

ACCUMULATION DES CARBOHYDRATES CHEZ LES SEXUES DE PLUSIEURS
ESPECES DE FOURMIS EN RELATION AVEC L'EXISTENCE OU
L'ABSCENCE D'UN VOL NUPTIAL

L. PASSERA¹ & L. KELLER² & A. GRIMAL¹

- 1) Laboratoire d'Entomologie, Univ. Paul Sabatier, UA 0108, 2118 route de
Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France
2) Musée Zoologique, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse

Résumé: On a dosé les carbohydrates et en particulier le glycogène chez des sexués ailés matures de diverses espèces de fourmis au moment de l'accouplement. Il apparaît que la quantité de glucides accumulés, exprimée en pourcentage du poids sec, atteint une valeur très faible chez les gynes d'*Iridomyrmex humilis* et *Cataglyphis cursor* qui ne pratiquent pas le vol nuptial et s'accouplent dans le nid. Au contraire, les mâles de ces deux espèces ainsi que les mâles et les gynes d'autres espèces qui pratiquent un vol d'essaimage, possèdent 3 à 4 fois plus de carbohydrates principalement sous forme de glycogène. Il semble bien que la perte du comportement d'essaimage soit liée à de faibles teneurs en carbohydrates.

Mots clés: carbohydrates, glycogène, sucres libres, contenu énergétique, période de maturation, sexués, vol nuptial.

Summary: Accumulation of carbohydrates in the sexuals of several species of ants in relation to the presence or absence of the nuptial flight.

The dispersal strategy of ants generally makes use of a nuptial flight to bring together the sexes. The energy necessary to accomplish this flight comes from stored carbohydrates. However, in some species, one of the sexes does not fly and mating occurs in the nest. This is the case in *Iridomyrmex humilis* and *Cataglyphis cursor*, in which the virgin queens possess wings but not leave the natal nest. We show in this work that the winged females of these two species accumulate very little carbohydrate during the maturation period occurring between emergence and mating: expressed as a percentage of dry weight at the time of mating, the total carbohydrates reach only 3.2% in *I. humilis* and 2.1% in *C. cursor*. In contrast, the males of these species which fly, possess three to four times more carbohydrates (13.0% and 6.2%, respectively). These latter values are very similar to those found for both sexes of species employing nuptial flights, such several species of wood ants (*Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*), *Lasius* (*L. niger*, *L. flavus*) or *Myrmica scabrinodis* also studied here. It appears that the absence of the mating flight is associated with reduced levels of carbohydrates, specially glycogen.

Key words: Carbohydrates, glycogen, free sugars, energy content, period of maturation, sexuals, nuptial flight.

INTRODUCTION

On sait que le comportement reproducteur des Formicidae comprend de nombreux modèles (Hölldobler et Bartz, 1985). Habituellement, les deux sexes se rejoignent au cours d'un vol nuptial auquel fait suite l'accouplement. Toutefois, le vol nuptial peut disparaître totalement. C'est le cas de nombreuses espèces parasites chez lesquelles les ailes sont d'ailleurs réduites ou absentes comme *Teleutomyrmex schneideri* ou *Plagiolepis xene* (Kutter, 1969). C'est aussi le cas d'espèces libres, en particulier de plusieurs formant des sociétés polydomiques aux frontières floues comme *Monomorium pharaonis* (Peacock *et al.*, 1950) ou *Lasius sakagami* (Yamauchi *et al.*, 1981). Chez d'autres espèces encore le vol d'essaimage est limité à un seul sexe, généralement le sexe mâle qui pénètre dans des sociétés conspécifiques et y féconde les femelles; on peut citer *Cataglyphis cursor* (Lenoir *et al.*, 1988) ou encore des fourmis polydomiques comme la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Newell et Barber, 1913) ou la "crazy ant" *Paratrechina longinodis* (Trager, 1984). On sait d'autre part que pendant le vol les insectes utilisent comme énergie des carbohydrates et/ou des lipides (Bailey, 1975). Les fourmis qui sont habituellement de mauvais voliers utilisent pour leur part des carbohydrates essentiellement sous forme de glycogène (Passera *et al.*, 1989).

