

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 173-185 (1986)

LA POLYGYNIE CHEZ PLAGIOLEPIS PYGMAEA LATR.
(Hymenoptera, Formicidae)
LES INTERACTIONS ROYALES ET LA FECONDITE

par

B. MERCIER, L. PASSERA, J.-P. SUZZONI

Laboratoire d'Entomologie
Université Paul-Sabatier
118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex (France)
U.A. n° 333, R.C.P. n° 645

Résumé : La fécondité des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* est meilleure dans le cas de sociétés rendues artificiellement monogynes que dans le cas de sociétés polygynes simples (digynie). La baisse de fécondité est liée à une moindre augmentation du poids pour les reines en situation digyne.

Diverses hypothèses sont testées afin de savoir si la baisse de fécondité en situation polygyne affecte les reines de manière égalitaire. Elles montrent que l'on ne peut mettre en cause chez *P. pygmaea* ni une monogynie fonctionnelle, ni une hiérarchie physiologique entre reines, ni une insuffisance nourricière des ouvrières, ni "l'effet reproductif". Par contre des interférences entre l'état ovarien des reines et leur faculté à abaisser la fécondité des reines concurrentes amènent à envisager l'émission de phéromones inhibitrices : chaque reine d'une société polygyne émettrait à l'intention des autres reines des substances qui, par l'intermédiaire ou non des ouvrières, limiteraient la prise de poids des reines et par suite leur fécondité.

Mots clés : Poids des reines, hiérarchie physiologique, partage de la nourriture, phéromones royales inhibitrices.

Summary : The polygyny of *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae).

The fecundity of the queens of the ant *Plagiolepis pygmaea* is better when the cultures are reared in monogyn condition than when they are reared in digyn condition. The decrease of the fecundity is linked with a lesser increase of the weight for the digyn queens.

Several hypothesis are discussed in order to know if the

decrease of the fecundity in digyn condition affect the two queens in the same way. They prove that is not possible to involve in *P. pygmaea* neither functional monogyny, nor physiological hierarchy between queens, nor the feeding capacities of the workers, nor the "reproductivity effect".

On the other hand the relationship between the ovarian condition of the queens and their capacity to decrease the fecundity of competitive queens induce to think of production of inhibitory pheromones : each queen of a polygyn society should emit to the other queens substances which through the medium of the workers should restrict the increase of their weight and consequently their fecundity.

Key words : *weight of the queens, physiological hierarchy, sharing of food, queen inhibitory pheromones.*

INTRODUCTION

La production de nouveaux individus semble d'autant plus efficace dans les sociétés d'Insectes que l'effectif des adultes femelles est plus réduit. Michener (1964), en choisissant essentiellement ses exemples chez les abeilles et les guêpes a montré que le rapport nombre de larves/nombre d'adultes femelles est d'autant meilleur que la colonie est plus petite. Dans le cas particulier des fourmis la diminution de la puissance reproductrice allant de pair avec l'augmentation de la taille de la colonie a été vérifiée chez *Myrmica rubra* par Brian (1950, 1953) et chez *Leptothorax curvispinosus* par Wilson (1974). Le phénomène n'est d'ailleurs pas général puisque Cole (1984) a montré que chez *Leptothorax allardyei* le rendement des colonies reste stable malgré l'augmentation de la population.

Si on limite la population des adultes femelles à celle des seules reines la productivité mesurée par le nombre d'oeufs émis semble obéir aux mêmes règles : la fécondité *per capita* diminue alors que la polygynie augmente. Cet effet reproductif selon le terme de Wilson (1974) a été vérifié chez *Myrmica rubra* (Brian, 1969), *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1972), *Leptothorax curvispinosus* (Wilson, 1974), *Tetraponera anthracina* (Terron, 1977), ou encore *Iridomyrmex humilis* (Keller et Cherix, 1985).

Dans ce contexte, il importe de savoir si la baisse de fécondité observée dans les sociétés polygynes affecte de manière égalitaire l'ensemble des reines ou si elle obéit à d'autres mécanismes.

MATERIEL et METHODES

1°. - Récolte et mise en élevage

Les colonies récoltées en fin d'hiver sont stockées à 12° jusqu'à leur utilisation. La température d'élevage est de 26,5° et les sociétés sont alimentées avec du miel.

