

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

LA REPRODUCTION CHEZ LES FOURMIS PONÉRINES

Christian Peeters

School of Biological Science, University of New South
Wales, PO Box 1, Kensington NSW 2033, AUSTRALIA

Résumé. L'étude des fourmis appartenant à la sous-famille primitive des Ponerinae permet de reconstituer quelques étapes de l'évolution des comportements sociaux, en particulier la répartition des rôles reproducteurs et stériles. Les castes reine et ouvrière sont morphologiquement nettes, bien que la divergence entre celles-ci soit peu prononcée dans de nombreuses espèces. De plus, la trophallaxie n'existe pas entre les adultes et les larves d'une société. En conséquence, les reines fécondées et désaillées ne sont pas capables de fonder une nouvelle société sans chasser hors du nid, et elles ont une faible fécondité. Il y a deux importantes modifications de la structure sociale chez les Ponérines: (1) évolution de reines qui n'ont jamais d'ailes (=ergatoïdes); (2) disparition de la caste reine dans un petit nombre d'espèces où la reproduction est effectuée par des ouvrières fécondées (=gamergates). Chez certaines espèces sans reine il y a toujours une seule gamergate dans chaque société, mais chez d'autres espèces il y en a plusieurs et il semble qu'il n'y ait pas de régulation sociale.

Mots clés : fourmis, Ponerinae, reproduction, morphologie, structure sociale.

Summary. Reproduction in ponerine ants

The study of ants belonging to the primitive subfamily Ponerinae provides a unique insight into the evolution of social behaviour, and in particular reproductive division of labour. Queen and worker castes are morphologically distinct, although in several species there is only a limited divergence between them. Trophallaxis does not exist between inhabitants (adults and brood) of a colony. As a result, mated dealate queens are unable to start a new colony without hunting outside the nest, and they have a low fecundity. There are two important modifications of the social structure in ponerine ants: (1) evolution of queens which never have wings (=ergatoid); (2) disappearance of the queen caste in a small number of species - reproduction is carried out by mated workers (=gamergates). In some queenless species there is always only one gamergate per colony, while in others there are several gamergates in each colony, and apparently no social regulation.

Key words : ants, Ponerinae, reproduction, morphology, social structure.

Introduction

L'étude des fourmis primitives présente un intérêt primordial pour la compréhension de l'évolution sociale. La sous-famille des Ponerinae est un groupe paraphylétique qui est à la souche de plusieurs groupes de fourmis évoluées. Certaines espèces ont des caractères archaïques et d'autres des caractères beaucoup plus avancés, tant sur le plan social que morphologique. Donc une étude comparative peut permettre d'obtenir une perspective utile sur la phylogénèse de la répartition des rôles joués par les individus reproducteurs et par les individus stériles.

Chez les fourmis (ainsi que chez les guêpes vespines et quelques abeilles), il existe deux catégories d'adultes femelles - les reines et les ouvrières. Ces castes physiques résultent d'une divergence du développement pendant la croissance larvaire, et représentent une spécialisation de la morphologie adulte pour des rôles différents. Chez la sous-famille des Ponerinae, le dimorphisme entre les castes reine et ouvrière est généralement peu marqué, bien que la différence en apparence externe soit nette (ocelles, ailes et structure du thorax). Reines et ouvrières ont souvent des ovaires similaires, voire identiques, et les ouvrières ont très rarement perdu leur spermathèque. Cette faible différenciation morphologique, qui représente un état primitif, a restreint les possibilités d'élaboration de la structure sociale. Je pense que cette contrainte a aussi entraîné deux modifications évolutives importantes: beaucoup d'espèces de Ponérines ont des reines qui n'ont jamais d'ailes (=reines ergatoïdes), et quelques autres ont remplacé les reines par des ouvrières reproductrices (=gamergates).

Je présente ici un tour d'horizon des caractéristiques des différentes catégories d'individus reproducteurs, et des modalités de reproduction des sociétés. Il est nécessaire de rappeler que toutes les Ponérines chassent leurs proies, avec une gamme étendue de stratégies d'approvisionnement. Certaines espèces ne coopèrent pas et n'emploient pas de pistes, tandis que d'autres chassent en groupe, avec différents niveaux de complexité (PEETERS et CREWE 1987).

Espèces avec reines ailées

L'existence de reines ailées est l'état ancestral chez les Ponerinae. Chez *Amblyopone*, le genre le plus primitif de la sous-famille, les reines ne sont presque pas plus grandes que les ouvrières, bien que leur thorax ait une structure très différente (BROWN 1960). La divergence de taille est plus marquée chez d'autres espèces (par exemple BROWN 1958), et atteint son maximum chez *Brachyponera lutea*, où les reines sont deux fois plus grandes que les ouvrières.

