. ruidum*, où cette densité peut dépasser 11000 nids à l'hectare, on peut estimer que l'impact de prédation moyen est de l'ordre de 260 millions de proies récoltées à l'hectare par an, ce qui fait de cette espèce l'un des plus importants agents de contrôle biologique, sur le plan économique, dans les agroécosystèmes néotropicaux.

Mots-clés: *Ponerinae*, prédation, contrôle biologique, densité en nids, estimation d'impact.

Abstract: Comparison of the predatory impact of two ponerine ant species of the genus *Ectatomma* in a neotropical agroecosystem.

The study of the level of predation performed by two species of neotropical ponerine ants, *Ectatomma ruidum* Roger and *E. tuberculatum* Olivier, was conducted in the field during the rainy and the dry seasons in plantations of coffee and coffee-cocoa in Mexico. As regards foraging, the overall efficiency for retrieving prey, liquids/fruits and vegetal material is about the same for both species: very low during the dry season and about twice during the rainy season. In contrast, the efficiency of predation during the rainy season is two times higher in *E. ruidum* than in *E. tuberculatum*. Moreover, at this period of time, when foraging in *E. tuberculatum* mainly concerns sugar liquids (51.1%), *E. ruidum* workers rather forage on prey (79.7%). Broadly speaking, the food diet of both species is far more varied during the rainy season because of a larger amount of potential prey inducing a very high increase of active hunting linked to a decrease of scavenging which is mainly observed during the dry season. Both species of *Ectatomma* prey on other ant species, as *Atta* species hunted by *E. tuberculatum*, but also on hemipteran, homopteran, dipteran and lepidopteran species. Although the population of colonies of both species is relatively low, the density of the nests can more or less overcome this deficit. This density can overpass 11000 nests per hectare in *E. ruidum*, indicating a predatory impact of an average of about 260 millions of prey captured by hectare by year. From an economical viewpoint, this makes this species one of the most important agent of biological control in the neotropical agroecosystems.

Key words: *Ponerinae*, predation, biological control, nests density, impact estimation.

INTRODUCTION

Malgré l'intérêt croissant manifesté depuis plusieurs années par de nombreux entomologistes pour l'utilisation de diverses espèces de fourmis carnivores afin de contrôler les insectes ravageurs (PAVAN, 1950; ADLUNG, 1966; FINNEGAN, 1975, 1977; CARROLL & RISCH, 1990; DEJEAN et coll., 1991; WAY & KHOO, 1992), on ne dispose encore actuellement que de très peu d'informations sur le réel impact de prédation, en conditions naturelles, exercé par les fourmis de la sous-famille des Ponerinae, pourtant connues pour être toutes des prédatrices d'arthropodes (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Afin d'essayer de combler cette lacune, des études de terrain ont été entreprises au Mexique sur plusieurs espèces de ponérines de la zone du Soconusco (état du Chiapas), et notamment sur deux espèces du genre *Ectatomma* (*E. tuberculatum* et *E. ruidum*), très communes dans cette région. Les résultats rapportés ici concernent, plus particulièrement, la variation saisonnière de l'impact de prédation de ces deux espèces sur les populations d'arthropodes présents dans les agroécosystèmes de café ou ceux, mixtes, de café-cacao, cultures qui constituent deux des principales ressources de la région du Soconusco sur le plan économique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur les 12 espèces d'*Ectatomma* actuellement connues (KUGLER & BROWN, 1982), *E. tuberculatum* et *E. ruidum* sont les 2 espèces qui présentent la distribution la plus large depuis le Sud du Mexique jusqu'au Brésil pour *E. ruidum* et depuis le Centre du Mexique jusqu'au Nord de l'Argentine pour *E. tuberculatum* (WEBER, 1946; KUGLER & BROWN, 1982). De plus, toutes deux ont déjà été signalées à plusieurs reprises comme d'éventuels agents de contrôle biologique vis-à-vis de ravageurs tels que le charançon du coton (COOK, 1905) ou divers parasites des cultures de cacao (WEBER, 1946; YOUNG & PLATT, 1989) et de maïs (PERFECTO, 1990, 1991).

