

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)

**DONNEES BIOLOGIQUES SUR LA FONDATION DES
COLONIES DE *DINOPONERA QUADRICEPS*
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

C. Z. DANTAS de ARAUJO^{1,2}, D. FRESNEAU¹ & J.-P. LACHAUD³

¹Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse -France, ²Université Fédérale de Sergipe, CAPES/MEC -Brésil et ³Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cédex -France.

Résumé: La dissection de 12 colonies de *Dinoponera quadriceps*, préalablement étudiées dans la nature (forêt Atlantique, Nord-Est du Brésil), a révélé que chaque ouvrière possède des ovaires avec 6 ovarioles par ovaire ainsi qu'une spermathèque. Il existe de plus une remarquable continuité d'états physiologiques parmi les ouvrières. Qu'elles soient fécondées (= gamergates) ou non, ces ouvrières peuvent présenter des ovaires non développés, immatures, totalement développés (leur permettant d'assurer la reproduction) ou bien encore partiellement ou même totalement régressés. Tous ces stades peuvent se rencontrer dans les colonies adultes où peuvent cohabiter jusqu'à 10 gamergates et une centaine d'ouvrières. La dissémination des colonies est assurée principalement par bouturage ou fission de colonies adultes, une jeune gamergate se séparant de la société avec quelques ouvrières. La fondation de type haplomérotique semble toutefois possible, deux cas de fondation par une gamergate isolée ayant été observés.

Mots-clés: *Ponerinae*, biologie de la reproduction, gamergates, fondation des sociétés.

Summary: Biological data on colony foundation in *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae).

Twelve colonies of *Dinoponera quadriceps* were studied in the field (Atlantic forest, North-East Brazil). Dissection of workers revealed that they have six ovarioles in each ovary and a spermatheca together with a remarkable continuity of the physiological states among the workers. No morphological differences were detected between unmated and mated workers. Whatever their reproductive status, workers were found with undeveloped, immature, totally developed or else still totally or partly regressed ovaries. Ants of all these stages may meet in mature colonies, which are composed of up to 10 gamergates and 100 workers. New colonies are normally founded by fission or budding, when a young gamergate, together with several workers, leaves the mother-colony. Haplometric colony foundation is also possible: two cases of colony founding by a single gamergate were observed.

Key words: *Ponerinae*, reproductive biology, gamergates, colony foundation.

INTRODUCTION

Quoique les *Dinoponera* constituent, avec le genre *Paraponera*, les plus grands représentants de la faune myrmécologique néotropicale (Kempf 1971), la biologie de ce genre a été très peu étudiée (Haskins & Zahl 1971; Dantas de Araujo 1987).

Chez les fourmis sans reine, la reproduction est généralement assurée par des ouvrières fécondées (= gamergates, Peeters & Crewe 1984). Si l'existence de telles ouvrières a bien été postulée chez *D. gigantea* (= *D. grandis*, Haskins & Zahl 1971), aucune étude n'a cependant permis jusqu'ici de préciser le nombre de ces gamergates ni si ce rôle est accessible a priori à n'importe quel individu comme cela est le cas dans le genre *Ophthalmopone* (Peeters 1982; Peeters & Crewe 1984, 1985).

Les recherches poursuivies au Brésil sur *D. quadriceps* ont visé à apporter des précisions sur la démographie, la biologie de la reproduction et le mode de dissémination des sociétés dans la nature.

MATERIEL ET METHODES

Douze colonies ont été étudiées durant un an dans la région nord-est du Brésil (Sao Cristovao, état de Sergipe), puis récoltées et disséquées.

Les adultes et le couvain rencontrés dans chaque chambre ayant été séparés dans différents flacons numérotés, la biométrie de tous les individus récoltés a été effectuée au laboratoire et l'âge relatif des adultes a pu être estimé en comparant le degré d'usure des mandibules et le stade de développement ovarien. La confrontation de ces indices permet de classer les ouvrières en trois classes: jeunes, mûres et âgées. Après anesthésie à l'éther sulfurique, les fourmis ont été disséquées afin de déterminer le niveau de développement ovarien ainsi que l'état et le contenu de la spermathèque.

RESULTATS

Toutes les ouvrières possèdent une spermathèque et des ovaires à 6 ovarioles chacun, mais seul un petit nombre d'individus est fécondé (gamergates). La dissection des 12 colonies a, de plus, révélé l'existence d'une grande variété de stades dans le développement des ovaires.