La différenciation morphologique limitée des reines est reflétée dans les modalités de fondation des colonies. Les muscles associés aux ailes ne sont pas très volumineux, et l'autolyse des masses musculaires et des réserves de lipides ne suffit pas à nourrir la première génération d'ouvrières. En plus, la trophallaxie n'existe pas chez les Ponérines, et la reine ne peut pas régurgiter de la nourriture aux larves, qui doivent donc être nourries avec des bouts de proies. En conséquence, une fois fécondées et désaillées, les fondatrices

sont forcées de chasser en dehors de la logette souterraine. Ceci entraîne des risques de prédation et peut être associé à une forte mortalité dans certains habitats. La fondation avec claustration partielle est donc une caractéristique importante des Ponérines. La seule exception est *Brachyponera lutea*, où les reines ont une importante musculature alaire et sont capables de fondation avec claustration complète (HASKINS et HASKINS 1950).

Un autre aspect de cette spécialisation morphologique peu prononcée est le dimorphisme ovarien entre les castes (FRESNEAU 1984). Chez plusieurs espèces (par exemple *Amblyopone australis*, *Pachycondyla obscuricornis*, *Mesoponera australis*), les reines n'ont que 3+3 ou 4+4 ovarioles, ce qui est identique aux ouvrières. Néanmoins, dans d'autres espèces, le nombre d'ovarioles chez les reines a augmenté; chez *Rhytidoponera confusa*, les reines ont 6-8 ovarioles par ovaire, et les ouvrières 2-4; chez *Paltothyreus tarsatus*, les reines ont 13-14 ovarioles par ovaire et les ouvrières 6-7 (PEETERS 1987a). En conséquence, les reines ont une faible fécondité (relativement à celle des sous-familles plus évoluées): chez *Rhytidoponera confusa*, 9 oeufs/jour (PEETERS non publié); chez *Pachycondyla apicalis*, 3 oeufs/jour (FRESNEAU comm. pers.). Cette faible fécondité est aussi le résultat de l'absence de trophallaxie dans les sociétés de Ponérines. Donc les reines doivent se nourrir elles-mêmes des proies rapportées au nid.

La faible fécondité des reines semble être une des raisons principales pour la petite taille des sociétés de fourmis Ponérines - seulement quelques dizaines ou quelques centaines d'ouvrières (chez *Amblyopone silvestrii*- 18 ± 15 (N=30), MASUKO 1987; *Rhytidoponera confusa* (colonies avec reine)- 264 ± 144 (N=65), WARD 1983; *Pachycondyla apicalis* - 87 ± 75 (N=85), FRESNEAU comm. pers.; voir aussi PEETERS 1987a; HÖLDOBLER et WILSON 1990). Très peu d'espèces ont plusieurs milliers d'ouvrières, ainsi par exemple *Brachyponera senaarensis*- 1082 ± 55 (N=14), DEJEAN et al. (MS).

Comme chez les sous-familles plus évoluées, les reines de Ponérines sont capables d'inhiber la reproduction des ouvrières. Chez *Rhytidoponera purpurea* et *Odontomachus affinis*, des ouvrières pondent des oeufs en l'absence de la reine (HASKINS et WHELDEN 1965, BRANDÃO 1983). De plus, les reines fécondées ont un profil comportemental distinct de celui des ouvrières (par exemple *Ectatomma ruidum*; CORBARA et al. 1989).

Espèces avec reines ergatoïdes

Dans un grand nombre d'espèces appartenant à 15 genres de Ponérines, les reines ailées ont été remplacées par des reines qui n'ont jamais d'ailes (PEETERS 1990). La perte des ailes est une modification secondaire qui a entraîné un changement dans la structure du thorax de la caste reine - les sclérites de vol deviennent réduits, et en conséquence le thorax peut ressembler grossièrement à celui des ouvrières. Ces reines ergatoïdes existent dans d'autres sous-familles de fourmis, mais elles sont alors souvent très distinctes des ouvrières à cause de leur plus grande taille (par exemple chez les Myrmicines). Cette distinction est spectaculaire chez les Dorylines et les *Eciton*, où les reines sont appelées "dichthadiiformes." Par

contre, chez les Ponérines, les reines ergatoïdes peuvent être superficiellement semblables aux ouvrières, à cause du dimorphisme limité entre les castes (par exemple chez *Leptogenys*).