Les colonies naturelles sont divisées en sociétés de 200 ouvrières qui reçoivent selon les cas 1, 2 ou 5 reines. On a pris soin d'utiliser des reines de poids semblable afin que leur potentiel reproducteur soit équivalent puisque l'on sait que la fécondité des reines est liée à leur poids (Mercier *et al.*, 1985). Les reines sont pesées individuellement sur une balance sensible au microgramme.

A partir du jour zéro de la mise en élevage les sociétés sont examinées quotidiennement jusqu'à l'apparition du premier oeuf; on détermine ainsi le délai de ponte : temps en jours qui sépare le dépôt du premier oeuf de la mise en élevage. Les sociétés sont ensuite visitées hebdomadairement afin d'enlever et de compter les oeufs, ceci pendant 5 semaines.

2°. - Appréciation des paramètres ovariens

A l'issue des expériences, les reines sont disséquées dans du liquide de Ringer. Les spermathèques sont écrasées dans une goutte de liquide physiologique puis examinées au microscope à contraste de phase afin d'y rechercher les spermatozoïdes. Les ovaires sont fixés, colorés et montés. On peut alors dessiner l'appareil reproducteur en s'aidant d'une chambre claire. On déterminera alors le nombre d'ovocytes en vitellogenèse puis on mesurera au curvimètre la longueur des ovarioles et de leur vitellarium et au planimètre la surface projetée du plus gros ovocyte terminal.

3°. - Individualisation des pontes

Elle a été effectuée au sein de sociétés polygynes les plus simples possibles, c'est-à-dire possédant deux reines.

La contribution respective de chaque reine à la fécondité de la société est mesurée de la manière suivante : une des deux reines est isolée avec quelques ouvrières à la sortie de l'hiber-

nation; ce lot est nourri avec du miel mélangé à une solution de noir soudan dans de l'huile d'olive. Le colorant se retrouve au bout de quelques jours dans le vitellus des oeufs qui seront ainsi teints en bleu pâle. Une seule prise de miel coloré suffit à marquer les oeufs pendant les cinq semaines que dure l'expérience. L'autre reine nourrie avec du miel non traité pondra des oeufs blancs. Le colorant n'a aucune incidence sur la fécondité puisque dans une série préliminaire de 53 sociétés digynes la meilleure pondreuse a été 28 fois la reine non traitée et 25 fois la reine colorée.

4°. - Stérilisation des reines

La comparaison des fécondités royales peut amener à utiliser des reines rendues stériles. Pour cela nous utilisons une technique déjà mise au point sur cette même fourmi (*Passera*, 1969). Les reines sont irradiées par des rayons γ issus d'une source constituée par du cobalt 60. La dose reçue par les reines est de 50.000 rad en une seule exposition. Cette dose stérilise totalement les reines et permet leur survie pendant au moins la durée de l'expérience (5 semaines).

RESULTATS

1°. - Le degré de polygynie

Plagiolepis pygmaea présente une forte polygynie (fig. 1).

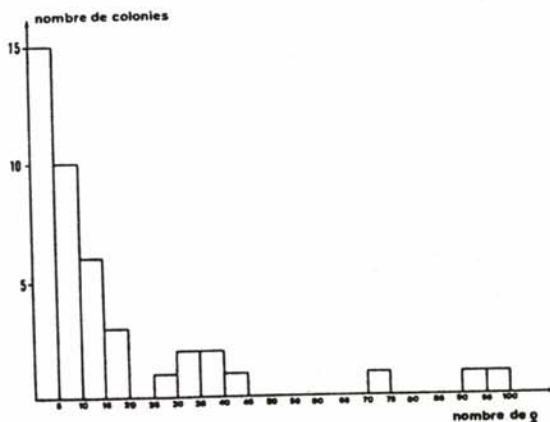


Fig. 1. - Le degré de polygynie chez *Plagiolepis pygmaea*.

Calculé à partir de 43 colonies naturelles le nombre moyen de reines désaillées s'établit à $16,84 \pm 3,43$. L'examen de la spermathèque d'environ 700 reines a été réalisé; nous avons toujours trouvé des spermatozoïdes; ainsi toutes les reines désaillées, y compris dans les sociétés comptant plusieurs dizaines de femelles, sont inséminées et sont susceptibles de participer à la ponte.

