

L'EVOLUTION DES RESERVES ENERGETIQUES CHEZ LES
OUVRIERES ET LES SEXUES DE LA FOURMI D'ARGENTINE
(IRIDOMYRMEX HUMILIS) (MAYR) : UNE STRATEGIE EN
RELATION AVEC LE MODE DE FONDATION DES SOCIETES

par

L.PASSERA⁽¹⁾ & L.KELLER⁽²⁾

(1) Lab. d'Entomologie, Univ. Paul-Sabatier, 118 rue de Narbonne,
31062 Toulouse Cedex, France. UA n°333

(2) Musée Zoologique, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17,
Suisse

Résumé : Le poids sec, le rapport corps gras/poids sec et le contenu énergétique du dernier stade larvaire, de la nymphe et de l'adulte ont été mesurés chez les reines, les mâles et les ouvrières de la fourmi d'Argentine, une espèce caractérisée par une fondation de type dépendant. Deux principaux résultats ont été obtenus.

- En ce qui concerne les reines, nous avons montré qu'il existe une accumulation du corps gras entre l'émergence et l'accouplement. Toutefois cette augmentation du contenu énergétique se révèle moins importante chez cette espèce que chez celles qui possèdent une fondation de type indépendant. L'intérêt adaptatif de cette différence est discuté.

- En ce qui concerne les ouvrières adultes, c'est au moment de l'émergence que nous avons rencontré le plus de corps gras. En vieillissant les ouvrières perdent de l'énergie. On peut penser que ces variations sont en relation avec les tâches accomplies par les ouvrières, à l'intérieur et à l'extérieur du nid.

Mots clés : fourmi d'Argentine, sexués, ouvrières, corps gras, contenu énergétique, fondation des sociétés, division du travail.

Summary : The change in energy reserves during the lifetime of workers and sexuals in the Argentine ant : a strategy connected with the foundation mode of the societies.

The dry weight, fat/dry weight ratio and energy content of the last instar larvae, pupae and imago were measured in queens, males and workers of the Argentine ant, a species exhibiting dependent colony foundation. Two major results were obtained.

- Concerning the queens, we have shown that an increase in the amount of fat occurs between the time of emergence and the time of mating. Nevertheless, this increase in the energy content is weaker in the Argentine ant than in species exhibiting independent colony foundation. Adaptive value of this difference is discussed.

- Concerning the adult workers, the highest amount of fat is found at the time of emergence. While aging, the workers lose energy content. We hypothesize that this change is connected with the tasks performed by the workers inside and outside the nest.

Key words : Argentine ant, sexuals, workers, fat body, energy content, foundation of societies, division of labour

INTRODUCTION

Le bilan énergétique d'une société de fourmis fait apparaître qu'environ 8 à 16% de la dépense énergétique est consacrée à l'élevage des nouveaux individus (MacKay, 1985).

La connaissance de la part de l'investissement consacrée à la production des reines, des mâles et des ouvrières permet d'alimenter deux types de discussion:

-) Celle relative aux travaux de Trivers et Hare (1976) qui soutiennent que chez les Hyménoptères sociaux, la reine et les ouvrières peuvent être en conflit sur la part respective de l'investissement à consacrer à l'élevage de chacun des deux sexes.

-) Celle relative aux conditions physiologiques qui gouvernent les divers modes de fondation chez les fourmis (Hölldobler et Wilson, 1977). D'une manière générale on peut considérer qu'il existe deux grands types de fondation: celui où la jeune reine après avoir effectué le vol nuptial s'isole dans une logette et élève elle-même la première génération d'ouvrières; on parle alors de fondation indépendante; celui où la jeune reine ayant effectué ou non le vol nuptial se fait aider par des ouvrières pour élever la première génération d'ouvrières; il s'agit alors d'une fondation dépendante. On peut s'attendre à ce que les reines impliquées dans ces deux types de fondation présentent des stratégies d'accumulation des réserves sensiblement différentes.

Dans le présent travail, nous nous intéresserons surtout à ce deuxième aspect en étudiant l'évolution du contenu énergétique des individus depuis la fin de la vie larvaire jusqu'à la vie adulte chez les ouvrières et les sexués de la fourmi d'Argentine.