Le but de ce travail est d'essayer de trouver une relation chez les sexués de fourmis entre l'importance de la réserve en carbohydrates et l'existence ou l'absence du comportement de vol.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis : Nous avons sélectionné d'une part des espèces dont les deux sexes participent au vol nuptial, d'autre part des espèces dont un seul sexe vole.

La première catégorie comprend trois fourmis rousses des bois, *Formica rufa*, *Formica polyctena*, *Formica lugubris* récoltées dans le Jura suisse, *Lasius niger* récolté près de Lausanne et *Lasius flavus* et *Myrmica scabrinodis* récoltés à Toulouse. Mâles et reines ailées de ces espèces sont capturés lors de vols nuptiaux, alors même qu'ils s'apprentent à s'envoler. Nous sommes ainsi sûrs d'avoir affaire à des spécimens sexuellement matures. Cette précision est importante car elle est la garantie que les sexués ont achevé leur période de maturation dans le nid, donc qu'ils ont stocké le maximum de carbohydrates.

La deuxième catégorie comprend *Cataglyphis cursor* et la fourmi d'Argentine. Concernant *C. cursor*, des mâles ont été capturés le 2 juillet 1987 alors qu'ils volaient à l'entrée d'un nid de cette espèce à Saint-Hippolyte en bordure de l'étang de Leucate dans les Pyrénées-Orientales. La fouille du nid a permis de récolter 14 reines désailées. Or l'on sait que cette espèce est monogyne (Cagniant, 1976; Retana, 1986) sauf justement au moment de l'accouplement. Selon Lenoir *et al.*

(1988), les jeunes reines ailées sont fécondées à l'entrée de leur nid d'origine, y retournent et perdent leurs ailes donnant par là une polygynie temporaire, puis quittent individuellement le nid accompagnées de quelques ouvrières recréant ainsi des unités monogynes. Il est donc tout à fait vraisemblable que nous avons capturé les reines dans les heures ou les premiers jours qui suivent la fécondation et précèdent le bouturage. Nous disposons d'un autre argument montrant qu'il s'agit effectivement de jeunes reines venant d'être fécondées: le poids frais de ces individus était de $26,4 \pm 1,3$ mg alors que Lenoir *et al.* indiquent $19,1 \pm 3,5$ mg pour la reine âgée des sociétés monogynes. On sait que les reines se préparant à la fondation sont habituellement plus lourdes.

Pour ce qui est de la fourmi d'Argentine, les mâles âgés de 7 à 8 jours ont été récoltés dans des nids élevés au laboratoire. Ces mâles sont alors sexuellement mûrs et peuvent voler. Quant aux femelles, nous les obtenons à partir d'élevages orphelinés (Passera *et al.*, 1988). Ces femelles qui en principe ne volent pas, s'accouplent très rapidement, en moyenne $5,1 \pm 1,9$ jours après leur émergence (Keller et Passera, 1988). Celles utilisées dans cette étude étaient fécondées depuis moins d'un jour.

Les dosages : Dès que possible après leur capture, c'est-à-dire après quelques minutes au laboratoire ou quelques heures sur le terrain, les sexués sont tués et séchés 45 minutes à 90° en vue d'inactiver les enzymes. Ils sont ensuite stockés à la température du laboratoire jusqu'au dosage des carbohydrates effectué selon la méthode proposée par Van Handel (1985). Cette technique qui utilise l'antrone comme réactif coloré permet sur un même échantillon de déterminer à la fois les sucres libres et le glycogène. La sensibilité de la méthode est telle qu'elle nous a permis de travailler au niveau individuel sauf pour les mâles de la fourmi d'Argentine pour lesquels nous avons réalisé des pools de deux ou trois individus. Pour chaque espèce et chaque sexe étudié nous nous sommes efforcés d'analyser un minimum de 10 échantillons.