2°. - La fécondité des reines des sociétés digynes

Nous disposons de 34 sociétés digynes suivies hebdomadairement pendant 5 semaines. Leur fécondité est comparée à celle de 34 autres sociétés monogynes suivies aussi pendant 5 semaines. Dans ces conditions, la fécondité par reine dans les sociétés digynes s'établit à 123 ± 9 oeufs alors qu'elle atteint 212 ± 17 oeufs dans les sociétés monogynes (fig. 2). La différence est significative ($Z = 4,64$). Ainsi la fécondité individuelle d'une reine en situation monogyne est 1,72 fois plus forte que si elle est élevée avec une autre reine. Il faut remarquer que les différences n'apparaissent qu'à l'issue du deuxième comptage donc après deux semaines d'expérience.

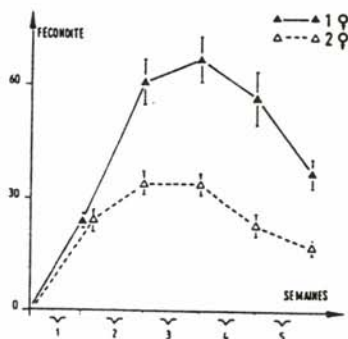


Fig. 2. - Comparaison de la fécondité individuelle des reines élevées en situation de monogynie ou de digynie.

Comparons à présent les poids des reines monogynes et digynes établis chaque semaine lors du comptage des oeufs (fig. 3). Il apparaît nettement que les reines en situation monogyne sont plus lourdes : le poids moyen de ces reines au cours des cinq semaines de l'expérience atteint $1,156 \pm 0,026$ mg alors que celui des reines en situation digyne atteint seulement $1,051 \pm 0,020$ mg. La différence est significative au seuil de $P < 0,001$. Il est clair que la quantité d'oeufs pondus est en relation avec

le poids de la reine.

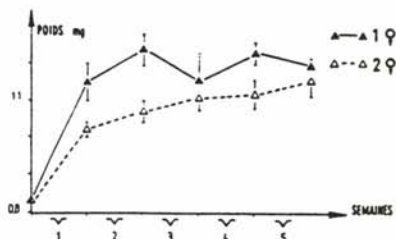


Fig. 3. - Comparaison de l'évolution pondérale individuelle des reines élevées en situation de monogynie ou de digynie.

Il importe de savoir à présent si dans le cas de la digynie chaque reine présente une diminution de la fécondité ou si une des deux reines exerce une répression physiologique abaissant fortement la ponte de sa compagne. Pour cela nous comparons la fécondité de 72 reines marquées appartenant à 36 sociétés digynes. Dans chacune des 36 paires étudiées, une reine (reine A) pond évidemment un nombre d'oeufs supérieur à celui émis par l'autre reine (reine A'). Notre souci est de savoir s'il s'agit là d'une différence significative due à un phénomène de compétition entre les reines ou si elle s'inscrit simplement dans le cadre d'une banale variation individuelle. A cet effet, nous comparons une série de paramètres établis d'une part pour les 36 meilleures pondéuses de chaque paire, d'autre part pour les 36 moins bonnes pondéuses. Ces paramètres sont les suivants :

- Fécondité totale :
Calculée sur les 5 semaines de ponte;
- Délai de ponte;
- Augmentation pondérale maximale :
Différence entre le poids maximal atteint par chaque reine au cours de l'expérience et le poids initial;
- Augmentation pondérale moyenne :
Différence entre le poids moyen de chaque reine (moyenne des poids hebdomadaires) et le poids initial.

Les données, regroupées dans le tableau I, montrent que, pour aucun des paramètres envisagés, il n'apparaît de différence significative entre les reines des paires constituées.

3°. - Comparaison de quelques paramètres ovariens

Au terme de cinq semaines d'expérience, les 72 reines sont disséquées. Leurs ovaires sont montés entre lame et lamelle après coloration au carmin chlorhydrique. Les paramètres pris en compte

	Fécondité totale	Délai de ponte (jours)	Augmentation pondérale maximale (en mg)	Augmentation pondérale moyenne (en mg)
Reines les plus fécondes de chaque paire (A)	137 ± 10	4,6 ± 0,2	0,456 ± 0,060	0,232 ± 0,022
Reines les moins fécondes de chaque paire (A')	119 ± 8	4,8 ± 0,2	0,446 ± 0,082	0,208 ± 0,024
Test de Mann-Whitney	1,88 NS	0,37 NS	0,74 NS	0,77 NS

Tableau I. - La fécondité et le poids des reines élevées en condition digne.

sont regroupés dans le tableau II. On notera qu'il n'y a pas de différence significative entre la série de reines les plus fécondes et celle des reines les moins fécondes pour les paramètres retenus.

