

RELATION ENTRE LA FECONDITE DES REINES DE FOURMIS RECEMMENT ACCOUPLEES ET LEUR MODE DE FONDATION

Luc Passera¹ et Laurent Keller²

- 1) Laboratoire d'Entomologie (LA n°333), Université Paul-Sabatier,
118 rte de Narbonne, 31062, Toulouse, France
2) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, Lausanne 17, Suisse

Résumé: Schématiquement on distingue chez les fourmis deux modes principaux de fondation des nouvelles sociétés: la fondation indépendante et la fondation dépendante. Ces deux stratégies entraînent des particularités biologiques importantes. On a étudié dans le présent travail les conséquences du type de fondation sur la fécondité des jeunes reines.

Chez les reines monogynes des espèces à fondation indépendante (*Camponotus ligniperda*, *Camponotus herculeanus*, *Lasius niger*), on observe une fécondité d'abord très faible puis qui augmente ensuite régulièrement avec le temps. Chez les reines polygynes des espèces à fondation dépendante (*Plagiolepis pygmaea*, *Iridomyrmex humilis*), la fécondité atteint pratiquement son niveau maximal dans les semaines qui suivent l'accouplement.

Ces différences dans le niveau de l'activité ovarienne sont confrontées à l'espérance de vie des femelles. Il apparaît que les espèces monogynes à fondation indépendante ont une durée de vie de plusieurs années; leur fécondité ne s'exprimera pleinement qu'au bout de plusieurs saisons d'activité. A l'inverse, les reines polygynes à fondation dépendante ont une vie bien plus courte; elles compensent ce handicap par une ponte qui atteint son niveau maximal dès la fondation.

Mots clés: *Camponotus ligniperda*, *Camponotus herculeanus*, *Lasius niger*, *Plagiolepis pygmaea*, *Iridomyrmex humilis*, fondation des sociétés, accouplement, fécondité des jeunes reines, durée de vie.

Summary: Relationship between the fecundity of newly mated queens and their mode of colony founding.

It is generally assumed that two major mode of colony founding occur in ants: independent and dependent founding. These two strategies involve some important biological features. The objective of this investigation was to document the fecundity of newly mated queens in relation to the mode of colony founding.

Fecundity of monogynous queens exhibiting independent founding (*Camponotus ligniperda*, *Camponotus herculeanus*, *Lasius niger*) is first very weak then increases slowly with time. In contrast, fecundity of polygynous queens founding dependently (*Plagiolepis pygmaea*, *Iridomyrmex humilis*) reaches the maximum level only a few weeks after mating.

These differences in ovarian activity are discussed in relation to the life-span of the queens. Monogynous queens employing independent colony founding live to be several years old; their fecundity reaches its maximum level after only several years of ovarian activity. The life-span of polygynous queens founding dependently seems to be shorter; these females compensate for this handicap by a fecundity rate which is relatively high shortly after mating.

Key words: *Camponotus ligniperda*, *Camponotus herculeanus*, *Lasius niger*, *Plagiolepis pygmaea*, *Iridomyrmex humilis*, mode of colony founding, mating, fecundity of young queens, life-span.

INTRODUCTION

La polygynie rencontrée chez certaines espèces de fourmis est habituellement considérée comme apparue postérieurement à la monogynie (Hölldobler et Wilson, 1977). L'option polygynie confrontée à l'option monogynie soulève un certain nombre de questions qui tournent autour de la valeur adaptative des deux systèmes. C'est pourquoi plusieurs études ont eu pour objet la mesure soit de l'investissement énergétique nécessaire à la production des sexués (Boomsma et Izaaks, 1985) soit de la production ovarienne et par conséquent de la descendance dans les deux systèmes (Mercier *et al.*, 1985). Pour ce dernier aspect, seules les reines des sociétés adultes ont été prises en compte. Plusieurs études ont montré que la fécondité royale ramenée à une reine est plus faible chez les espèces polygynes que chez les espèces monogynes. Dans le présent travail nous avons voulu nous intéresser à la ponte des reines non plus dans les sociétés matures mais au cours de la période de fondation. On sait que les reines des espèces monogynes fondent habituellement dans l'isolement complet (fondation dite indépendante). Les reines des espèces polygynes en sont incapables, aussi se font-elles adopter par des sociétés voisines ou restent-elles dans leur société d'origine; dans tous les cas elles sont assistées par des ouvrières qui soignent le couvain (fondation dite dépendante). Ces modalités très différentes entraînent-elles des variations dans le fonctionnement ovarien?

