

REGULATION DU NOMBRE DE REINES CHEZ LA FOURMI
D'ARGENTINE, IRIDOMYRMEX HUMILIS
(HYMENOPTERA; FORMICIDAE)

Laurent Keller¹ et Luc Passera²

1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse.

2) Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier, 118 rte de nNrbonne,
31062 Toulouse Cedex, France

Résumé. Chez la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr), les ouvrières exécutent environ 90% des reines durant la période précédant la production de nouveaux sexués. Un tel comportement n'avait jamais été décrit chez d'autres espèces de fourmis. Ces exécutions ne dépendent ni du poids, ni vraisemblablement de la fécondité des reines. De plus, comme presque toutes les reines sont âgées de moins d'un an au moment des exécutions, il est aussi peu probable que les exécutions soient liées à l'âge des reines. Ces exécutions de reines représentent une perte estimée à environ 8% de la biomasse des sociétés.

Mots-clés: *Iridomyrmex humilis*, exécution de reines, régulation des reines, kin selection

Summary. REGULATION OF QUEEN NUMBER IN THE ARGENTINE ANT, IRIDOMYRMEX HUMILIS (HYMENOPTERA; FORMICIDAE)

Field censuses and laboratory experiments show that in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr), ca. 90 % of the queens are executed by workers in May, at the beginning of the reproductive season. In the laboratory, there was no correlation between the percentage of queens executed and their weight. Queens with high fecundity were executed at a slightly higher rate, but there was not clear relationship between queen fecundity and rate of execution. At the time of execution of queens, nearly all queens were less than one year. Therefore, it is not likely that the age of queens plays any role in the choice that workers make in the queens they executed. Execution of these queens results in a heavy energetic cost for the colony which amounts c. 8% of the total biomass. This behaviour of workers executing nestmate queens is discussed with regard to possible evolutionary significance at the queen and worker levels.

Key-words: *Iridomyrmex humilis*, queen execution, regulation of queen number, kin selection

Introduction

Une colonie d'insectes sociaux peut contenir une (monogynie) ou plusieurs reines fécondées et pondueuses (polygynie). Dans les sociétés polygynes, plusieurs travaux ont montré que la fécondité des reines était inversement proportionnelle à leur nombre dans la société (Passera, 1969; Roisin et Pasteels, 1985; Keller, 1988 a et b; Vargo et Fletcher, 1989).

Sur la base de ces résultats, on peut se demander s'il existe une compétition reproductive entre reines et quels sont les mécanismes responsables de la diminution de la fécondité des reines lorsque leur nombre augmente. L'agressivité intercoloniale est généralement forte chez les espèces monogynes, alors que chez les espèces polygynes, elle est parfois plus faible, voire absente chez certaines espèces comme la fourmi d'Argentine (Hölldobler et Wilson, 1977; Keller et Passera, 1989 a). Toutefois, cette espèce présente un comportement étonnant, qui a attiré l'attention de plusieurs auteurs comme Hamilton (1972) et Fletcher et Ross (1985); dans le sud de la Californie, Markin (1970) a observé que les reines étaient attaquées par les ouvrières et que ces attaques entraînaient parfois la mort des reines. Le but de ce travail est d'étudier si de telles exécutions ont aussi lieu dans la population que nous avons étudiée dans le sud de la France, et, si tel est le cas, d'essayer d'identifier quelles reines sont préférentiellement exécutées par les ouvrières.

Matériel et Méthode

Les sociétés (N=49) ont été récoltées durant les onze relevés effectués entre novembre 1985 et octobre 1987 à Port-Leucate (France) Chaque échantillon consistait en un minimum de 5 nids proches l'un de l'autre. Afin d'obtenir des données fiables sur le nombre relatif de reines par rapport au nombre d'ouvrières, nous avons toujours creusé suffisamment profondément pour ne pas oublier de loges où se trouveraient un nombre élevé de reines.