Les deux espèces nidifient dans le sol et présentent un régime alimentaire de prédateur généraliste (LACHAUD et coll., 1982, 1984; LACHAUD, 1990; VALENZUELA-GONZÁLEZ et coll., 1995). Les fourrageuses des deux espèces chassent en solitaires mais sont occasionnellement capables, dans le cas d'*E. ruidum*, d'utiliser une forme primitive de recrutement de masse dont l'efficacité est relative (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). L'essentiel de l'activité d'approvisionnement des fourrageuses d'*E. ruidum* se réalise sur le sol et durant la journée, entre 07h00 et 19h00 (LACHAUD, 1990), alors que dans le cas d'*E. tuberculatum* cette activité se manifeste surtout au niveau de l'arbre ou de l'arbuste à la base duquel est construit le nid et peut s'effectuer autant de jour que de nuit (LACHAUD et coll., 1982; VALENZUELA-GONZÁLEZ et coll., 1995).

Au cours de différentes périodes d'observations, réalisées dans des plantations de café et de café-cacao dans la région du Soconusco (Chiapas, Mexique) et échelonnées de 1981 à 1995, de nombreuses données ont été recueillies concernant le rythme d'activité de ces deux espèces (suivis par échantillonnage semi-continu durant 3 à 4 périodes de 24 heures) et leur rythme d'approvisionnement, leur densité de population (recensement de toutes les colonies présentes dans des cadrats de taille donnée) et la dimension de leurs aires de fourrage (somme des territoires individuels des différentes fourrageuses marquées d'une société donnée sur une période de 4 à 6 jours). Parallèlement, divers échantillonnages des matériaux et proies récoltés en conditions naturelles par les fourrageuses ont été réalisés. Les proies ont été déterminées au laboratoire jusqu'au niveau de leur famille taxinomique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Bilan de l'approvisionnement des nids

Le produit de l'approvisionnement réalisé par les fourrageuses peut être regroupé globalement en trois catégories: 1) les liquides (sève, jus de fruit, sécrétions de nectaires extra floraux, miellat d'homoptères, ... etc., transportés de manière bien visible entre les

mandibules) ainsi que les fruits, qui constituent les sources de sucres; 2) les proies, qui constituent les sources de protéines et de lipides; et 3) les matériaux végétaux (morceaux de feuilles, d'écorce ou d'herbe le plus souvent secs, résine, débris de graines, ... etc.), qui interviennent essentiellement dans la construction et les modifications apportées aux nids et, occasionnellement, comme éléments de support lors du tissage du cocon par les larves.

Pendant la saison sèche, la distribution de ces différents articles récoltés est très semblable entre les deux espèces avec près de 55% du total de leur récolte constitués par des proies, 30% par des liquides et des fruits et environ 15% par des matériaux d'origine végétale. Par contre, en saison des pluies, la différence entre les deux espèces devient très nette: alors que l'approvisionnement des fourrageuses d'*E. tuberculatum* se concentre sur la récolte de liquides (57.1%), celui réalisé par *E. ruidum* concerne essentiellement des proies (79.7%).

Rendement de la prédation

Au cours de l'étude du rythme d'activité des deux espèces, le nombre d'ouvrières entrant au nid en transportant quelque chose entre les mandibules a été relevé.