MATERIEL ET METHODES

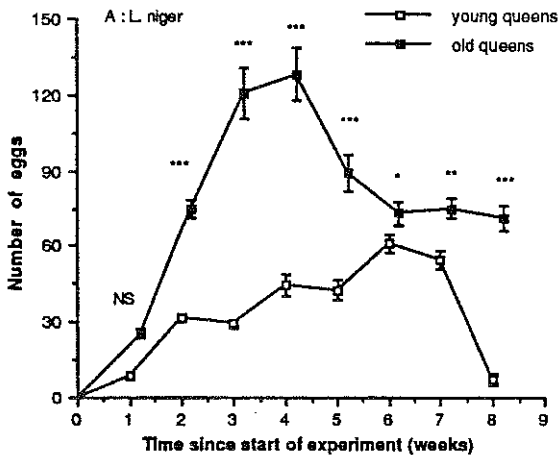
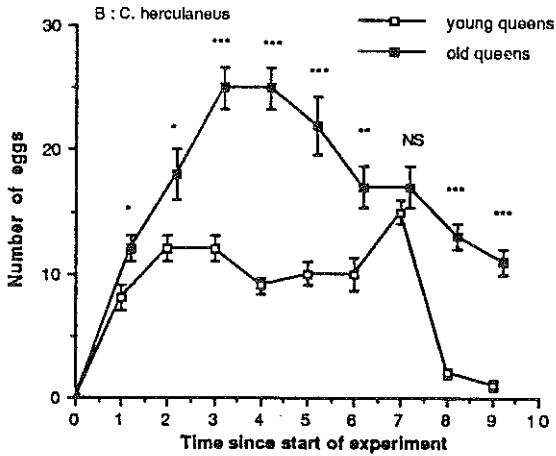
Notre choix s'est porté sur trois espèces monogynes à fondation indépendante (*Lasius niger*, *Camponotus herculeanus*, *Camponotus ligniperda*) et sur deux espèces polygynes à fondation dépendante (*Plagiolepis pygmaea*, *Iridomyrmex humilis*). Les femelles des formes monogynes ont été recueillies juste après le vol nuptial en juin et juillet. Les jeunes reines ont été élevées dans des petites cellules approvisionnées en miel et insectes dès que les premières ouvrières émergent. Les oeufs, larves, nymphes et ouvrières sont dénombrées chaque semaine et ceci pendant deux ans. Toutes les sociétés ont hiverné à $12 \pm 3^\circ\text{C}$ pendant trois mois de décembre à février.

Les sociétés de *Plagiolepis pygmaea* ont été récoltées avec leurs reines pondeuses début juillet avant le vol nuptial. De jeunes sexués nés au laboratoire à la mi-juillet ont essaimé dans de grandes cages expérimentales. Les jeunes reines ainsi fécondées sont marquées à la peinture avant qu'elles ne regagnent leur nid d'origine. A l'automne les colonies contiennent donc à la fois des jeunes reines âgées de moins de 4 mois et des vieilles reines âgées d'au moins 16 mois. Après une hibernation artificielle de 5 mois on réalise de petites unités formées en moyenne de 23 ouvrières plus une reine dite "vieille" âgée alors d'au moins 21 mois ou d'une reine dite "jeune" âgée alors de 9 mois. La fécondité des deux sortes de reines est mesurée pendant cinq semaines.