Une fois ramenées au laboratoire, les sociétés ont été mises en élevage. Nous avons dénombré les reines et mesuré le volume d'ouvrières afin de déterminer leur nombre (1 cm^3 d'ouvrières = environ 650 ouvrières). La composition de ces sociétés a ensuite été suivie durant un mois. Afin de tester si des exécutions de reines pouvaient être observées en laboratoire, nous avons étudié les sociétés récoltées durant les 28 jours qui ont suivi leur mise en élevage dans des conditions identiques à celles décrites dans le chapitre précédent. Le nombre de reines par société a été déterminé 2, 7, 14, 21 et 28 jours après la date de récolte. Afin de tenter de mettre en évidence une éventuelle relation entre le poids ou la fécondité des reines et le choix effectué par les ouvrières des reines qu'elles exécutent, chaque reine a été, avant la mise en élevage, marquée, pesée et soumise à un test d'oviposition similaire à celui décrit par Keller (1988 a).

Toutes les moyennes ont été comparées à l'aide de tests paramétriques lorsqu'elles suivaient une distribution normale (test de Kolmogorov). Les pourcentages ont été transformés en la racine de leur arc-sinus afin d'obtenir une distribution normale. Toutes les moyennes et écarts-types ont été calculés à partir de ces valeurs transformées. Lorsque les valeurs ne suivaient pas une distribution normale, nous avons utilisé un test de Mann-Whitney U.

Résultats

Variations saisonnières du nombre relatif de reines

Dans la Fig. 1 est donnée la proportion de reines pour 1000 ouvrières selon les relevés effectués entre novembre 1985 et octobre 1987. Le nombre relatif de reines

a diminué dans une faible proportion entre novembre 1985 et avril 1986, cette diminution étant probablement due à l'émergence constante de nouvelles ouvrières durant cette période. Durant le mois de mai 1986, nous avons observé une très forte baisse du nombre relatif de reines. La valeur trouvée le 22 mai 1986 (1,0 reine/1000 ouvrières) est significativement inférieure à la valeur du 5 mai 1986 (10,3 reines/1000 ouvrières; Mann-Whitney U; $P < 0,01$). Comme le nombre d'ouvrières n'a pu augmenter que dans une faible proportion durant cette période, nous pouvons conclure qu'il y a eu une forte diminution du nombre de reines. Si l'on estime que le nombre d'ouvrières est resté constant pendant ces 17 jours, cela signifie qu'environ 90% des reines ont disparu durant cette période.

Le relevé effectué 15 jours plus tard (8 juin 1986) montre que le nombre relatif de reines a de nouveau augmenté. Sur les 23 reines récoltées lors du relevé du 8 juin, nous avons dénombré 12 reines désaillées, 9 reines ailées et 2 reines n'ayant plus qu'une seule paire d'ailes. Ces reines ailées sont de jeunes reines qui ne se sont pas encore accouplées avec des mâles puisque les reines perdent généralement les ailes rapidement après l'accouplement. Ces résultats nous permettent de conclure que l'augmentation du nombre relatif de reines est due à l'émergence des nouvelles reines. Le relevé du 8 juin 1986 a aussi permis de mettre en évidence la présence d'un nombre important de nymphes de sexués mâles et femelles. L'émergence de ces sexués femelles est responsable du fort accroissement du nombre relatif de reines observé lors du relevé suivant (20 juin 1986), où le nombre de reines/1000 ouvrières a atteint la valeur de 16,3. Les relevés effectués en 1987 ont donné des résultats semblables à ceux de 1986. Le nombre relatif de reines a, dans un premier temps, diminué de 14,4 à 3,0 reines/1000 ouvrières entre le 15 octobre 1986 et le 7 avril 1987 pour finalement atteindre une valeur de 1,0 reine/1000 ouvrières le 27 avril 1987. Cette dernière valeur est similaire à celle obtenue en 1986, mais la réduction du nombre de reines a eu lieu un mois plus tôt en 1987 qu'en 1986. En 1986, les premières larves de mâles étaient présentes lors du relevé effectué le 5 mai, alors que les premières larves de reines n'étaient visibles que le 23 mai. En 1985, les premières larves de sexués ont été récoltées lors du relevé du 23 mai, alors qu'aucune larve de sexué n'était présente lors du relevé précédent (8 avril).