Les 6 ovarioles sont de même taille au début de la vie imaginaire mais leur développement devient asynchrone à maturité. L'examen minutieux des ovaires permet d'apprécier non seulement leur structure générale mais aussi leur état tissulaire, et la prise en compte supplémentaire de l'état de la spermathèque permet de distinguer 5 stades (Fig. 1): **1) Ovaires non développés**: les ovarioles sont filiformes et peu différenciés, la spermathèque est dilatée mais vide de spermatozoïdes; **2) ovaires en début de développement**: les ovarioles sont différenciés, le tissu ovarien est blanc et brillant, les ovocytes en cours de développement sont distincts, l'ovaire est court et les oviductes sont allongés et peu dilatés; **3) ovaires pleinement développés**: l'ovaire atteint sa taille maximale et son tissu est comparable au stade précédent, de nombreux ovocytes se développent en même temps (les ovocytes basaux apparaissant chorionnés), les oviductes sont dilatés; **4) ovaires en début de dégénérescence**: la taille de l'ovaire régresse légèrement mais des ovocytes chorionnés sont toujours présents à la base des ovarioles, des plaques brunes correspondant à une accumulation de corps jaunes apparaissent à la base du tissu ovarien, la spermathèque présente un état de déplétion prononcé; **5) ovaires dégénérés**: la taille de l'ovaire se réduit et des cellules blanches opaques envahissent le tissu ovarien, la spermathèque est vide et aplatie.

Si le stade 5 ne se rencontre que pour de vieilles ouvrières, les gamergates, elles, peuvent présenter les stades 2 ou 3. Même s'il est impossible de déterminer si les ouvrières des stades 4 et 5 ont pu être fécondées ou non avant la dissection (l'état aplati de la spermathèque rendant l'examen de son contenu aléatoire), ceci implique que toutes les gamergates n'ont pas, à un moment donné de la vie de la colonie, la même aptitude à la reproduction.

Parallèlement, toutes les ouvrières non fécondées ne sont pas pour autant totalement écartées de la fonction reproductrice puisque certaines présentent un état ovarien compatible avec la production d'oeufs trophiques, voire même reproducteurs (présence d'ovocytes chorionnés).

Nous avons classé les 12 colonies récoltées (Tableau I) en tenant compte de leurs effectifs en adultes, de la présence ou non de couvain, du nombre de chambres dans les nids et de l'âge

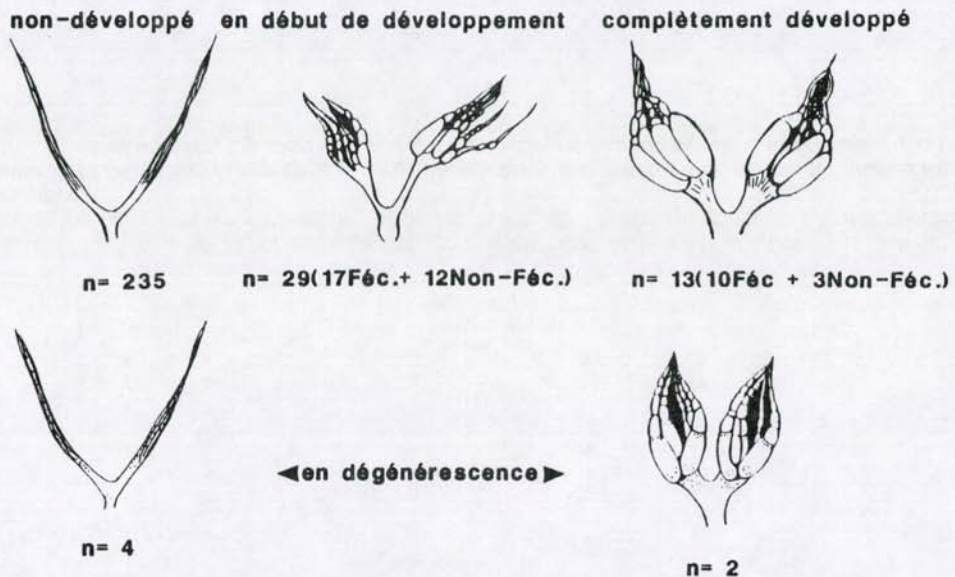


FIG. 1. L'ACTIVITE OVARIENNE CHEZ LES OUVRIÈRES
DE *DINOPONERA QUADRICEPS*.

FIG. 1. OVARIAN ACTIVITY OF *DINOPONERA QUADRICEPS*
WORKERS.