Concernant la fourmi d'Argentine, les sexués sont élevés au laboratoire à partir de larves orphelines. L'accouplement qui n'exige pas de vol nuptial se déroule dans les nids mêmes quelques jours après l'émergence des femelles. Dès la chute des ailes on réalise des élevages formés d'ouvrières accompagnées d'une jeune reine ou d'une vieille reine récoltée dans la nature. Ces dernières reines sont âgées de 10 à 12 mois puisqu'elles ont été produites la saison précédente et que d'autre part elles sont exécutées au bout d'un an. Comme précédemment la fécondité des deux types de reines est mesurée pendant 45 jours.

RESULTATS

Espèces monogynes: Les reines des trois espèces prises en considération montrent une évolution comparable en ce qui concerne leur fécondité. Les premiers oeufs sont pondus entre le premier et le cinquième jour qui suivent le vol nuptial. Les premières ouvrières émergent 5 à 8 semaines plus tard. Chez les trois espèces, le nombre d'oeufs par colonie augmente régulièrement après le début de la fondation (fig 1). Après avoir



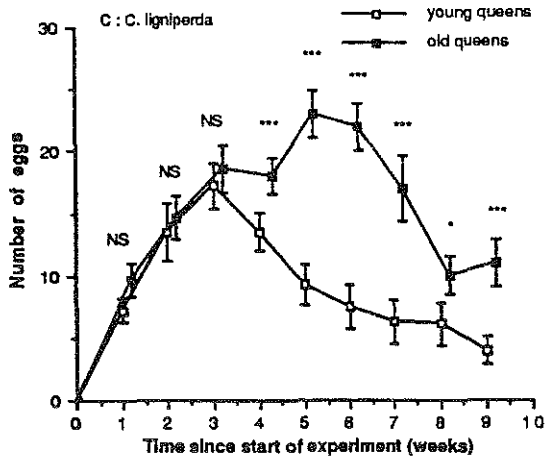


Fig. 1. Means \pm SE number of eggs per colony of (A) *Lasius niger* ($N=9$), (B) *Camponotus herculeanus* ($N=7$) and (C) *Camponotus ligniperda* ($N=7$) during the 60 days following mating flight (young queens) and 60 days following overwintering (old queens). Probabilities are given for t -tests; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$.

Fig. 1. Nombre d'oeufs moyen (\pm erreur standard) comptés dans des sociétés de (A) *Lasius niger* ($N=9$), (B) *Camponotus herculeanus* ($N=7$) et (C) *Camponotus ligniperda* ($N=7$) pendant les 60 jours qui suivent le vol nuptial (jeunes reines) et pendant les 60 jours qui suivent l'hibernation (vieilles reines). Les probabilités sont données après application du test t ; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$.

atteint un maximum qui, selon l'espèce, se situe entre la 3ème et la 6ème semaine, le nombre d'oeufs décroît et s'annule 2,5 à 3,5 mois plus tard si bien qu'il n'y a plus d'oeufs à l'entrée en hibernation. Lors de la reprise d'activité au printemps suivant, les reines qui ont franchi le cap de la fondation sont accompagnées de 2 à 8 ouvrières chez les *Camponotus* et de 19 à 28 ouvrières chez le *Lasius*. Il est alors intéressant de remarquer que la ponte de la reine est toujours plus élevée que ce qu'elle était la saison précédente lors de la fondation. La différence est toujours significative sauf à une reprise chez *L. niger* et *C. herculeanus*. Les résultats mettent plus de temps à devenir significatifs chez *C. ligniperda*.

Espèces polygynes : chez *P. pygmaea*, lors de la reprise d'activité, les jeunes reines pondent leur premier oeuf 2 jours avant les reines âgées. Sauf au cours de la 4ème semaine, la fécondité des jeunes reines a toujours été plus élevée que celle des reines âgées mais la différence est assez faible si bien qu'elle n'est significative qu'au cours de la première semaine et de la dernière semaine (fig 2). Au total le nombre moyen d'oeufs émis par les jeunes reines est deux fois plus élevé que celui émis par les vieilles reines ($31,4 \pm 29,0$ contre $17,8 \pm 16,7$) bien que la différence ne soit pas significative en raison de la grande dispersion des résultats.