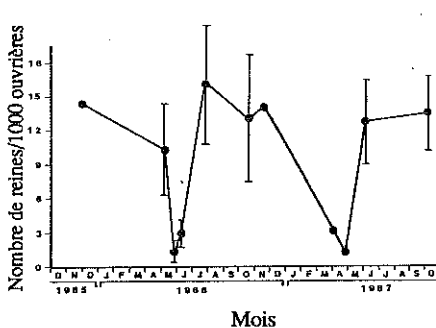


Fig. 1. Evolution du nombre relatif de reines entre novembre 1985 et novembre 1987. L'écart-type est donné lorsqu'il y a plus de trois sociétés par échantillon.

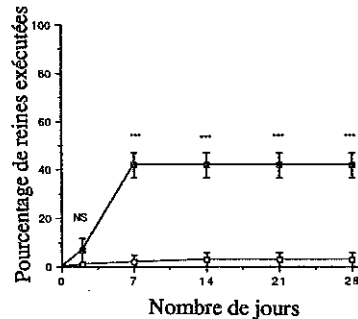


Fig. 2. Mortalité dans les sociétés récoltées entre les 5 et 22 mai ($N=9$) (carrés noirs) et les autres sociétés (carrés blanc) ($N=17$). ***= $P < 0,001$; NS= $P > 0,05$.

Exécution de reines par les ouvrières en laboratoire

Afin d'étudier les mécanismes responsables de la diminution du nombre de reines, nous avons mis en élevage l'ensemble des sociétés récoltées en 1985 et 1986 (49 sociétés récoltées les 30 mars 1985, 8 avril 1985, 23 mai 1985, 15 octobre 1985, 1er décembre 1985, 5 avril 1986, 5 mai 1986, 8 juin 1986, 8 juillet 1986, 22 août 1986 et 15 octobre 1986; nombre total de reines : 1300). Ces sociétés ont été régulièrement contrôlées afin de tenter d'observer des exécutions de reines par des ouvrières.

En 1986, la réduction du nombre de reines observée sur le terrain s'est déroulée entre les 5 et 22 mai. Une semaine après leur mise en élevage, nous avons observé une forte mortalité ($37 \pm 4\%$; $N=9$; moyenne \pm écart-type; calculé à partir des valeurs transformées (voir analyses statistiques) dans les sociétés récoltées le 5 mai (Fig. 2). La mortalité dans ces sociétés était significativement supérieure à celle observée dans les sociétés récoltées aux autres dates ($3 \pm 2\%$; test de t ; $P < 0,001$; calculé à partir des valeurs transformées). La forte mortalité observée le 5 mai est due à l'exécution de reines par les ouvrières. Nous avons en effet observé un nombre élevé de reines attaquées et tuées par des ouvrières dans les sociétés récoltées le 5 mai.

Les résultats obtenus en 1985 sont similaires à ceux obtenus en 1986. Après 4 semaines d'élevage en laboratoire, la mortalité des reines était très faible ($3 \pm 2\%$; $N=19$), excepté dans les sociétés récoltées les 30 mai et 8 avril ($N=4$) où nous avons observé une mortalité de $66 \pm 2\%$ (test de t ; $P < 0,001$). Dans ces quatre sociétés, les ouvrières ont aussi attaqué des reines qui n'étaient apparemment pas blessées. Les colonies dans lesquelles des exécutions de reines ont été observées avaient été récoltées un mois plus tôt en 1985 qu'en 1986. Il est probable que dans la nature, les exécutions ont aussi eu lieu plus tôt en 1985 qu'en 1986. D'autre part, les relevés effectués en 1987 montrent que la diminution du nombre relatif de reines dans les sociétés naturelles a eu lieu environ un mois plus tard qu'en 1986. Ces différences sont vraisemblablement dues à des variations climatiques annuelles, celles-ci étant aussi responsables des différences annuelles dans l'calendrier de développement du couvain (Keller et Passera, observations personnelles).