Nid	STADE OVARIEN							TOTAL			
	Non dév.	En cours de dvpt.		Développés		Dégénérés		Adultes	Couvain		
		féc.	n. féc.	féc.	n. féc.	dév.	non dév.		oeufs	larves	cocons
01	2 (1j, 1m)	1j	-	-	-	-	-	3	6	-	-
10	-	1j	-	-	-	-	-	1	-	-	-
13	-	1j	2j	-	-	-	-	3	-	-	-
14	-	1j	-	-	-	-	-	1	-	-	-
16	2j	1j	-	-	-	-	-	3	-	-	-
18	6 (4m, 2j)	1j	1m	-	-	-	-	8	-	-	-
.....											
04	8	-	-	1	-	1	-	10	-	2	8
07	15	-	1	1	1	-	-	18	22	2	-
15	17	1	-	-	-	-	-	18	-	1	5
17	13	-	-	-	1	-	-	14	18	1	9
.....											
23	87	5	4	2	1	1	2	102	63	20	7
26	84	4	6	6	-	1	1	102	40	33	48

Table 1. Composition de 12 colonies de *Dinoponera quadriceps* et statut reproducteur des ouvrières. féc.: ouvrières fécondées; n. féc.: ouvrières non fécondées; j: jeune; m: mûre; dév.: ovaires développés; non dév.: ovaires non développés.

Composition of 12 colonies of *Dinoponera quadriceps* and reproductive status of workers. féc.: mated workers; n. féc.: unmated workers; j: young; m: mature; dév.: developed ovaries; non dév.: undeveloped ovaries.

relatif des individus recensés. L'ensemble de ces indices, en effet, nous aide à déterminer la chronologie du développement des colonies.

Les nids 01, 10, 13, 14, 16 et 18 sont de jeunes fondations. A l'exception du premier qui contient des oeufs, ils ne possèdent aucun couvain et ne contiennent qu'une seule gamergate. Toutes ces gamergates présentent des ovaires en début de développement: à ce stade de la fondation, elles ne sont donc pas encore pleinement reproductrices. De plus, l'absence d'usure de leurs mandibules confirme qu'il s'agit d'individus jeunes.

Sur les 6 cas de fondation recensés, 4 possèdent des ouvrières jeunes et des ouvrières mûres (au total de 2 à 7): il s'agit de fondations opérées par bouturage ou fission, où une gamergate s'isole avec quelques ouvrières pour fonder une nouvelle colonie. Deux cas seulement (nids 10 et 14), correspondent à des fondations ne renfermant qu'une gamergate isolée sans l'aide d'ouvrières; ces deux cas pourraient être considérés comme des fondations haplomérotiques. Les 6 fondations occupaient aussi bien des nids récemment creusés ne comprenant qu'une à deux chambres (nids 13, 14, 16 et 18) que des nids anciens comptant jusqu'à huit chambres (nids 01 et 10) et abandonnés par la société d'origine.

Les nids 04, 07, 15 et 17 sont des jeunes sociétés renfermant également une gamergate unique. Un seul de ces nids possède encore une jeune gamergate à ovaires en début de développement, alors que les gamergates des autres nids présentent des ovaires complètement développés. L'effectif des ouvrières varie entre 9 et 17 et le couvain est relativement abondant.

Enfin, les nids 23 et 26 sont des colonies typiquement adultes. Ils contiennent un couvain très abondant, respectivement 95 et 92 ouvrières de tout âge et, respectivement 7 et 10 gamergates. C'est dans ces colonies adultes que l'on rencontre les mâles. Bien que l'échantillon des récoltes ne couvre pas l'ensemble du cycle annuel, il semble que la production de ceux-ci soit limitée aux mois de septembre à mai, mais nous n'en avons observé dans la nature que jusqu'au mois de janvier. Etant donné que la longévité des mâles au laboratoire n'excède guère 10 jours, nous pouvons supposer que la période d'accouplement se situe à la fin de la saison des pluies.

Les fondations peuvent néanmoins s'étager sur une période plus longue allant de décembre à avril. Nous n'avons pas pu observer in extenso le bouturage des colonies mais nous avons des preuves fiables de leur existence puisque les nids 01 et 04 résultent de la fission de 2 nids adultes que nous observons depuis plusieurs mois. Ce phénomène a pu être suivi assez facilement au laboratoire: des ouvrières explorent seules les nids inoccupés mis à leur disposition et, à leur retour au nid d'origine, elles procèdent au recrutement de quelques congénères par tandem running. Lors de la fission, gamergates et ouvrières se répartissent avec du couvain entre le nid nouvellement colonisé et le nid de départ. Ce scénario concorde assez bien avec les données enregistrées dans la nature et rapportées par Overall (1980) pour une autre espèce, *D. gigantea*.