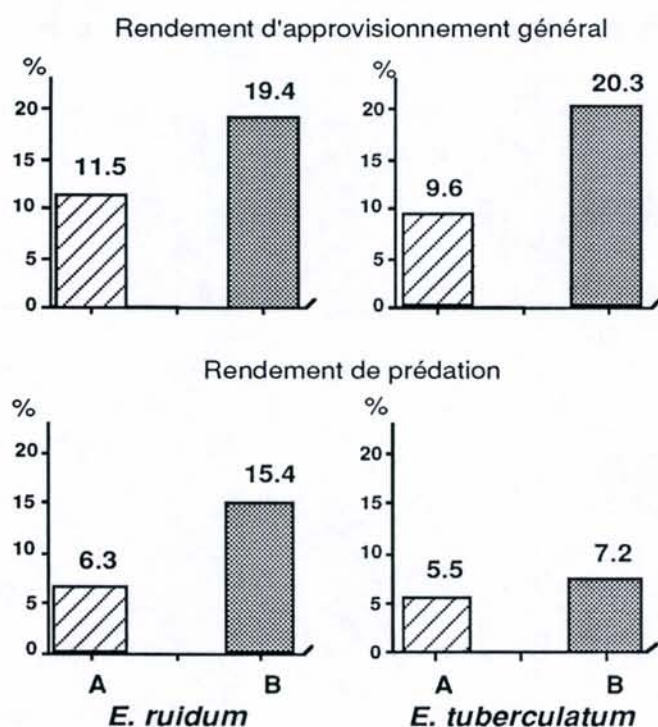


Figure 1. Evolution des rendements d'approvisionnement général et de prédation d'*E. ruidum* et *E. tuberculatum* en fonction de la saison (A: saison sèche; B: saison des pluies). Evolution of the general supply and predatory rates of *E. ruidum* and *E. tuberculatum* according to the season (A: dry season; B: rainy season).

En divisant ce nombre par le nombre total de sorties enregistrées journalièrement, on a pu calculer le niveau de rendement de cet approvisionnement, autrement dit son efficacité. Cette efficacité est très similaire entre les deux espèces (Fig. 1): très basse pendant la saison sèche, avec une moyenne qui s'établit entre 9.6% et 11.5%, elle est pratiquement multipliée par deux au cours de la saison des pluies avec une moyenne de 19.4% à 20.3%.

Néanmoins, lorsqu'on considère cette efficacité non pas tant au niveau de l'approvisionnement général mais, plus spécifiquement, au niveau de la prédation proprement dite, on peut observer une différence importante au cours de la saison des pluies où l'efficacité de prédation d'*E. ruidum* apparaît plus de deux fois plus importante que celle enregistrée pour *E. tuberculatum*.

Bilan de la prédation

Au cours des échantillonnages de proies réalisés sur les deux espèces, l'état de ces proies ("sèche" par opposition à "souple ou encore vivante") a été noté permettant ainsi de différencier assez grossièrement la part due à la prédation réelle par rapport à la nécrophagie. Une telle distinction apparaît, en effet, tout à fait essentielle lorsqu'il s'agit de déterminer l'impact d'un agent potentiel de contrôle biologique dont seule l'activité prédatrice présente un intérêt réel.

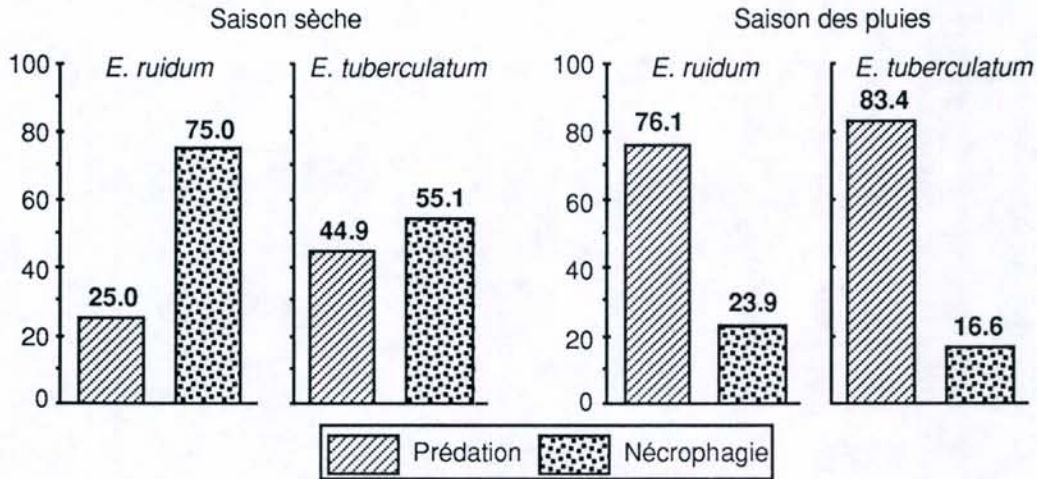


Figure 2. Comparaison des résultats dus à l'activité prédatrice directe par rapport à la nécrophagie chez *E. ruidum* et *E. tuberculatum*, en fonction de la saison.
Comparison of the results of the predatory behavior vs scavenging in *E. ruidum* and *E. tuberculatum*, according to the season.

La comparaison des résultats obtenus (Fig. 2) montre clairement que, pour les deux espèces, les proies récoltées au cours de la saison des pluies sont essentiellement le résultat d'une chasse active (83.4% de proies souples ou encore vivantes dans le cas d'*E. tuberculatum* et 76.1% dans le cas d'*E. ruidum*) alors qu'en saison sèche c'est le comportement nécrophagique qui domine (surtout dans le cas d'*E. ruidum*).