Ces résultats soulèvent une question importante : le statut physiologique des reines joue-t-il un rôle dans le choix que les ouvrières effectuent par rapport aux reines qu'elles exécutent? Afin d'aborder cette question, nous avons tenté de mettre en évidence une différence de poids ou de fécondité entre les reines exécutées et les reines non-exécutées. Pour ce faire, nous avons pesé les 52 reines d'une des sociétés récoltées le 5 mai 1986 et les avons séparées en fonction de leur poids (4 catégories de poids), les reines de chaque catégorie étant marquées d'une couleur différente. Après le marquage, toutes les reines ont été remises ensemble dans leur société d'origine. La même démarche a été effectuée avec les 77 reines de l'autre société récoltée à la même date, mais cette fois, les reines ont été classées d'après leur fécondité (5 classes de fécondité).

Dans les deux sociétés, les ouvrières ont exécuté 37% des reines. Une analyse statistique indique que la proportion des reines exécutées n'était pas dépendante du poids (Fig. 3; $X^2(3)=3,810$; $P=0,283$), mais dépendante de la fécondité (Fig. 4) $X^2(4)=9,776$; $P=0,044$). Il apparaît sur la Fig. 4 que les reines ayant une forte fécondité (plus de 10 oeufs pondus durant le test d'oviposition) sont exécutées dans une proportion plus élevée. Toutefois, il convient de considérer avec une certaine précaution les résultats concernant l'influence de la fécondité. Chez *I. humilis*, la fécondité des reines est variable dans le temps (Keller, observations personnelles) et dans ce travail la fécondité des reines a été estimée sur un unique test d'oviposition.

De plus, comme la probabilité d'une corrélation entre la fécondité et la proportion de reines exécutées est à la limite du seuil de 5%, il ne nous paraît pas possible d'affirmer que les reines ayant une forte fécondité sont préférentiellement éliminées. Toutefois, ces données permettent de conclure que l'exécution des reines n'est pas seulement la conséquence de l'élimination de reines ayant une faible fécondité.

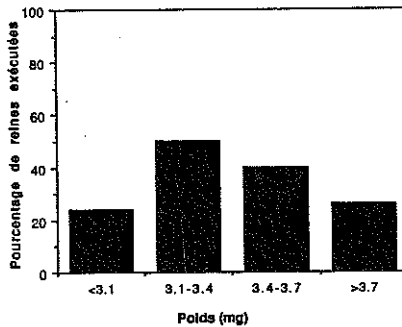


Fig. 3. Pourcentage d'exécutions en fonction du poids des reines

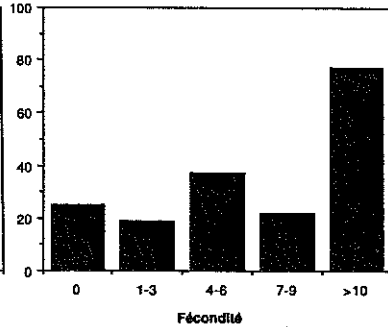


Fig. 4. Pourcentage d'exécutions en fonction de la fécondité des reines.

Discussion

Cette étude, menée parallèlement sur le terrain et en laboratoire, a permis de montrer que chez *I. humilis*, les ouvrières exécutaient environ 90% des reines juste avant la période de production des sexués. Le poids des reines ne joue pas de rôle dans la sélection des reines que les ouvrières exécutent. Dans notre expérience les reines ayant une fécondité élevée ont été exécutées dans une proportion plus élevée, mais comme il a été mentionné dans les résultats, la probabilité grande d'erreur (4,4%) ainsi que les problèmes méthodologiques inhérents à la mesure de la fécondité des reines ne permettent pas de conclure de manière certaine à un lien entre la fécondité des reines et la proportion d'exécutions. Un autre paramètre pourrait éventuellement influencer le choix des ouvrières : l'âge des reines. Toutefois, cette hypothèse semble improbable dans notre cas. En effet, comme environ 90% des reines sont exécutées, et remplacées par de nouvelles reines, cela signifie que l'année suivante, au moment de l'exécution des reines, environ 90% des reines auront le même âge, c'est-à-dire un peu moins d'une année. De sorte que les ouvrières n'exécutent pas uniquement des vieilles reines, mais en majeure partie des reines ayant moins d'un an.