Paramètres ovariens	Reines les plus fécondes de chaque paire (A)	Reines les moins fécondes de chaque paire (A')	Test de Mann-Whitney
Nombre total d'ovocytes en vitellogénèse par reine	13 ± 1	11 ± 1	1,36 NS
Nombre maximal d'ovocytes en vitellogénèse dans un ovariole	2 ± 1	2 ± 1	0,12 NS
Longueur du vitellarium le plus long	0,525 mm ± 0,043	0,487 mm ± 0,043	0,28 NS
Longueur de l'ovariole le plus long	3,875 mm ± 0,187	3,875 mm ± 0,125	0,25 NS
Surface projetée du plus gros ovocyte terminal	0,030 mm ² ± 0,003	0,031 mm ² ± 0,003	0,41 NS

Tableau II. - Paramètres ovariens des reines élevées en condition digne.

Ainsi, pour aucun des paramètres concernés, il ne semble pas y avoir subordination d'une reine par l'autre dans le cas d'une polygynie réduite à deux reines de poids voisin en sortie d'hivernage. Deux reines dont les potentialités reproductrices

sont égales émettent des quantités d'oeufs comparables, les différences relevées ne dépassant pas les limites des variations individuelles. Par contre elles émettent beaucoup moins d'oeufs dans cette situation de concurrence qu'en condition monogyne. Une nouvelle expérience au cours de laquelle une des reines est stérilisée va nous permettre d'avancer de nouvelles hypothèses sur les causes de la baisse de fécondité.

4°. - Digynie avec une reine stérile

Nous disposons de trois lots de sociétés dont les reines ont des poids comparables à la fin de l'hivernage :

0,780 \pm 0,017 mg.

- 1er lot : (20 sociétés monogynes) : pas d'irradiation;
 2ème lot : (20 sociétés digynes) : une reine est irradiée;
 3ème lot : (10 sociétés digynes) : pas d'irradiation.

Comparons à présent les fécondités moyennes des trois lots (tableau III). Il est clair que la reine indemne des lots irradiés, bien que confrontée à une reine stérile, a une fécondité fortement diminuée par rapport à une reine en situation monogyne (136 oeufs contre 243). D'autre part sa fécondité est supérieure à celle d'une homologue placée en situation réellement digyne (136 oeufs contre 102). Il semble ainsi que la baisse de fécondité en situation digyne soit due à l'addition de deux facteurs : la présence physique d'une reine concurrente et son fonctionnement physiologique (ponte).

	Fécondité individuelle moyenne des reines	Mann-Whitney
Lot 1 Sociétés monogynes non irradiées	243 \pm 17	} 3,92 S
Lot 2 Sociétés digynes (1 reine irradiée)	136 \pm 3	
Lot 3 Sociétés digynes non irradiées	102 \pm 6	} 2,04 S

Tableau III. - Fécondité des reines élevées en situation monogyne, digyne et faussement digyne (une reine est stérilisée, l'autre non).

La stérilisation d'une reine fait apparaître un autre phénomène; le poids moyen des reines non irradiées passe de 0,780 mg à la sortie de l'hibernation à 1,116 \pm 0,036 mg à la fin de l'expérience soit un gain de poids de 43 %. Dans le même temps les

reines irradiées passent de 0,780 mg à 0,838[±] 0,018 mg soit un gain de poids de 7,43 %. On peut alors se demander si la diminution de fécondité n'est pas liée à une perte de poids.