Cette espèce est caractérisée par l'absence de vol nuptial (Newell et Barber, 1913). L'accouplement a donc lieu dans le nid. Les reines sont alors âgées de $5,1 \pm 2,0$ (N = 36; Keller et Passera, 1988). Très vite les ailes tombent et la ponte débute. Les nouvelles reines restent donc dans leur nid d'origine dont elles augmentent le degré de polygynie.

MATERIEL ET METHODE

A partir d'élevages réalisés au laboratoire dans des conditions exposées ailleurs (Passera *et al.*, 1987) nous avons sélectionné des larves du dernier stade, des prénymphe, des nymphes blanches à oeil noir et des imagos à l'émergence âgés de moins

de 24 heures pour chacune des trois castes. Nous avons également retenu des sexués mâles et femelles au jour de l'accouplement. Quant aux individus âgés, il s'agissait pour les reines fécondes de sujets élevés depuis au moins un an au laboratoire et pour les ouvrières de sujets choisis au hasard dans des élevages de masse.

Le poids du corps gras a été mesuré selon la procédure mise au point par Peakin (1972). Les différences pesées permettent d'estimer les poids frais et sec et celui du résidu. Des carbohydrates et protéines ont été effectuées à l'aide d'une balance Mettler sensible à $\pm 1 \mu\text{g}$.

La valeur calorifique des individus est calculée selon les données de Peakin (1972) et Beroni-Urbani *et al.* (1978). Un gramme de corps gras est équivalent à 39,33 KJ et le résidu sec, c'est-à-dire les carbohydrates plus les protéines valent 16,83 KJ pour un gramme.

RESULTATS

1° - Poids sec des individus

La figure 1 montre qu'entre le dernier stade larvaire et l'émergence, le poids sec des trois formes (reine, mâle et ouvrière) décroît : si une larve de reine pèse 2 fois plus que celle d'un mâle et 6,2 fois plus que celle d'une ouvrière, à l'émergence le jeune adulte reine ne pèse plus que 1,7 fois plus que le jeune mâle et 5,2 fois plus que la jeune ouvrière. Les processus morphogénétiques et physiologiques qui accompagnent la nymphose royale sont donc plus coûteux que dans les autres castes.

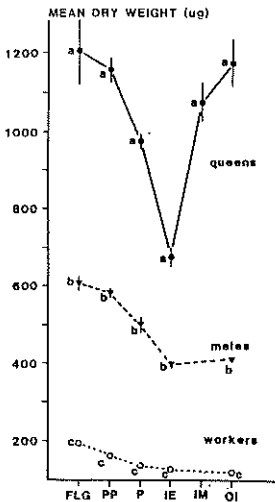


Fig. 1: Poids sec moyen en μg des reines, des mâles et des ouvrières.

FLG = larve du dernier stade; PP = prénymphe; P = nymphe; IE = imago à l'émergence; IM = reine lors de l'accouplement; OI = imago âgé.

Chaque point représente une moyenne d'au moins 10 échantillons; chaque échantillon comprend respectivement 1 individu (pour les reines), 5 individus (larves d'ouvrières et de mâles), 7 individus (ouvrières à l'émergence) 10 individus (prénymphe et nymphes ouvrières) ou 100 individus (ouvrières âgées). Les points homologues des trois courbes suivis d'une lettre différente sont significativement différents entre eux (Duncan's Multiple Range Test). Les erreurs standards lorsqu'elles sont assez grandes pour être représentées sont figurées par une barre verticale.

Après l'émergence le poids sec des reines augmente fortement, celui des mâles légèrement alors que celui des ouvrières continue à décroître.

2° - Le corps gras

La mesure du corps gras constitue un bon indice de l'importance des réserves énergétiques des individus (Peakin, 1972, Nielsen *et al.*, 1985). La figure 2 révèle qu'à la fin de la vie larvaire les reines, les mâles et les ouvrières ont le même pourcentage de corps gras (respectivement 25,6 %, 25,0 % et 24,8 %).