La perte des ailes et la simplification du thorax n'ont jamais été associées à une réduction du potentiel reproductif (PEETERS 1990). Comme nous l'avons vu pour les reines ailées, les ovaires ne sont pas toujours plus grands que chez les ouvrières. Néanmoins, chez quelques espèces, les reines ergatoïdes ont beaucoup d'ovarioles et sont devenues très fécondes. Chez *Megaponera foetens*, les reines ont 32 ovarioles par ovaire, et les ouvrières *major* 12-15; les reines peuvent pondre 33 oeufs par jour; la taille des sociétés peut dépasser 1000 ouvrières (PEETERS 1987a). Chez *Leptogenys cf. mutabilis*, il y a plus de 30000 ouvrières par colonie (MASCHWITZ et al. 1989).

L'existence de reines ergatoïdes est associée à trois caractéristiques sociales: (i) la monogynie des sociétés: (ii) la reproduction des sociétés par fission; (iii) la production annuelle d'un très petit nombre de sexuées ergatoïdes. Malheureusement l'étude du comportement de fondation par fission est difficile, et très peu de données sont disponibles chez les Ponérines. Néanmoins, l'ébauche du phénomène qu'on retrouve chez les Dorylines et les *Eciton* est probable: pendant la période d'activité sexuelle, les nouvelles reines s'accouplent dans le nid ou dans sa proximité immédiate - la polygynie qui en résulte est de courte durée, car la colonie se fragmente et redevient monogyne.

Les reines ergatoïdes appartiennent donc, ainsi que les reines ailées, à une caste reproductrice qui est morphologiquement spécialisée. Bien que leur apparence externe peut être intermédiaire entre celle des reines ailées et celle des ouvrières, les ergatoïdes ne sont pas analogues aux intercastes qu'on retrouve chez d'autres fourmis, en particulier les Leptothoracines (PEETERS 1990). Les intercastes sont issus d'une croissance larvaire irrégulière, passant d'un programme de développement de reine à celui d'ouvrière. En conséquence, les intercastes d'une espèce représentent des étapes graduelles dans un continuum qui relie les ouvrières aux reines ailées, et elles existent en même temps que les reines ailées. Ceci n'est pas le cas avec les reines ergatoïdes, avec la seule exception de *Hypoponera eduardi* (LE MASNE 1956).

La valeur adaptative de la perte des ailes n'est pas bien comprise (mais voir BOLTON 1986); cette altération morphologique est associée à une modification du comportement de dispersion, mais représente peut être aussi une réponse aux problèmes de la fondation avec claustration partielle.

Espèces sans reine

Dans un petit nombre d'espèces appartenant à plusieurs genres et tribus, la caste reine a disparu, et certaines ouvrières sont fécondées et se reproduisent. Celles-ci sont appelées "gamergates", afin d'éliminer la confusion entre ouvrières reproductrices et reines ergatoïdes (qui peuvent être très semblables *par l'aspect externe* aux ouvrières), et pour souligner l'existence d'individus qui se reproduisent sexuellement sans appartenir à la caste reine. Dix espèces sans reine ont maintenant été étudiées en détail (Tableau 1), et il devient possible de faire quelques généralisations sur

l'organisation sociale des Ponérines avec gamergates. Les mâles sont toujours ailés et se dispersent parmi les colonies. L'accouplement prend place à l'intérieur ou en dehors des nids. La fécondité des gamergates (en moyenne de 1 œuf/jour) est encore moindre que celle des reines Ponérines, bien que celle-ci varie selon les espèces. Ceci est reflété par la variation de taille des différentes sociétés, en particulier de celles ayant une seule gamergate (Tableau 1). Les gamergates ne travaillent pas à l'extérieur des nids. Les colonies se multiplient exclusivement par bouturage, car une gamergate est incapable (comportementalement et morphologiquement) de fonder une nouvelle société sans l'aide d'ouvrières non-fécondées.

Les espèces sans reine se retrouvent dans deux groupes:

(i) type polygyne: plusieurs gamergates coexistent dans chaque colonie; la proportion varie selon les colonies, ainsi que pendant l'année. Il semble qu'il n'y ait aucune régulation sociale, et n'importe quelle jeune ouvrière présente dans le nid pendant la période d'activité des mâles peut s'accoupler. Seules les ouvrières fécondées pondent des œufs.