RESULTATS

Carbohydrates : On a séparé sur la figure 1 les sexués impliqués dans un vol d'essaimage de ceux qui ne le sont pas (reines de *C. cursor* et d' *I. humilis*). Dans le premier lot, le pourcentage de carbohydrates par rapport au poids sec varie de 5,4% chez les reines de *L. niger* à 14,9% chez les mâles de la même espèce. Dans le deuxième lot, le pourcentage des carbohydrates ne dépasse jamais 3,2%, donc n'atteint qu'un chiffre très inférieur au score le plus faible enregistré chez un sexué pratiquant le vol nuptial. On peut juger plus raisonnable de faire les comparaisons à l'intérieur du seul sexe femelle puisque les sexués qui ne pratiquent pas le vol nuptial sont des femelles. Le pourcentage moyen des carbohydrates des reines impliquées dans le vol d'essaimage s'établit à $7,7 \pm 2,0\%$ contre $2,8 \pm 0,9\%$ chez les reines des espèces non engagées dans un vol d'essaimage ($Z=6,27$; $P<0,001$). On peut aussi comparer les sexes à l'intérieur d'une même espèce: les mâles de *C. cursor* (ils volent) possèdent 6,2% de carbohydrates alors que leurs femelles (qui ne volent pas) n'en ont que 2,1%. Ceux de la fourmi d'Argentine (ils volent)

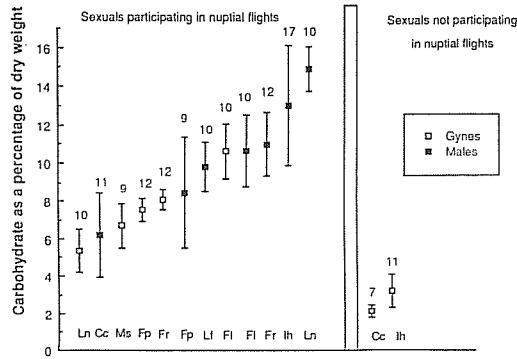


Fig.1: Quantités moyennes de carbohydrates exprimées en pourcentage du poids sec et au moment de l'accouplement, trouvées chez les sexués de *Lasius niger* (Ln), *L. flavus* (Lf), *Cataglyphis cursor* (Cc), *Myrmica scabrinodis* (Ms), *Formica polyctena* (Fp), *F. rufa* (Fr), *F. lugubris* (Fl), *Iridomyrmex humilis* (Ih). Les barres verticales indiquent les écarts types. Le nombre d'individus analysés est indiqué au-dessus de chaque barre.

Mean quantity of carbohydrates as a percentage of dry weight in sexuals at the time of mating in *Lasius niger* (Ln), *L. flavus* (Lf), *Cataglyphis cursor* (Cc), *Myrmica scabrinodis* (Ms), *Formica polyctena* (Fp), *F. rufa* (Fr), *F. lugubris* (Fl), *Iridomyrmex humilis* (Ih). Vertical bars indicate SD. Number of individuals analyzed is given above each bar.

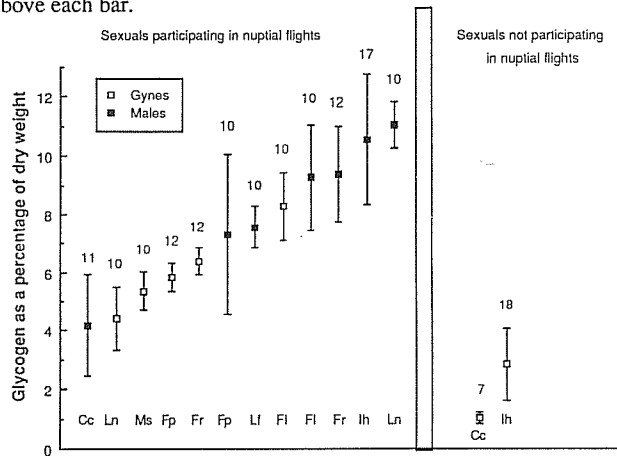


Fig.2: Quantités moyennes de glycogène (exprimées en pourcentage du poids sec) trouvées chez les sexués au moment du vol nuptial. Pour les symboles voir la Fig. 1.

Mean quantity of glycogen as a percentage of dry weight in sexuals at the time of mating. For symbols see Fig. 1.

possèdent 13,0% de carbohydrates alors que leurs reines ailées n'en ont que 3,2% soit 4 fois moins.