Distribution des proies récoltées

Le régime alimentaire des deux espèces, en plantation de café, est très large: au total, 55 familles réparties en 16 ordres d'arthropodes, mollusques et annélidés dans le cas d'*E. ruidum* et 49 familles réparties en 14 ordres dans le cas d'*E. tuberculatum*.

Le type de proies ramenées au nid et la quantité relative de chaque type varient, de façon plus ou moins importante suivant le cas, en fonction de la saison et en fonction de l'espèce (Tableau 1). Ainsi, si l'action d'*E. tuberculatum* apparaît plus importante sur les populations de lépidoptères et d'hémiptères, celle d'*E. ruidum* se fait davantage sentir sur les populations de diptères et d'homoptères. Pour les deux espèces, néanmoins, et quelle que soit la saison, la majeure partie de l'approvisionnement est constitué par des hyménoptères et, plus particulièrement, par d'autres fourmis qui, dans le cas d'*E. tuberculatum* et en saison des pluies, peuvent représenter jusqu'à près de 80% du total d'hyménoptères ramenés au nid. Il est d'ailleurs intéressant de signaler que dans ce dernier cas, près de 20% sont constitués par des fourmis du genre *Atta*, très communes dans les plantations de café et de cacao et bien connues comme le principal défoliateur en zone néotropicale.

L'analyse plus fine de ces proies (jusqu'au niveau de leur famille d'appartenance) montre que leur diversité est plus importante en saison des pluies qu'en saison sèche: 47 familles contre 22 dans le cas d'*E. ruidum* et 39 familles contre 23 dans le cas d'*E. tuberculatum*, ce qui semble être le reflet d'une disponibilité beaucoup plus importante en proies durant la saison des pluies que lors de la saison sèche.