Chez *I. humilis*, la fécondité des jeunes reines a été comparable à celle des vieilles femelles ($11,9 \pm 5,9$ contre $10,4 \pm 8,1$) (fig 2).

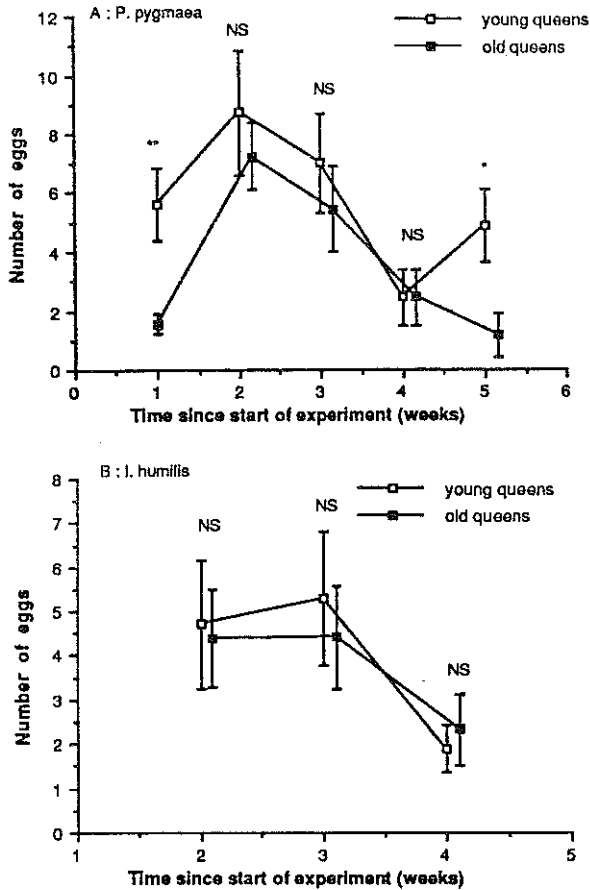


Fig. 2. (A) Means \pm SE number of eggs per colony of *Plagiolepis pygmaea* containing young queens less than 9 months old (white squares, $N=21$) and old queens being one year older (black squares, $N=18$). (B) Means \pm SE fecundity of *Iridomyrmex humilis* newly mated queens (white squares, $N=10$) and old queens about one year old (black squares, $N=12$). Probabilities are given as in Fig. 1.

Fig. 2. (A) Nombre d'oeufs moyen (\pm erreur standard) comptés dans des sociétés de *Plagiolepis pygmaea* contenant une jeune reine âgée de moins de 9 mois (carrés blancs, $N=21$) et une vieille reine âgée d'au moins un an (carrés noirs, $N=18$). (B) Fécondité moyenne (\pm erreur standard) de reines nouvellement fécondées d'*Iridomyrmex humilis* (carrés blancs, $N=10$) et de reines vieilles âgées d'environ un an (carrés noirs, $N=12$). Les probabilités sont calculées comme dans la fig. 1.