Glycogène : La figure 2 présente de grandes ressemblances avec la précédente. Globalement les reines des espèces engagées dans un vol nuptial possèdent presque 3 fois plus de glycogène que celles ne volant pas (6,1% contre 2,3%; $Z=6,9$; $P<0,001$). Ici encore, la valeur la plus forte obtenue chez les sexués ne volant pas (2,8% pour les reines d'*I. humilis*) est très en dessous de la valeur la plus faible enregistrée chez les reines engagées dans un vol nuptial (4,4% pour *L. niger*).

Sucres libres : Bien que moins nets, les résultats sont encore à l'avantage des femelles pratiquant le vol nuptial (Fig.3). Avec une moyenne de 1,6% elles dépassent les femelles privées de vol chez lesquelles on ne trouve que 1,1% de sucres libres ($Z=5,11$; $P<0,001$).

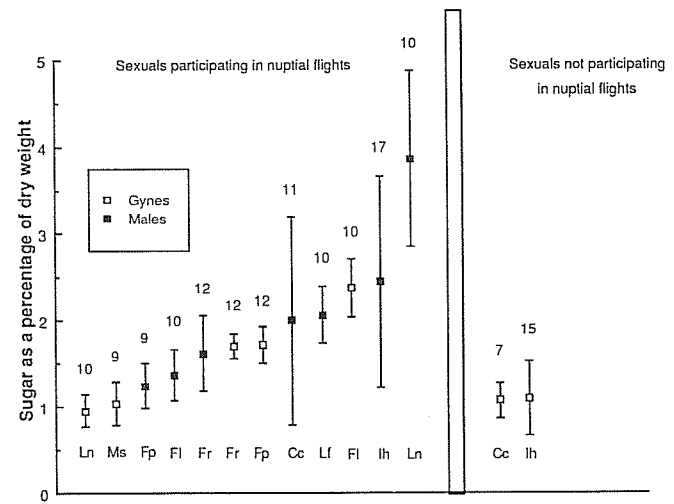


Fig.3: Quantités moyennes de sucres libres (exprimées en pourcentage du poids sec) trouvées chez les sexués au moment du vol nuptial. Pour les symboles voir la Fig. 1.

Mean quantity of soluble sugars as a percentage of dry weight in sexuals at the time of mating. For symbols see Fig. 1.

DISCUSSION

Il semble évident que les sexués engagés dans un vol d'essaimage ont un taux de carbohydrates considérablement supérieur à celui rencontré chez les sexués qui bien qu'ailés restent au sol. Ces fortes différences des carbohydrates représentent avant tout celles du glycogène. Or nous savons que le glycogène représente le principal carburant utilisé lors du vol nuptial. Il est donc tentant de voir dans les faibles concentrations en glycogène trouvées chez les femelles des deux espèces ne pratiquant pas le vol d'essaimage une relation de cause à effet. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les mâles de *C. cursor* et *I. humilis* qui pratiquent le vol d'essaimage possèdent des réserves considérables en glycogène.

Nous avons montré par ailleurs que le stockage des lipides chez les gynés entre l'émergence et l'accouplement est lié au mode de fondation (Passera et Keller, 1988). Les espèces pratiquant la fondation dépendante accumulent beaucoup moins de lipides que celles pratiquant la fondation indépendante. Nous avons ici un autre exemple de stratégie physiologique liée à la fondation: les gynés qui s'accouplent à l'intérieur même de leur société d'origine font l'économie d'une accumulation de carbohydrates. Il en résulte un investissement énergétique par femelle sexuée beaucoup moins élevé que dans le cas d'une fondation indépendante ou même moins élevé que dans le cas d'une fondation dépendante mais avec départ du nid mère.