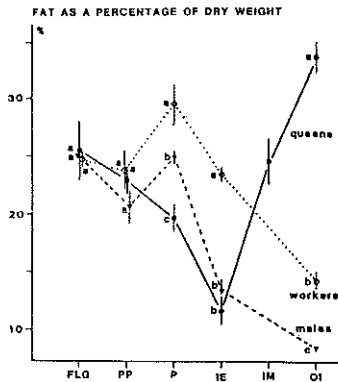


Fig 2 : Pourcentage du corps gras per rapport au poids sec. Même légende que pour la figure 1.

Cette teneur en corps gras baisse légèrement pour les trois formes au moment de la prénymphose. Lors de la nymphose seules les reines perdent des réserves, toujours à cause de l'édification du système reproducteur. Ce sont alors les ouvrières qui ont le plus fort pourcentage de corps gras. Après l'émergence le processus s'inverse : ouvrières et mâles perdent des réserves alors que les reines accumulent fortement du corps gras.

3° - Contenu énergétique global

On retrouve des courbes comparables à celles obtenues pour la mesure du poids sec (fig. 3).

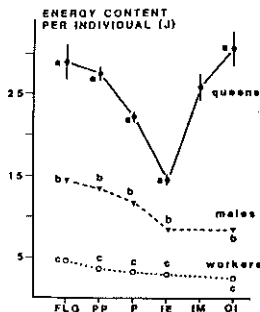


Fig 3 : Contenu énergétique individuel en joules. Même légende que pour la figure 1.

DISCUSSION

On peut tirer de ce travail deux types de commentaires ayant trait aux ouvrières, aux reines et au coût relatif des sexués.

1° - L'évolution du contenu énergétique des ouvrières

Le point le plus marquant est l'accumulation de corps gras pendant la nymphose, si bien que l'ouvrière est plus riche en énergie lors de l'éclosion qu'à n'importe quel autre moment de sa vie adulte. On peut penser qu'ainsi l'ouvrière est immédiatement utilisée au sein de sa société. Bien que nous n'ayons pas réalisé d'observations particulières on peut penser qu'à l'image des autres fourmis, l'ouvrière nouveau-née de la fourmi d'Argentine consacre les premiers jours de sa vie à des tâches domestiques à l'intérieur du nid (Passera, 1984). L'abondance du corps gras peut par exemple favoriser la vitellogenèse, l'état de nourrice associé à celui de pondreuse étant assez répandu (Hohorst, 1972; Ceusters *et al.*, 1981; Billen, 1982; Fresneau, 1984). Nos résultats sont semblables à ceux exposés par Porter et Jorgensen (1981) chez *Pogonomyrma mayrii* ou par Mackay (1985) chez *P. subnitidus* et *P. rugosus*. Chez ces trois granivores on relève une perte du poids sec et/ou une diminution des réserves lipidiques lorsqu'on compare les jeunes ouvrières du service intérieur aux vieilles ouvrières du service extérieur. La situation est analogue chez la granivore européenne *Messor sancta* : les jeunes ouvrières du nid, plus lourdes (1,5 mg en moyenne) que celles plus âgées récoltées sur la piste (1,0 mg en moyenne), possèdent deux fois plus de corps gras (14% contre 7%) (Passera, non publié).

Ce n'est que lorsque les ouvrières ont restitué l'énergie stockée au profit du couvain qu'elles accéderont à la fonction de fourrageuse. Cette tâche comprend de nombreux risques du fait de la prédation et des dangers inhérents à la fonction (Porter et Jorgensen, 1981; Schmid-Hempel et Schmid-Hempel, 1984). Il est sûrement moins risqué pour la fourmière d'y investir des individus vidés d'une grande partie de leur énergie.

2° - L'évolution du contenu énergétique des reines

Concernant les reines, l'évènement majeur est sans doute l'accumulation des réserves entre l'émergence et l'accouplement. Le gain de poids sec entre l'émergence et l'accouplement atteint 146% et

le corps gras représente 25% du poids sec lors de ce même accouplement.