5°. - Densité royale et prise alimentaire des ouvrières

Dans une société naturelle ou artificielle dont le nombre d'ouvrières n'augmente pas en même temps que celui des reines on peut imaginer que la quantité de nourriture disponible restant fixe, la ration distribuée à chaque reine diminue, entraînant une baisse de fécondité : la seule possibilité pour les ouvrières de pallier cette difficulté est de récolter davantage. C'est ce que nous avons vérifié dans l'expérience suivante. On constitue à la sortie de l'hibernation 8 sociétés de 200 ouvrières qui sont pesées. Trois de ces sociétés reçoivent une reine, les 5 autres reçoivent 5 reines. Les 8 sociétés sont alors nourries avec du miel *ad libitum*. Les 200 ouvrières de chaque société seront pesées à nouveau 3, 6, 9, 12, 24 et 48 heures après le début de l'expérience. Le gain de poids des ouvrières des sociétés monogynes et polygynes est représenté sur la figure 4. On note ainsi qu'en seulement 48 heures les ouvrières des sociétés monogynes ont accru leur poids de 29 % alors que leurs homologues des sociétés polygynes ont augmenté le leur de 50 %. Les ouvrières sont donc parfaitement capables d'ajuster leur comportement de récolte au nombre de reines à nourrir. Si les reines en situation polygyne prennent moins de poids qu'en situation monogyne, la cause n'est pas à rechercher dans un partage de la nourriture, les ouvrières étant parfaitement capables de récolter davantage dans la deuxième situation.

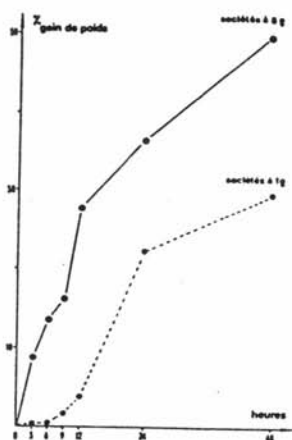


Fig. 4. - Evolution pondérale des ouvrières nourries de sociétés monogynes et polygynes.

DISCUSSION

La baisse de fécondité individuelle des reines dans les sociétés polygynes de fourmis est confirmée avec ici l'exemple de *Plagiolepis pygmaea* qui se comporte comme *Myrmica rubra*, divers *Leptothorax* ou encore *Iridomyrmex humilis*.

Diverses hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette baisse de fécondité.

1°. - Monogynie fonctionnelle

Découverte par Buschinger (1968) chez *Leptothorax gredleri* puis confirmée chez *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger et Winter, 1976), la monogynie fonctionnelle se traduit par la présence dans la même colonie de plusieurs reines inséminées dont une seule est pondreuse.

Cette hypothèse est à rejeter totalement chez *P. pygmaea*. Toutes les reines de cette espèce sont fécondées et toutes émettent des oeufs. Sans aller jusqu'à une stérilité totale, on pourrait concevoir une hiérarchie physiologique aboutissant à un partage inégal de la ponte, certaines femelles étant meilleures pondreuses que d'autres. Nos résultats s'opposent à ce raisonnement. Chez *Plagiolepis pygmaea* nous pensons avoir montré que des reines à potentialité reproductrice identique (de poids égal) élevées en condition de polygynie simple (2 reines) contribuent de manière semblable à l'effort reproductif : rien dans leur fécondité respective, leur délai de ponte, l'état de leurs ovaires... ne permet d'envisager une quelconque hiérarchie physiologique. Dans une société réellement polygyne comme celle des *Plagiolepis* où les seules femelles pondreuses sont les reines inséminées, chaque reine participe de manière égalitaire à la croissance de la société.

Une telle absence de hiérarchie physiologique a été démontrée chez une autre espèce fortement polygyne : *Iridomyrmex humilis* (Keller et Chericx, 1985) : utilisant des tests d'oviposition, ils établissent que dans des sociétés de 5 à 8 reines, s'il existe des reines meilleures pondreuses, les écarts enregistrés se retrouvent quand on compare les performances des reines de sociétés monogynes.

2°. - Partage de la nourriture

Il nous paraît peu probable que les ouvrières sous-alimentent les reines des sociétés polygynes entraînant ainsi une baisse de fécondité : nos résultats montrent qu'en situation de poly-

gynie les ouvrières récoltent davantage de nourriture faisant face ainsi à une augmentation de la demande. Si les reines des sociétés polygynes sont plus maigres il est difficile d'admettre que cela est dû à l'impossibilité des ouvrières de les nourrir correctement.