Un autre point intéressant semble pouvoir être dégagé de ce travail: c'est la différence enregistrée dans les modalités de stockage des réserves entre reines et mâles. Dans un travail antérieur, nous avons montré qu'en ce qui concerne les lipides, les mâles n'en stockent que très peu alors que les femelles en accumulent de grandes quantités, ceci en relation avec l'effort qui leur sera demandé lors de la fondation (Passera et Keller, 1987). Les mâles mourant en général immédiatement après l'accouplement et ne participant pas à l'effort de fondation, il paraît normal qu'ils n'accumulent point de corps gras. Il en va tout autrement, nous venons de le voir, pour les carbohydrates. Les mâles aussi bien que les reines vierges sont impliqués habituellement dans le vol nuptial. Dans certains cas même, les mâles qui s'envolent les premiers attendent plusieurs heures dans des "mating sites" l'arrivée des femelles (male-aggregation syndrome d'Hölldobler et Bartz, 1985). Un phénomène très comparable existe chez *F. lugubris* dans le Jura suisse (Cherix et Keller, en prép.). On conçoit que dans ces conditions les mâles ont besoin d'emmagasiner de grandes quantités d'énergie avant l'envol.

Ces variations notées dans les modalités du stockage tant du corps gras que des carbohydrates mettent en valeur l'importance de la période de maturation des sexués qui se déroule dans le nid entre le moment de l'émergence et celui de l'accouplement. Chacun des deux sexes emmagasine par l'intermédiaire des ouvrières nourrices les substances énergétiques qui sont nécessaires à la réalisation des deux étapes de la multiplication des sociétés: rencontre des sexes précédée ou non d'un vol nuptial et fondation de la nouvelle société. Le niveau atteint par l'importance des réserves peut constituer une indication précieuse sur la nature des comportements qui suivent la période de maturation puisqu'ils peuvent déterminer l'existence ou l'absence d'un vol nuptial et la nature de la fondation de type dépendant ou indépendant.

REFERENCES

- BAILEY E., 1975. Biochemistry of insect flight. 2. Fuel supply. In Candy D.J. and Killy B.A. (eds.) *Insect Biochemistry and function*. Chapman and Hall London, 89-176.
- CAGNIANT H., 1976. Cycle biologique de la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hyménoptères, Formicidae). *Vie et Milieu*, 26, sér. C, 277-281.
- HÖLDOBLER B. et BARTZ H., 1985. Sociobiology of reproduction in ants. In Hölldobler B. and Lindauer M. (eds.) *Experimental Behavioral Ecology*. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 237-258.
- KELLER L. et PASSERA L., 1988. Energy investment in gynés of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Int. J. Invert. Repr. Develop.*, 13, 31-38.
- KUTTER H., 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. *Neujahrsblatt, hrsg. von der Naturf. Ges. Zürich*, 171, 1-62.
- LENOIR A., QUERARD L., PONDICQ N. et BERTON F., 1988. Reproduction and dissemination of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche* (sous presse).
- NEWELL W. et BARBER T.C., 1913. The Argentine ant. *USDA Bureau of Entomol. Bull.*, 122, 98 pp.
- PASSERA L. et KELLER L., 1987. Energy investment during the differentiation of sexuals and workers in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 60, 249-260.
- PASSERA L., KELLER L. et GRIMAL A., 1989. Flight energetics in sexual forms of the ant *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae) (in prep).
- PASSERA L., KELLER L. et SUZZONI J.P., 1988. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes soc.*, 35, 19-33.
- PEACOCK A.D., HALL D.W., SMITH I.C. et GOODFELLOW A., 1950. The biology and control of the ant pest *Monomorium pharaonis* (L.). *Department of Agriculture for Scotland, Misc. Publ. n°17*, HMSO Edinburgh, 51 pp.

- RETANA J., 1986. Estudio de la division del trabajo y de la variabilidad en las colonias de *Cataglyphis cursor* (Hym. Formicidae). Ph D, Univ. Barcelona.
- TRAGER J.C., 1984. A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the continental United States. *Sociobiology*, **9**, 51-162.
- VAN HANDEL E., 1985. Rapid determination of glycogen and sugars in mosquitoes. *J. Am. Mosq. Control Assoc.*, **1**, 299-301.
- YAMAUCHI K., KINOMURA K. et MIYAKE S., 1981. Sociobiological studies of the polygynic ant *Lasius sakagami*. I. General features of its polydomous system. *Insectes soc.*, **28**, 279-296.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 5:63-68 (1989)

PHYSIOLOGIE DES SEXUES FEMELLES DE FOURMIS (HYMENOPTERA; FORMICIDAE) EN RELATION AVEC LE MODE DE FONDATION

L. 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.