

PHYSIOLOGIE DES SEXUES FEMELLES DE FOURMIS (HYMENOPTERA;
FORMICIDAE) EN RELATION AVEC LE MODE DE FONDATIONL. KELLER¹ & L. PASSERA²

- 1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse
2) Laboratoire d'Entomologie, UPS, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse,
France

Résumé. Chez les fourmis, la fondation peut s'effectuer selon un mode indépendant (les jeunes reines fondent une nouvelle colonie sans l'aide d'ouvrières) ou dépendant (les jeunes reines ont besoin de l'aide d'ouvrières pour fonder une nouvelle colonie). L'étude de différents paramètres physiologiques des sexués femelles de 24 espèces de fourmis a permis de démontrer que les sexués utilisant une fondation indépendante avaient un contenu très élevé de lipides alors que les sexués pratiquant une fondation dépendante avaient un contenu beaucoup plus faible. Ces lipides servent de source d'énergie durant la période de fondation. Le dimorphisme reine/ouvrière est significativement plus élevé chez les espèces à fondation indépendante que chez les espèces à fondation dépendante.

Physiology of ant gynes (Hymenoptera; Formicidae) in relation with their mode of colony founding.

Summary. A study was undertaken to determine if there was a relation between the mode of colony founding in ants and the physiology of the new queens produced, in which mature gynes of 24 ant species were examined. Gynes of species utilizing independent colony founding had a far higher relative fat content ($X \pm SD$; $54 \pm 6\%$) (g fat/g dry weight) than gynes of species employing dependent colony founding ($19 \pm 8\%$). Dimorphism between queens and workers was significantly higher in species employing independent colony founding. Thus independent colony founding not only results in production of queens with a relatively higher fat content and therefore with a higher energy content per g, but also results in the production of larger queens (in comparison with worker size). Of species employing independent colony founding, 80% were monogynous, whereas only 11% of the species employing dependent colony founding were monogynous. These results are discussed with regard to the social structure and life-history of ant species.

Key words: life-history, ant, colony founding, gynes, reproductive strategy, energy content, queen/worker dimorphism, polygyny.

Introduction

L'existence d'un important dimorphisme entre reines et ouvrières est une des principales caractéristiques des insectes sociaux (Wilson, 1971). Chez les fourmis, les reines sont généralement d'une taille supérieure aux ouvrières et leur production nécessite un important investissement en énergie (Passera et Keller, 1987). A ce propos, il est intéressant de considérer le type de fondation qui est probablement un facteur important pouvant influencer la physiologie des sexués femelles. La fondation indépendante se fait généralement d'une manière cloîtrée, c'est à dire que, durant toute la période de fondation, la reine ne quitte jamais sa loge (Hölldobler et Wilson, 1977). Afin de nourrir le premier couvain et pour couvrir ses propres besoins énergétiques, la reine métabolise ses muscles alaires ainsi que d'importantes réserves de graisse qu'elle a accumulées avant le vol nuptial. La fondation s'accomplit d'une manière dépendante lorsque la reine parasite le nid d'une autre espèce ou qu'elle quitte le nid avec des ouvrières pour fonder une nouvelle colonie. Cette dernière situation se produit généralement lorsque l'accouplement a lieu dans le nid ou lorsque les reines réintègrent un nid de la même espèce après le vol nuptial.

Le but du présent travail est d'étudier les liens entre le mode de fondation, la physiologie des reines et le dimorphisme reines/ouvrières. Dans ce but, nous avons récolté des sexués de 24 espèces de fourmis afin d'analyser différents paramètres physiologiques, comme leur poids et leur contenu en lipides.

Matériel et Méthodes

Les sexués ont été récoltés en été et en automne 1987, en Suisse et en France. Afin d'obtenir des sexués matures, nous les avons recueillis à la surface du nid juste avant l'envol nuptial ou au sol immédiatement après. Les sexués de *I. humilis* provenaient d'élevages en laboratoire (voir Passera et al, 1988; Keller et Passera, sous presse; Keller et al. sous presse).

Structure sociale des espèces étudiées

Bien que la biologie de beaucoup d'espèces européennes ait été intensivement étudiée, il existe relativement peu d'informations sur leur mode de fondation. Nous donnons ici (Tableau 1) les données que nous avons trouvées dans la littérature ainsi que des données non publiées.

Dans ce travail, nous avons séparé les espèces en fonction du nombre de reines vivant dans le même nid; les espèces formant des nids monogynes et oligogynes ont été considérées comme monogynes; les espèces formant des nids monogynes et polygynes ont été classées comme polygynes.