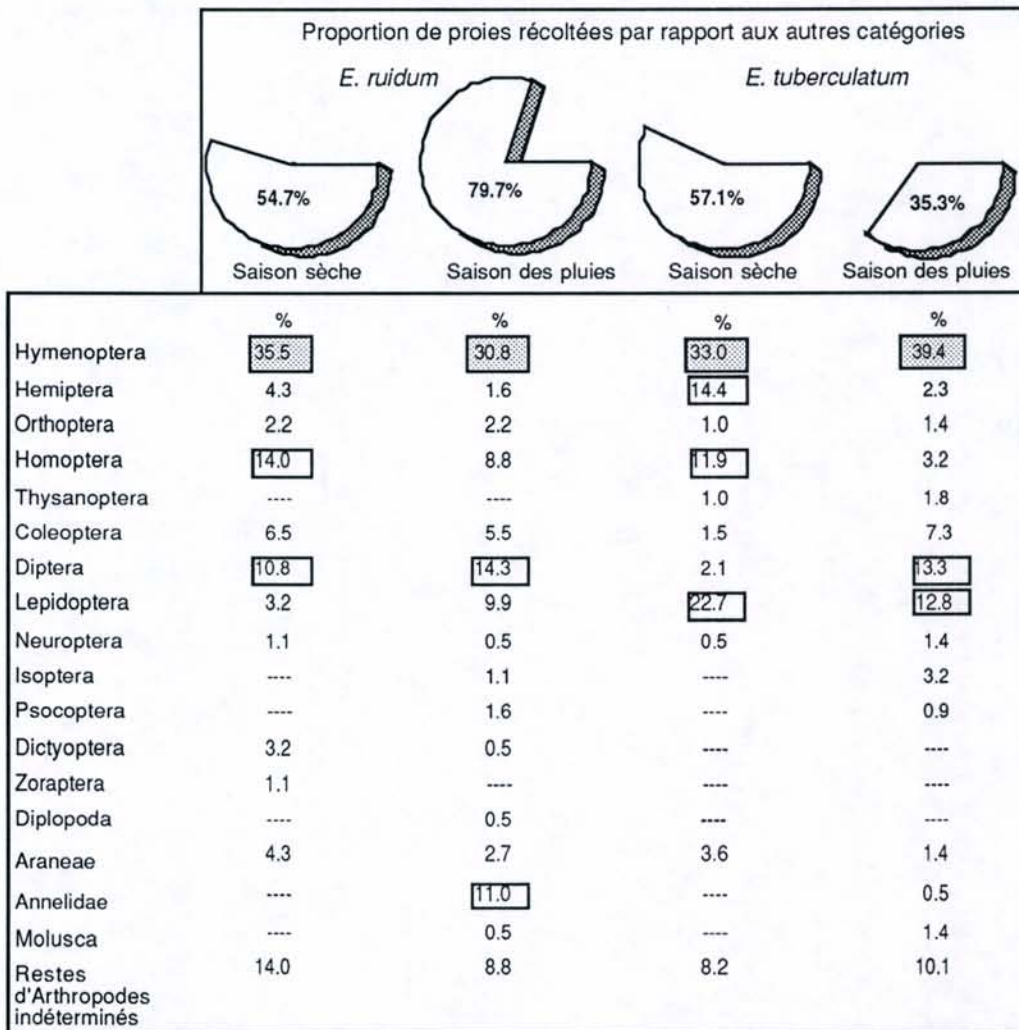


Tableau 1. Comparaison des types de proies ramenées au nid par les fourrageuses d'*E. ruidum* et d'*E. tuberculatum* en plantation de café, en fonction de la saison.

Table 1. Comparison of the prey items collected by the foragers of *E. ruidum* and *E. tuberculatum* in coffee plantation, according to the season.

Cette hypothèse apparaît d'ailleurs en parfait accord avec les résultats concernant la prédominance, en saison des pluies, du comportement prédateur direct par rapport à la nécrophagie. En effet, compte tenu du fait que dans la majorité des cas la fréquence de capture d'une proie donnée semble proportionnelle à la quantité de cette proie présente dans le milieu exploité (LACHAUD et coll, 1995a), il est vraisemblable que la plus grande disponibilité en proies en saison des pluies permette une capture plus facile. En saison sèche, la stratégie très opportuniste qui caractérise *E. ruidum* (LACHAUD, 1990) lui permettrait de compenser la relative raréfaction en proies fraîches par une augmentation de l'utilisation des cadavres, plus nombreux en cette saison du fait de la très forte dessiccation due aux températures élevées (température généralement supérieure à 35 °C à partir de 10h00 et pouvant aller jusqu'à 55 °C aux heures les plus chaudes). L'atténuation de cet effet dans le cas d'*E. tuberculatum* pourrait s'expliquer par le fait que l'essentiel de l'approvisionnement s'effectue sur les arbres de cacao ou les plants de café, et donc sur un support beaucoup plus protégé des effets de la dessiccation que dans le cas d'*E. ruidum* qui exploite essentiellement le sol. De plus, en général, lorsqu'une proie présente sur les caféiers ou les cacaoyers meurt, elle tombe et augmente la quantité de cadavres disponibles au sol, favorisant ainsi la nécrophagie exercée par *E. ruidum*, et ceci au détriment d'*E. tuberculatum*.

Estimation de l'impact de prédation

En se basant sur les densités de population minimales et maximales enregistrées pour chacune de deux espèces dans les plantations étudiées, et sur les valeurs minimales et maximales du nombre de proies capturées chaque jour par leurs sociétés (qui dépendent de la saison considérée), nous avons pu réaliser une estimation de l'impact de prédation de ces deux espèces en calculant la quantité de proies récoltées chaque année à l'hectare (Tableau 2).

Espèces	Taille des colonies	Densité en nids / ha	Nombre de proies / nid / jour	Nombre de proies / jour / ha	Nombre de proies / ha / an
<i>Ectatomma ruidum</i>	20-330 (moyenne: 87)	1800-11300	30-130	54-1339 ($\times 10^3$)	$\approx 20-500 (\times 10^6)$
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	50-1200 (moyenne: 470)	70-300	60-300	4.2-90 ($\times 10^3$)	$\approx 1.5-33 (\times 10^6)$

Tableau 2. Comparaison de l'impact de prédation, en conditions naturelles, des deux espèces d'*Ectatomma*. Le nombre de nids utilisés pour évaluer les tailles des nids d'*E. ruidum* et d'*E. tuberculatum* a été respectivement de 149 et 29. L'estimation du nombre de proies récoltées / nid / jour a été réalisée à partir de 12 et 5 nids respectivement. La densité a été obtenue à partir de l'analyse, pour chaque espèce, de 3 à 5 quadrats de 10 x 10 m ou de 50 x 50 m selon les cas.