DISCUSSION

Ainsi, chez les espèces monogynes à fondation indépendante, le nombre d'oeufs émis par les reines est très inférieur pendant la période claustrale à ce qu'il sera la deuxième saison, lorsque les premières ouvrières seront venues relayer la reine dans les soins prodigués au couvain. Ces résultats sont d'ailleurs comparables à ceux trouvés chez plusieurs fourmis à fondation indépendante comme *Myrmica rubra* (Brian, 1957), *Solenopsis invicta* (Markin *et al.*, 1973), *Messor ebeninus* (Tohmé, 1975) ou encore *M. barbarus* (Cerdan et Delye, 1987). Chez toutes ces espèces, la fécondité des reines augmente en fonction de leur âge, de celui de leur société et donc du nombre des ouvrières. Toutes ces données sont en accord avec les observations histologiques et anatomiques réalisées chez *Camponotus lateralis* (Palma-Valli et Delye, 1981): le nombre de follicules par ovariole augmente avec l'âge de la reine; on en trouve 2 à 8 chez de jeunes reines âgées de 1 à 3 ans et plus de 20 chez de vieilles reines âgées de 5 à 6 ans. La fécondité des reines est probablement dépendante du nombre des ouvrières qui les nourrissent et qui soignent le couvain.

Les résultats trouvés chez les espèces polygynes à fondation dépendante contrastent fortement avec ceux que l'on vient d'évoquer. Les reines de la fourmi d'Argentine atteignent très vite, c'est-à-dire moins de 2 semaines après leur émergence, leur fécondité maximale. De même, la fécondité des jeunes reines de *P. pygmaea* âgées de quelques mois est au moins aussi importante et peut-être même plus, que celle de reines âgées de plus d'un an. Ces données suggèrent que, contrairement aux reines pratiquant la fondation en solitaire, celles qui se font aider par des ouvrières atteignent dès le début de leur activité ovarienne des taux élevés de fécondité.

Les potentialités reproductrices des reines impliquent évidemment de prendre en compte leur longévité (tableau I). Les espèces monogynes ont une survie souvent très importante, le record appartenant à *Lasius niger* avec 28 ans, mais même les plus fragiles comme les *Myrmecia* vivent au moins 5 ans.

A l'inverse, les reines des espèces polygynes ne dépassent pas 5 ans. Par exemple chez *I. humilis* 90 % des reines nées en mai-juin sont exécutées en avril-mai de l'année suivante. Chez *P. pygmaea*, nous n'avons pas de données précises mais 25 % des "vieilles reines" meurent au cours de la sortie d'hibernation.

Au total, les reines des espèces polygynes dont la fécondité individuelle est plutôt faible et la longévité réduite compensent ces handicaps par une montée en puissance de leur capacité ovarienne extrêmement rapide et même immédiate après la fécondation. Les reines des espèces monogynes adoptent une stratégie différente basée sur une longévité bien plus importante: ce n'est qu'au bout de plusieurs années qu'elles atteignent leur fécondité maximale. Il faut toutefois remarquer que les avantages sélectifs des deux systèmes ne doivent pas se réduire à une étude numérique de la descendance ouvrière mais prendre également en compte la quantité de sexués produits.

LONGEVITE DES REINES		
ESPECES	ANNEES	AUTEURS
espèces monogynes		
<i>Myrmecia</i>	5-6	Haskins & Haskins, 1980
<i>Camponotus lateralis</i>	5-6	Palma-Valli & Delye, 1981
<i>Solenopsis invicta</i>	6-7	Tschinkel, 1987
<i>Camponotus ligniperda</i>	> 7	Keller (non publié)
<i>Ectatomma ruidum</i>	8	Haskins & Haskins, 1980
<i>Messor semirufus</i>	8	Tohmé & Tohmé, 1978
<i>Lasius alienus</i>	8	Janet, 1904
<i>Harpagoxenus sublaevis</i>	10	Buschinger, 1974
<i>Aphaenogaster picea</i>	10	Haskins, 1960
<i>Camponotus perthensis</i>	11	Haskins & Haskins, 1980
<i>Leptothorax</i>	11-20	Plateaux, 1986
<i>Stenamma westwoodi</i>	17-18	Donisthorpe, 1936
<i>Lasius flavus</i>	>22,5	Prescott, 1973
<i>Lasius niger</i>	28	Kutter & Stumper, 1969
espèces polygynes		
<i>Monomorium pharaonis</i>	<1	Peacock & Baxter, 1950
<i>Iridomyrmex humilis</i>	<1	Keller & Passera, 1988
<i>Wasmannia auropunctata</i>	<2	Ulloa-Chacon & Cherix, 1988
<i>Myrmica</i>	1-5	Elmes, 1987
<i>Odontomachus haematoda</i>	4-5	Haskins & Haskins, 1980