Le dimorphisme reine/ouvrière a été estimé pour chaque espèce en mesurant la longueur totale des reines et celle des ouvrières. Les tailles des individus sont celles données par Kutter (1977) sauf pour *Camponotus ligniperda*, *C. herculeanus*, *Formica rufa*, *F. lugubris*, *F. polyctena*, *F. pratensis* et *Cataglyphis cursor* où nous avons utilisé nos propres mesures (Keller et Passera, non publié). Lorsque la taille des ouvrières ou des reines varie, nous avons effectué la moyenne entre les individus de taille minimale et maximale. Le poids du corps gras et le contenu énergétique a été déterminé selon les techniques utilisées dans les travaux de Peakin (1972) et Passera et Keller (1987).

Résultats

Tableau 1: Structure sociale des espèces

| espèce | type de fondation | nombre de reines par colonie | |
|----------------------------------|-------------------|------------------------------|--|
| <i>Camponotus ligniperda</i> | I | M,O | Hölldobler 1962 |
| <i>Camponotus herculeanus</i> | I | M,O | Hölldobler 1962 |
| <i>Camponotus truncatus</i> | I | M | Keller non publié |
| <i>Lasius flavus</i> | I | M | Kutter 1977; Dumpert 1978 |
| <i>Lasius niger</i> | I | M | Kutter 1977; Dumpert 1978 |
| <i>Lasius emarginatus</i> | I | M | Kutter 1977; Dumpert 1978 |
| <i>Lasius alienus</i> | I | M | Kutter 1977; Dumpert 1978 |
| <i>Tetramorium caespitum</i> | I | M | Poldi 1963 |
| <i>Aphaenogaster subterranea</i> | I | M | Buschinger 1973; Poldi pers. com. |
| <i>Diplorhoptum fugax</i> | I | O | Buschinger 1974; Poldi pers. com. |
| <i>Formica gagates</i> | I | P | Hölldobler 1950 |
| <i>Formica fusca</i> | I | O | Kutter 1977; Pamilo et al. 1978, 1979 |
| <i>Formica lemani</i> | I | P | Kutter 1977; Keller non publié |
| <i>Formica lugubris</i> | D, D(p) | P | Kutter 1977 |
| <i>Formica pratensis</i> | D, D(p) | M, P | Kutter 1977 |
| <i>Formica rufa</i> | D, D(p) | M, P | Kutter 1977 |
| <i>Formica polyctena</i> | D | P | Kutter 1977 |
| <i>Cataglyphis cursor</i> | D | M | Lenoir et al. 1988 |
| <i>Lasius fuliginosus</i> | D(p) | M, O, P | Kutter 1977; Collingwood 1979 |
| <i>Myrmica scabrinodis</i> | I(nc), D | M, P | Elmes pers. com. |
| <i>Myrmica rugulosa</i> | I(nc), D | M, P | Elmes pers. com. |
| <i>Iridomyrmex humilis</i> | D | P | Newell et Barber 1913; Keller 1988 Keller et Passera 1988 |

I: fondation indépendante, I(nc): fondation indépendante mais non cloîtrée, D: fondation dépendante, D(p): fondation de type parasitique, M: espèces monogynes, O: espèces oligogynes et P: espèces polygynes.

Sexués femelles matures

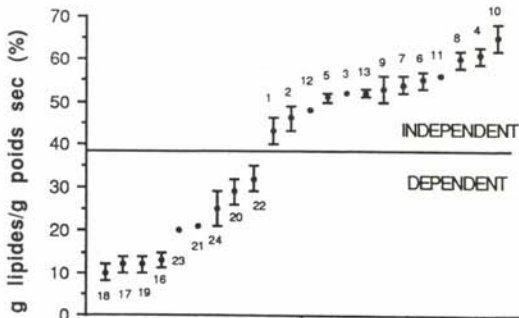


Fig.1: Contenu relatif en lipides des sexués en fonction de leur mode de fondation. Les numéros correspondent aux espèces mentionnées dans la tableau 2. L'écart-type est donné lorsqu'il y a plus de trois valeurs par échantillon.

La fig. 1 montre que les sexués femelles de toutes les espèces pratiquant une fondation indépendante ont un contenu en lipides supérieur à celui des sexués des espèces pratiquant une fondation dépendante. Cette différence se traduit par un contenu relatif en lipides qui est significativement plus grand (Mann-Whitney U; $P < 0.001$) chez les espèces à fondation indépendante ($54 \pm 6\%$; $X \pm SD$; $N=13$) que chez les espèces à fondation dépendante ($19 \pm 8\%$; $N=9$). L'espèce parasite (*Lasius fuliginosus*) a aussi un contenu en lipides très faible (21%), caractéristique d'espèces à fondation dépendante.