Table 2. Comparison of the predatory impact of both species of *Ectatomma* in natural conditions. The number of nests used to determine the average size of the nests of *E. ruidum* and *E. tuberculatum* was 149 and 29 respectively. The estimated number of prey collected / nest / day was obtained from 12 and 5 nests respectively. For each species, the nests densities were obtained from the analysis of 3 to 5 squares 10 x 10 m or 50 x 50 m according to the situation.

Les chiffres obtenus d'après cette estimation indiquent un niveau global de prédation élevé pour les deux espèces, surtout dans le cas d'*E. ruidum*. Compte tenu du fait que dans la zone néotropicale étudiée ici, la saison sèche et la saison des pluies durent approximativement 6 mois chacune, on peut considérer que les valeurs moyennes de l'impact de prédation annuel se situent à environ 17 millions de proies par hectare pour *E. tuberculatum* et 260 millions pour *E. ruidum*.

CONCLUSION

Bien que la taille des nids d'*Ectatomma* soit relativement faible et que donc l'activité prédatrice de chaque nid ne soit pas très importante si on la compare par exemple avec l'impact de prédation d'une colonie moyenne de *Formica polyctena*, estimé à près de 8 millions d'insectes capturés par an (WELLENSTEIN, 1952), l'impact global de ces fourmis est plus ou moins compensé par la densité en nids de ces deux espèces. Ceci est particulièrement net dans le cas d'*E. ruidum* dont la densité en nids, estimée selon les auteurs et les zones d'étude entre 1800 et 6100 à l'hectare (LEVINGS & FRANKS, 1982; LACHAUD et coll., 1990), peut atteindre plus de 11000 nids à l'hectare dans les plantations de café étudiées ici. De plus il convient de noter que l'action prédatrice d'*E. tuberculatum* et *E. ruidum* ne se situe pas dans le cadre d'une compétition mais plutôt d'une synergie puisque les strates écologiques exploitées sont différentes: tronc, branches et feuillage des cacao-

yers et des caféiers dans le cas d'*E. tuberculatum*; sol, litière et occasionnellement strate arbustive basse (< 2 m) dans le cas d'*E. ruidum*.

Au total, l'impact de prédation de ces deux espèces apparaît très important dans le type de plantation étudié ici, et se trouve apparemment renforcé par leur capacité d'adaptation aux modifications de leur environnement. Cette capacité, manifestée par les fourmis du genre *Ectatomma* en fonction des caractéristiques particulières de leur environnement tant physique que social, a été signalée par divers auteurs (COOK, 1905; LACHAUD, 1990; CHAMPALBERT & LACHAUD, 1990; CORBARA, 1991; DEJEAN ET LACHAUD, 1992). Elle est tout particulièrement évidente dans le cas d'*E. ruidum* qui, parallèlement à la grande souplesse qui la caractérise quant à la division du travail au sein de la sous-caste comportementale des fourrageuses (SCHATZ et coll., 1995, 1996) et à sa capacité à modifier sa stratégie d'approvisionnement en fonction de la taille de la source de nourriture et de sa distance par rapport au nid (LACHAUD et coll., 1990, 1995b), se montre également capable d'adapter son rythme d'activité de fourrage en fonction du temps de disponibilité de ses sources de nourriture (PASSERA et coll., 1994; SCHATZ et coll., 1994). Cette flexibilité comportementale est à nouveau confirmée par les résultats obtenus ici, concernant le glissement très net, chez cette espèce, d'un comportement prédateur direct en saison des pluies à un comportement nécrophagique en saison sèche, en réponse à une modification de la disponibilité en proies.