Tableau I Table I
Données de la littérature concernant la longévité des reines
Data in myrmecological references regarding queens survivorship

REFERENCES

- Boomsma J.J., Izaaks J.A., 1985. Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**, 19-27.
- Brian M.V., 1957. The growth and development of colonies of the ant *Myrmica*. *Insectes soc.*, **4**, 177-190.
- Buschinger A., 1974. Experimente und Beobachtungen zur Gründung und Entwicklung neuer Sozietäten der Sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.). *Insectes soc.*, **21**, 381-406.
- Cerdan P., Delye G., 1987. La fondation et les premières années du développement de la société de *Messor barbarus* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **305**, s.III, 31-34.
- Donisthorpe H., 1936. The oldest insect on record. *Entomol. Rec. & J. Var.*, **48**, 1-2.
- Elmes G.W., 1987. Temporal variation in colony populations of the ant *Myrmica sulcinodis*. I. Changes in queen number, worker number and spring production. *J. Anim. Ecol.*, **56**, 559-571.

- Haskins C.P., 1960. Note on the natural longevity of fertile females of *Aphaenogaster picea*. *J. N.Y. Entomol. Soc.*, **68**, 66-67.
- Haskins C.P., Haskins E.F., 1980. Notes on female and worker survivorship in the archaic ant genus *Myrmecia*. *Insectes soc.*, **27**, 345-350.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution (Hym. Formicidae). *Naturwissenschaften*, **64**, 8-15.
- Janet C., 1904. *Observations sur les Fourmis*. Ducourtieux & Gout, publ., Limoges, France, 144 p.
- Keller L., 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. Invert. Repr. and dev.*, **13**, 31-38.
- Kutter H., Stumper R., 1969. Hermann Appel, ein leidgeadelter Entomologe (1892-1966). *Proc. 6th Int. Cong. IUSSI*, Bern, 275-279.
- Markin G.P., Dillier J.H., Collins H.L., 1973. Growth and development of colonies of the red imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **66**, 803-808.
- Mercier B., Passera L., Suzzoni J.P., 1985. Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae) II. La fécondité des reines en conditions expérimentales polygynes. *Insectes soc.*, **32**, 349-362.
- Palma-Valli G., Delye G., 1981. Contrôle neuro-endocrine de la ponte chez les reines de *Camponotus lateralis* Olivier (Hymenoptera Formicidae). *Insectes soc.*, **28**, 167-181.
- Peacock A.D., Baxter A.T., 1950. Studies in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). 3. Life history. *Entomol. Mon. Mag.*, **86**, 171-178.
- Plateaux L., 1986. Comparaison des cycles saisonniers, des durées des sociétés et des productions des trois espèces de fourmis *Leptothorax* (*Myrafant*) du groupe *nylanderi*. *Actes Coll. Insectes soc.*, **3**, 221-234.
- Prescott H.W., 1973. Longevity of *Lasius flavus* (F.) (Hym. Formicidae): a sequel. *Entomol. Mon. Mag.*, **109**, 124.
- Tohmé G., 1975. Ecologie, biologie de la reproduction et éthologie de *Messor ebeninus* Forel. (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicidae). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **59**, 171-251.
- Tohmé G., Tohmé H., 1978. Accroissement de la société et longévité de la reine et des ouvrières chez *Messor semirufus* (André) (Hym. Formicoidea). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **286**, D, 961-963.
- Tschinkel W.R., 1987. Fire ant queen longevity and age estimation by sperm depletion. *Ann. Entomol., Soc. Am.*, **80**, 263-266.
- Ulloa-Chacon P., Cherix D., 1988. Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* R. (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes soc.*, **5**, 121-129.