Structure sociale et mode de fondation des espèces

Un test de X^2 montre que la structure sociale des espèces (monogynie-polygynie) est significativement liée ($P < 0.001$) à leur mode de fondation (indépendant-dépendant). Parmi les espèces étudiées, 12 sont monogynes ou oligogynes, alors que 10 d'entre elles sont obligatoirement ou facultativement polygynes (voir Tableau 1). 85% des espèces employant une fondation indépendante de type cloîtrée sont monogynes ou oligogynes, alors que seulement 11% des espèces employant une fondation dépendante sont monogynes ou oligogynes.

Dimorphisme reine ouvrière en relation avec le mode de fondation

Afin de démontrer l'existence d'une éventuelle corrélation entre le mode de fondation et l'importance du dimorphisme reine/ouvrière, nous avons comparé les tailles des individus des deux castes. Le rapport, taille des reines/taille des ouvrières, est significativement supérieur chez les espèces à fondation indépendante (table 2).

Tableau 2. Taille des reines et des ouvrières. Les probabilités ont été calculées par un test de Mann-Whitney.

| espèces avec | | N | reine (mm) | ouvrière (mm) | reine/ouvrière |
|------------------------|----------------------------------|----|---------------|------------------|----------------|
| fondation indépendante | | | | | |
| 1 | <i>Camponotus ligniperda</i> | 10 | 16.5 | 9.7 | 1.7 |
| 2 | <i>Camponotus herculeanus</i> | 10 | 15.5 | 10.0 | 1.6 |
| 3 | <i>Camponotus truncatus</i> | 3 | 7.0 | 4.5 | 1.6 |
| 4 | <i>Lasius flavus</i> | 10 | 8.1 | 2.9 | 2.8 |
| 5 | <i>Lasius niger</i> | 10 | 8.5 | 3.5 | 2.4 |
| 6 | <i>Lasius emarginatus</i> | 10 | 8.0 | 3.2 | 2.5 |
| 7 | <i>Lasius alienus</i> | 10 | 7.5 | 3.0 | 2.5 |
| 8 | <i>Tetramorium caespitum</i> | 10 | 7.2 | 3.5 | 2.1 |
| 9 | <i>Aphaenogaster subterranea</i> | 10 | 7.5 | 4.0 | 1.9 |
| 10 | <i>Diplorhoptrum lugax</i> | 10 | 6.0 | 1.9 | 3.2 |
| 11 | <i>Formica gagates</i> | 3 | 10.5 | 5.7 | 1.8 |
| 12 | <i>Formica fusca</i> | 4 | 8.0 | 6.0 | 1.3 |
| 13 | <i>Formica lemani</i> | 10 | 8.0 | 5.5 | 1.5 |
| moyenne | | | | | 2.1 ± 0.6 |
| fondation dépendante | | | | | |
| 16 | <i>Formica lugubris</i> | 10 | 10.0 | 6.5 | 1.5 |
| 17 | <i>Formica pratensis</i> | 10 | 10.0 | 6.5 | 1.5 |
| 18 | <i>Formica rufa</i> | 10 | 10.0 | 7.0 | 1.4 |
| 19 | <i>Formica polyctena</i> | 10 | 10.0 | 6.5 | 1.5 |
| 20 | <i>Cataglyphis cursor</i> | 10 | 7.5 | 5.7 | 1.3 |
| 21 | <i>Lasius fuliginosus</i> | 3 | 5.9 | 4.5 | 1.3 |
| 22 | <i>Myrmica scabrinodis</i> | 10 | 5.3 | 4.2 | 1.3 |
| 23 | <i>Myrmica rugulosa</i> | 3 | 5.3 | 3.9 | 1.4 |
| 24 | <i>Iridomyrmex humilis</i> | 10 | 4.7 | 2.3 | 2.0 |
| moyenne | | | | | 1.5 ± 0.2 |

$P < 0.001$

Discussion

Nos résultats montrent que le dimorphisme reine/ouvrière ainsi que la physiologie des reines sont fortement influencés par le mode de fondation. Les sexués fondant d'une manière indépendante ont un contenu relatif en lipides beaucoup plus élevé. Ces réserves de lipides constituent la source d'énergie nécessaire à l'élevage du couvain et aux besoins énergétiques de la reine durant la période de fondation cloîtrée.