Ces valeurs peuvent sembler élevées. Pourtant il n'en est rien lorsqu'on les compare à celles relatives à des espèces à fondation indépendante. Le gain de poids sec chez *Lasius flavus* atteint 335 % (Nielsen *et al.*, 1985) et 388 % chez *Lasius niger* (Boomsma et Isaaks, 1985); le pourcentage du corps gras s'élève à 42 % chez *L. niger* (Boomsma et Isaaks, 1985), à 51 % chez *Tetramorium caespitum* (Peakin, 1972) et même à 60 % chez *Lasius flavus* (Nielsen *et al.*, 1985). Chez ces espèces à fondation indépendante il y a donc de 1,7 à 2,4 fois plus de réserves lipidiques que chez la fourmi d'Argentine. Il semble peu probable que ces différences soient dues à l'appartenance des espèces étudiées à des familles différentes (Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae) encore que l'on puisse imaginer entre elles des différences physiologiques. Nous proposons plutôt l'hypothèse d'une stratégie différente liée au mode de fondation. Les espèces à fondation indépendante accumulent d'abondantes réserves sous forme de corps gras car la charge d'élever les premières ouvrières leur incombe totalement. Au contraire chez la Fourmi d'Argentine les reines sont fécondées dans le nid même car il n'y a pas de vol nuptial. De ce fait les jeunes reines sont immédiatement aidées par des ouvrières. Elles n'ont donc pas besoin de posséder des réserves propres en abondance. On remarquera d'ailleurs qu'elles continuent à grossir et à accumuler des réserves après la fécondation ce qui n'est pas le cas des espèces à fondation indépendante. Bien entendu ces différentes stratégies dans le mode de fondation doivent être examinées dans le cadre évolutif qui conduit de la monogynie à la polygynie. En effet les fondations indépendantes conduisent plutôt à l'établissement de sociétés monogynes alors que les fondations dépendantes favorisent la réalisation de la polygynie (Hölldobler et Wilson, 1977). Le mode d'investissement choisi lors du développement des sexués, avec ses deux alternatives, accumulation ou non de réserves énergétiques, est donc peut-être lié au degré de polygynie de la société (voir Keller et Passera, sous presse).

REFERENCES

- BARONI-URBANI C., JOSENS G. et PEAKIN G., 1978. Empirical data and demographic parameters. In : M.V. BRIAN (ed.), Production ecology of ants and termites, Cambridge University Press, 5-44.
- BILLEN J., 1982. Ovariole development in workers of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Insectes soc., 29, 86-95.
- BOOMSHA J.J. et ISAAKS J.A., 1985. Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 18, 19-27.
- CEUSTERS R., BERTRANDS H., PETIT H. et VAN DE PEER H., 1981. Polyéthisme chez *Formica polyctena* et *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). Stratification des ouvrières dans le nid selon leur état physiologique par rapport à un gradient de températures. Assemblée gén. Section française UIEIS, Toulouse, 38-43.
- FRESNEAU D., 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym. Formicidae, Ponerinae). Insectes soc., 31, 387-402.
- HÖRST B., 1972. Entwicklung und Ausbildung der Ovarien bei Arbeiterinnen von *Formica (Serviformica) rufibarbis* Fabricius (Hymenoptera : Formicidae). Insectes soc., 19, 389-402.
- HÖLDOBLER B. et WILSON E.O., 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften 64, 8-15.
- KELLER L. et 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). Intern. J. Invert. Reprod. Develop. (sous presse).
- MACKAY W.P., 1985. A comparison of the energy budgets of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). Oecologia, 66, 484-496.
- NEWELL W. et BARBER T.C., 1913. The Argentine ant. USDA Bureau of Entomology Bull., 122, 98 pp.
- NIELSEN W., SKYBERG N. et PEAKIN G., 1985. Respiration in the sexuals of the ant *Lasius flavus*. Physiol. Entomol., 10, 199-204.
- PASSERA L., 1984. L'organisation sociale des fourmis. Privat, Toulouse, 360 pp.
- PASSERA L., KELLER L. et SUZZONI J.P., 1987. The control of the brood male differentiation in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). Insectes soc. (sous presse).
- PEAKIN G., 1972. Aspects of productivity in *Tetramorium caespitum* L. Ekologia Polska 20, 55-63.
- PORTER S.D. et JORGENSEN C.D., 1981. Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex alwychei*: a disposable caste? Behav. Ecol. Sociobiol., 9, 247-256.
- SCHMID-HEMPERL P. et SCHMID-HEMPERL R., 1984. Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). Insectes soc., 31, 345-360.
- TRIVERS R.L. et HARE H., 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science, N.Y., 191, 249-263.