DISCUSSION

L'ensemble de nos résultats montre une étonnante plasticité dans la structure des colonies de *D. quadriceps*, tant en ce qui concerne le statut reproducteur des ouvrières que le mode de dissémination des colonies. Les gamergates sont fécondées avant que leurs ovaires ne soient complètement développés, et les ouvrières non fécondées peuvent avoir, durant une période de leur vie, des ovaires apparemment fonctionnels rendant possible une descendance mâle en présence des gamergates. Ces faits demandent à être confirmés sur de plus amples échantillons mais ils suggèrent néanmoins que l'inhibition des ovaires des ouvrières en présence des gamergates est relativement faible, ce qui expliquerait l'apparition sporadique des rituels d'agression que les gamergates dirigent parfois à l'encontre des jeunes ouvrières (Dantas de Araujo et coll. 1988).

Le contrôle de la reproduction chez les espèces sans reine semble obéir à des facteurs très variés. Chez *Ophthalmopone berthoudi*, les mâles ne peuvent être produits que par les gamergates dont le nombre varie de façon importante et peut atteindre une centaine d'individus par colonie (Peeters 1982; Peeters & Crewe 1984), cette particularité étant liée à la faible fertilité de chacune d'entre elles. Chez *Rhytidoponera* sp. 12 (Peeters 1987), le nombre de gamergates est

plus faible mais elles sont plus fertiles; quant aux ouvrières non fécondées elles ne pondent jamais, leurs ovocytes s'accumulant simplement à la base de leurs ovaires. Dans ces deux cas, la séparation des rôles reproducteurs entre les ouvrières est exclusivement contrôlée par la fécondation. Le nombre de gamergates est encore plus réduit chez *Pachycondyla krugeri* (Wildman & Crewe 1988), puisqu'il passe à un seul individu, et la présence de cette gamergate suffit à inhiber le développement des ovaires des ouvrières non fécondées. Enfin, chez *Diacamma australe* (Peeters & Higashi 1989), chaque société ne comprend qu'une seule gamergate qui assure le monopole de la fonction reproductrice en mutilant les jeunes ouvrières dès leur éclosion. Les résultats obtenus chez *D. quadridens* permettent d'ajouter un nouveau cas de figure à cette liste.

En ce qui concerne le mode de fondation, *D. quadriceps* se singularise encore par la variété de ses stratégies: soit une gamergate s'isole sans l'aide d'ouvrières (mais nous ignorons si elle est effectivement capable de mener à bien la fondation), soit elle se sépare du reste de la colonie avec un petit groupe d'ouvrières (fission). Seule la fondation par association de plusieurs reproductrices semble absente de son répertoire. Ces différentes stratégies sont largement répandues chez les autres Ponerinae, mais l'originalité de *D. quadriceps* réside dans le fait qu'au cours de la fission les fondations peuvent aussi bien coloniser de nouveaux nids que réutiliser le nid d'origine abandonné par la colonie-mère. Dans ce dernier cas, la jeune fondation fait alors l'économie de la construction d'un nouveau nid, renforçant ainsi ses chances de survie.

REFERENCES

- DANTAS DE ARAUJO, C.Z., 1987. - Résultats préliminaires sur la biologie et l'éthologie de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae). *Mémoire de DEA*, Université Paris XIII, 31 pp.
- DANTAS DE ARAUJO, C.Z., FRESNEAU, D. & LACHAUD, J.-P., 1988. - Premiers résultats sur l'éthologie d'une fourmi sans reine: *Dinoponera quadriceps*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 149-155.
- HASKINS, C.P. & ZAHL, P.A., 1971. - The reproductive pattern of *Dinoponera grandis* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) with notes on the ethology of the species. *Psyche*, 78, 1-11.
- KEMPF, W.W., 1971. - A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hym., Formicidae). *Studia Ent.*, 14, 369-392.
- OVERAL, W.L., 1980. - Observations on colony founding and migration of *Dinoponera gigantea*. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 15, 467-469.
- PEETERS, C.P., 1982. - The reproductive strategy of the ponerine *Ophthalmopone berthoudi*: an insight into the evolution of ant eusociality. In: M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans (Eds), *The Biology of the Social Insects*, pp. 220-221, Westview Press, Boulder.
- PEETERS, C.P., 1987. - The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes Sociaux*, 34, 75-86.
- PEETERS, C.P. & CREWE, R.M., 1984. - Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. *Naturwissenschaften*, 71, 50-51.
- PEETERS, C.P. & CREWE, R.M., 1985. - Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi* - an alternative form of eusocial organization. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18, 29-37.
- PEETERS, C.P. & HIGASHI, S., 1989. - Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwissenschaften*, 76, 177-180.
- WILDMAN, M.H. & CREWE, R.M., 1988. - Gamergate number and control over reproduction in *Pachycondyla krugeri* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 35, 217-225.