Un autre résultat intéressant de ce travail est la mise en évidence du lien entre le polymorphisme reine/ouvrière et le mode de fondation. Il est vraisemblable que la taille supérieure (en comparaison de celle des ouvrières) des reines utilisant une fondation indépendante leur permet d'accumuler plus d'énergie proportionnellement aux besoins énergétiques du couvain. Il apparaît, ainsi, que la fondation indépendante n'induit pas uniquement dans la production de reines avec un contenu énergétique spécifique supérieur, mais qu'elle entraîne aussi la production de reines de taille supérieure. L'investissement en énergie par reine est ainsi plus coûteux pour les colonies d'espèces à fondation indépendante.

Remerciements

Nous aimerions remercier les Drs J. J. Boomsma, A. Buschinger, L. Plateaux et E. Vargo pour leurs commentaires sur ce manuscrit. Nous sommes aussi reconnaissant envers les Drs. D. Agosti et H. Cagniant pour leur aide dans la détermination de plusieurs espèces. Cette étude a été rendue possible grâce à l'aide de deux bourses, l'une de l'Université de Lausanne et l'autre de la Société Vaudoise d'Entomologie.

Références

- Buschinger, A., 1973.- Transport und Ansetzen von Larven an Beutestücke bei der Ameise Aphaenogaster subterranea (Latr.), (Hymenoptera: Formicidae). Zool. Anz., 190, 63-66.
- Buschinger, A., 1974.- Monogynie und Polygynie im Insektensozialitäten. In: Sozialpolymorphismus bei Insekten. Schmidt G. H., (Hrsg) Wissenschaftliche Verlags. Stuttgart, 862-867.
- Collingwood, C. A., 1979.- The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavia, vol. 8, Scandinavian Science Press, Klampenborg, Denmark, 174 pp.
- Dumpert, K., 1978.- Das Sozialleben der Ameisen. Verlag Paul Parey- Berlin-Hamburg, 1-253.
- Hölldobler, B., 1962.- Zur Frage der Oligogynie bei Camponotus ligniperda Latr. und Camponotus herculeanus L. (Hymenoptera: Formicidae). Z. Angew. Entomol., 49, 337-352.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O., 1977.- The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften, 64, 8-15.
- Hölldobler, K., 1950. Neue Beobachtung über die Koloniengründung des Ameisen und Stellungnahme zum Eidmanschen Schema. Zeitr. f. angew. Entomologie, 32, 279-284
- Keller, L., 1988.- Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr)(Hymenoptera: Formicidae): an experimental

- study. Anim. Behav., 36, 59-165.
- Keller, L. and Passera, L., 1988.- Energy investment in gynes of the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). Int. J. Inv. Repr. Dev., 13, 31-38.
- Keller L. and Passera L., in press. - Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (mayr). Anim. Behav.
- Keller, L., Passera, L. and Suzzoni, J. P., in press.- Queen execution in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr). Physiol. Entomol.
- Kutter, H., 1977.- Formicidae-Hymenoptera. Insecta Helvetica. S. E. G., Zürich., 6, 1-298.
- Lenoir, A., Querard, L., Pondicq, N. and Berton, F. 1988.- Reproduction and dissemination of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Psyche, in press.
- Newell, W. and Barber, T. C., 1913.- The Argentine ant. U. S. Dep. of Agriculture. Bureau of Entomology, Bull., 122, 1-98.
- Oster, G. and Wilson, E. O., 1978.- Caste ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton, N. J., 352 pp.
- Pamilo, P., Rosengren, R., Vepsäläinen, K., Varvia-Aho, S. and Pisarski, B., 1978.- Population genetics of Formica ants. I Patterns of enzyme gene variation., Hereditas., 89, 233-248.
- Pamilo, P., Vepsäläinen, K., Rosengren, R., Varvio-Aho, S. and Pisarski, B., 1979.- Population genetics of Formica ants II - Genetic differentiation between species. Ann. Ent. Fenn., 45, 65-76.
- Passera, L. and Keller, L., 1987. Energy investment during the differentiation of sexuals in the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr). Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 60, 249-260.
- Passera, L., Keller, L. and Suzzoni, J. P., 1988.- Control of brood male differentiation in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr). Insectes Soc., 35, 19-33.
- Peakin, G. J., 1972.- Aspects of productivity in Tetramorium caespitum L. Ekol. Polska, 20, 55-63.
- Poldi, B., 1963.- Studi sulla fondazione dei nidi nei Formicidi. I - Tetramorium caespitum L. Atti IV Congresso U.I.E.I.S., Pavia.
- Wilson, E. O., 1971.- The Insect Societies. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press. 548 pp.