Le niveau d'activité et l'efficacité de la prédation réalisés par *E. ruidum* sur des surfaces restreintes (de l'ordre de 3.5 m² à 7.2 m²) exploitées de façon intensive (LACHAUD et coll., 1984, 1990, 1995b), combinés à la quantité impressionnante de ses nids, à l'absence d'agressivité intra-spécifique et à la flexibilité comportementale manifestée par ses ouvrières, fait de cette espèce un des agents de contrôle biologique les plus importants et les plus efficaces pour la zone du Soconusco et, vraisemblablement, d'une manière plus générale pour l'ensemble des agroécosystèmes néotropicaux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain Dejean pour ses commentaires et encouragements lors de la rédaction de la version finale de ce texte. Ce travail a été réalisé en partie grâce à des financements émanants du M.R.E. "Sciences de la Cognition", du programme Cognosciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT, du Conseil Régional Midi-Pyrénées et du programme de la Communauté Européenne "Human Capital and Mobility".

REFERENCES

- ADLUNG K.G., 1966. A critical evaluation of the European research on the use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Z. angew. Ent.*, **57**, 167-189.
- CARROLL C.R., RISCH S.J., 1990. An evaluation of ants as possible candidates for biological control in tropical annual agroecosystems. In: Gliessman S.R. (Ed.), *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture. Ecological Studies and Synthesis*, vol. **78**, pp. 30-46. Springer-Verlag, New York.
- CHAMPALBERT A., LACHAUD J.-P., 1990. Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant. *Anim. Behav.*, **39**, 850-859.
- COOK O.F., 1905. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting kelep of Guatemala. *USDA Technical series*, n°10, pp. 1-55.
- CORBARA B., 1991. L'organisation sociale et sa genèse chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse Doct. Univ. Paris XIII*, Paris, 150 p.
- DEJEAN 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.
- DEJEAN A., NKONGMENECK B., CORBARA B., DJIETO-LORDON C., 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d'*Achea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans les plantations de cacaoyers du Cameroun, et étude de leurs Homoptères associés. *Acta Oecologica*, **12**, 471-488.
- FINNEGAN R.J., 1975. Introduction of a predacious red wood ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae), from Italy to Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **107**, 1271-1274.

- FINNEGAN R.J., 1977. Establishment of a predacious red wood ant, *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae), from Manitoba to Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **109**, 1145-1148.
- 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 and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search: Agriculture, Ithaca*, **24**, 1-7.
- LACHAUD J.-P., 1985. Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum*). *Sociobiology*, **11**, 133-142.
- LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Méx.*, **78**, 241-256.
- LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., GARCÍA-PÉREZ J., 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines. *Folia Entomol. Méx.*, **61**, 159-177.
- LACHAUD J.-P., IBARRA NÚÑEZ G., GARCÍA BALLINAS J.A., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., MORENO PRÓSPERO M.A., 1995a. Impacto de depredación de dos hormigas ponerinas y de algunas arañas tejedoras en los agroecosistemas de café en el Soconusco, Chiapas, México *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 105-106, Tapachula (México).
- LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., 1995b. Eficiencia de depredación de la hormiga *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) en plantaciones de café. *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 6-7, Tapachula (México).
- LACHAUD J.-P., VALENZUELA J., CORBARA B., DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.
- LACHAUD J.-P., VALENZUELA-GONZÁLEZ J., LÓPEZ 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.*, pp. 76-81, Durango, Mexico.
- LEVINGS S.C., FRANKS N.R., 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, **63**, 338-344.
- PASSERA L., LACHAUD J.-P., GOMEL L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**, 13-21.
- PAVAN M., 1950. Sugli inizi d'un esperimento pratico di lotta biologica con *Formica rufa* L. contro la processionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Sch.). *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, **89**, 195-201.
- PERFECTO I., 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology*, **71**, 2125-2134.
- PERFECTO I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.*, **84**, 65-70.
- PRATT S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.
- SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P., 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.*, **48**, 236-238.
- SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **43**, sous presse.
- SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Sociobiology*, **26**, 269-282.
- VALENZUELA-GONZÁLEZ J., LÓPEZ-MÉNDEZ A., LACHAUD J.-P., 1995. Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. *Southwest. Entomol.*, **20**, 507-515.
- WAY M.J., KHOO K.C., 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, **37**, 479-503.
- WEBER N.A., 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.
- WELLENSTEIN G., 1952. Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Pflanzenkr.*, **59**, 430-451.
- YOUNG A.M., PLATT M.E., 1989. Leaf damage from herbivory in relation to extrafloral nectaries and ant activity in *Davilla nitida* (Vahl) Kubitzki (Dilleniaceae) in Costa Rica. *Carrib. J. Sci.*, **25**, 230-233.