Chez *I. humilis*, les reines sortent fréquemment du nid et il arrive souvent qu'elles en changent (Newell et Barber, 1913). Il est donc probable que les coefficients de parenté entre reines et ouvrières du même nid sont maximaux au moment de la production des sexués. Après cette période, les mouvements d'individus entraînent un brassage génétique important dans la population. En vertu de la théorie de sélection de parentèle (Hamilton, 1964 a et b) on pourrait supposer que lorsque le coefficient de parenté entre individus du même nid devient très faible, les ouvrières peuvent augmenter leur "inclusive fitness" en exécutant les reines auxquelles elles sont le moins apparentées. De cette manière, elles favoriseraient la production d'individus qui leur seraient plus apparentés. Il est possible aussi que le

comportement des ouvrières soit induit (d'une façon non déterminée) par les reines. L'exécution de reines par les ouvrières serait ainsi le reflet d'une compétition reproductive entre reines. Ces deux hypothèses présupposent que les ouvrières sont capables de reconnaître les reines en fonction de leur coefficient de parenté. Longtemps, on a considéré que chez les espèces unicoloniales, les individus avaient perdu la capacité de reconnaître les individus homocoloniaux des individus hétérocoloniaux (Hölldobler et Michener, 1980). Toutefois, chez *I. humilis*, la comparaison du niveau d'attrance des ouvrières envers des reines homocoloniales et hétérocoloniales a permis de démontrer que les ouvrières étaient capables de reconnaître les reines homocoloniales des reines hétérocoloniales (Keller et Passera, 1989 a). Seule l'acquisition de nouvelles données génétiques et écologiques permettra de tester les deux hypothèses mentionnées ci-dessus et de comprendre comment l'exécution de reines a pu évoluer chez *I. humilis*.

Remerciements

Nous tenons à remercier D. Cherix, P. Pamilo, R. Rosengren et E. L. Vargo pour de nombreuses suggestions et J.P. Suzzoni pour avoir relu le texte avec beaucoup d'attention. Cette étude a été rendue possible grâce à l'aide financière d'une bourse de l'Université de Lausanne allouée à LK.

Références

- Hamilton, W. D., 1964 a.- The genetical evolution of social behavior, I. *J. Theor. Biol.*, 7, 1-16.
- Hamilton, W. D., 1964 b.- The genetical evolution of social behavior, II. *J. Theor. Biol.*, 7, 17-52.
- Hamilton, W. D., 1972.- Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3, 193-232.
- Hölldobler, B. et Michener, C. D., 1980.- Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: *Evolution of Social Behaviour: Hypotheses and Empirical Tests*, (ed. H. Markl), Dahlem Konferenzen 1980, Verlag Chemie GmbH, Weinheim, pp: 35-58.
- Hölldobler, B. et Wilson, E. O., 1977.- The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.
- Keller, L., 1988.- Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): an experimental study. *Anim. Behav.*, 36, 159-165.
- Keller, L., 1988.- Pouvoir attractif des reines de la fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). Rôle de la polygynie et du statut physiologique des reines. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 79, 93-102.
- Keller, L. et Passera, L., 1989 a.- Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Anim. Behav.*, 37, 733-740.
- Keller, L. et Passera, L., 1989 b. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera; Formicidae). *Oecologia*, 80, 236-240.
- Markin, G. P., 1970.- The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae), in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63, 1238-1242.
- Newell, W. et Barber, T. C., 1913.- The Argentine ant. U.S.D.A. Bureau Entomol. Bull. 122, 98 pp.

- Passera, L., 1969.- Interaction et fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. et de ses parasites sociaux *P. grassei* Le Masne et Passera et *P. xene* St. (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.*, 16, 179-194.
- Roisin, Y. et Pasteels, J. M., 1985.- Imaginal polymorphism and polygyny in the Neo-Guinean termite *Nasutitermes princeps* (Desneux). *Insectes Soc.*, 32, 140-157.
- Vargo, E. L. et Fletcher, D. J. C., 1989.- On the relationship between queen number and fecundity in polygynous colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, 14, 223-232.