3°. - "Effet reproductif"

D'après Michener (1964) et Wilson (1974) l'efficacité reproductrice des insectes sociaux est inversement proportionnelle à l'importance de la colonie; selon cette hypothèse -vérifiée essentiellement chez les abeilles- la coordination et l'efficacité des ouvrières seraient abaissées dans des sociétés polygynes plus riches en ouvrières. Cette hypothèse pourrait s'appliquer dans le cas de la fourmi d'Argentine (Keller et Cherix, 1985) puisque les auteurs travaillent avec des sociétés polygynes où le rapport nombre d'ouvrières/nombre de reines reste constant. Ce n'est plus possible chez *Plagiolepis* puisque les sociétés expérimentales monogynes et polygynes possèdent toutes le même nombre d'ouvrières nourrices.

4°. - Inhibition mutuelle de la fécondité

On sait que les reines des Insectes sociaux sont capables d'émettre des phéromones inhibitrices. Chez *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1978, 1980) la reine empêche la ponte par les ouvrières d'oeufs reproducteurs grâce à l'émission de phéromones inhibitrices. On connaît aussi des exemples d'émission de phéromones par des reines à l'intention d'autres reines de la société : chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta* la reine habituellement monogyne exerce une inhibition sur les jeunes reines vierges de sa société : par l'intermédiaire d'une phéromone elle empêche la perte des ailes et freine le développement des ovaires (Fletcher et Blum, 1981). Toujours chez la fourmi de feu, Fletcher et Blum (1983) avancent que la phéromone inhibitrice des reines inséminées agit en réglant la sécrétion et le titre de l'hormone juvénile chez les reines vierges. Un phénomène de même nature pourrait exister chez *Plagiolepis* et régler la fécondité des sociétés polygynes. Chaque reine émettrait une phéromone inhibitrice en quantité proportionnelle à son poids, cette phéromone perçue par les femelles concurrentes limiterait leur prise alimentaire en agissant sur les ouvrières nourrices.

La société polygyne de *Plagiolepis* apparaîtrait dès lors comme un lieu de compétition phéromonale discrète et équilibrée entre reines, à opposer à des sociétés de type monogyne où la lutte plus acharnée qu'elle soit phéromonale ou agonistique aboutit à la survie d'une reine unique.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIAN M.V., 1950. - The stable winter population structure in species of *Myrmica*. *J. Anim. Ecol.*, 19, 119-123.
- BRIAN M.V., 1953. - Brood rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica*. *Physiol. Zool.*, 26, 355-366.
- BRIAN M.V., 1969. - Male production in the ant *Myrmica rubra* L. *Insectes soc.*, 16, 249-268.
- BUSCHINGER A., 1968. - Mono und polygynie bei Arten der gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc.*, 15, 217-226.
- BUSCHINGER A. et WINTER U., 1976. - Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). *Insectes soc.*, 23, 549-558.
- COLE B.J., 1984. - Colony efficiency and the reproductivity effect in *Leptothorax allardycei* (Mann). *Insectes soc.*, 31, 403-407.
- FLETCHER D.J. et BLUM M.S., 1981. - Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science*, 212, 73-75.
- FLETCHER D.J. et BLUM M.S., 1983. - The inhibitory pheromone of queen fire ants : effects of disinhibition on delation and oviposition by virgin queens. *J. Comp. Physiol.*, 153, 467-475.
- KELLER L. et CHERIX D., 1985. - Approche expérimentale de la polygynie chez la fourmi d'Argentine (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes soc.*, 2, 263-279.
- MERCIER B., PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1985. - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* (Latr.) (Hym. Formicidae). I. - La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. *Insectes soc.*, sous presse.
- MICHENER C.D., 1964. - Reproductive efficiency in relation to colony size in Hymenopterous societies. *Insectes soc.*, 11, 317-342.
- PASSERA L., 1972. - Etude de quelques facteurs réglant la fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *Insectes soc.*, 19, 369-388.
- PASSERA L., 1978. - Mise en évidence d'une phéromone inhibitrice de la ponte des ouvrières chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris*, D, 286, 1507-1509.
- PASSERA L., 1980. - La fonction inhibitrice des reines de la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. Rôle des phéromones. *Insectes soc.*, 27, 212-225.

- TERRON G., 1977. - Evolution des colonies de *Tetraoponera anthracina* Santschi (Formicidae Pseudomyrmecinae) avec reines. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 111, 115-181.
- WILSON E.O., 1974. - The population consequences of polygynie in the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Annls Entomol. Soc. Amer.*, 67, 781-786.