Espèces	Taille moyenne des sociétés	Nombre de gamergates	Références
<i>Rhytidoponera confusa</i>	164 ± 208	4 ± 3,5	(1)
<i>R. sp. 12 (proche de mayri)</i>	415 ± 165	23; 21	(2)
<i>Platythyrea lamellosa</i>	115 ± 83	1	(3)
<i>Streblognathus aethiopicus</i>	27 ± 13	1	(4)
<i>Dinoponera quadriceps</i>	66 ± 26	1-6	(5)
<i>Diacamma australe</i>	139 ± 61	1	(6)
<i>Ophthalmopone berthoudi</i>	186 ± 151 **	19 ± 29	(7)
<i>Pachycondyla krugeri</i>	52 ± 20	1	(8)
<i>P. (Bothroponera) sublaevis</i>	9 ± 2,5	1	(9)
<i>Leptogenys schwabi</i>	68 ± 29	6 ± 4	(10)

** les colonies sont polycaliques: taille moyenne des nids individuels.

Tableau 1. Relevé de quelques caractères biologiques chez plusieurs espèces de Ponérines sans reine.

Références: (1) WARD 1983; (2) PEETERS 1987b, PAMILO et al. 1985; (3) VILLET et al. 1990; (4) WARE et al. 1990; (5) ARAUJO et al. 1990; (6) PEETERS et HIGASHI 1989; (7) PEETERS et CREWE 1985; (8) WILDMAN et CREWE 1988; (9) PEETERS et al. MS; (10) ZINI comm. pers.

(ii) type monogyne: une seule ouvrière fécondée est présente dans chaque nid. Le mécanisme de régulation de l'accouplement et de la ponte des ouvrières dans ces sociétés monogynes n'est connu que chez *Diacamma australe*, où un comportement d'agression (sous forme de mutilation des moignons d'ailes) exerce un contrôle social. En effet, toutes les ouvrières éclosent avec ces moignons, mais ceux-ci sont vite arrachés par la gamergate, qui est la seule ouvrière adulte qui les garde (PEETERS et HIGASHI 1989). En plus, la gamergate est capable d'inhiber la ponte des ouvrières non-fécondées.

L'absence de la caste royale est une modification secondaire qui s'est réalisée indépendamment dans plusieurs espèces de cette sous-famille. Dans quelques genres on trouve des espèces avec reine et d'autres espèces sans reine, et même, chez *Rhytidoponera confusa*, certaines colonies ont une reine et d'autres ont des gamergates (WARD 1983). Chez *R. metallica*, les colonies ont toutes des gamergates, bien que des reines soient produites irrégulièrement et semblent n'avoir plus aucune fonction (HASKINS et WHELDEN 1965, WARD 1986). L'élimination des reines est un événement évolutif inattendu, puisque l'élaboration de la complexité sociale chez les fourmis a été rendu possible par une divergence morphologique de plus en plus marquée entre les castes reines et ouvrières. Le remplacement des reines par des ouvrières reproductrices semble en fait être un phénomène d'évolution régressive. Ainsi chez les Ponérines sans reine, la différenciation des rôles reproducteurs et stériles prend place exclusivement au stade adulte, ce qui est analogue au cas de certaines guêpes et abeilles primitives. Donc la répartition du travail n'est pas associée à une spécialisation morphologique - il y a seulement une différenciation physiologique et comportementale, dans laquelle la fécondation est impliquée.

La caste reine n'est disparue que dans un petit nombre d'espèces appartenant toutes à la sous-famille des Ponerinae. La seule exception est *Pristomyrmex pungens*, une Myrmicine japonaise où les ouvrières ne sont jamais fécondées mais sont capables de produire d'autres ouvrières par une parthénogenèse thélytoque (TSUJI 1988). Chez la plupart des fourmis Ponérines, la divergence entre les castes est peu prononcée - donc les ouvrières sont capables de s'accoupler, et comme les reines ont une faible fécondité, une ou plusieurs ouvrières peuvent les remplacer (ce qui est sans doute impossible quand les reines pondent de grandes quantités d'oeufs). Mais il est aussi nécessaire de connaître les circonstances écologiques dans lesquelles les ouvrières sont de meilleures reproductrices que les reines.

Conclusion

La divergence morphologique qui existe entre les castes reine et ouvrière est à la base de l'organisation sociale chez les fourmis. Les différences entre reines et ouvrières ont été accentuées progressivement pendant la radiation adaptative des fourmis. La répartition des rôles reproducteurs et stériles correspond à l'existence de ces deux catégories d'adultes femelles, bien que des modifications secondaires invalident la généralité de cette correspondance. Il est donc nécessaire de distinguer

entre structure et fonction afin d'établir correctement les étapes de l'évolution sociale. Parfois les gamergates sont appelées des "reines", ce qui cache le fait que la caste reproductrice a été éliminée dans quelques espèces.

PEETERS et CROZIER (1988) ont plaidé pour l'usage consistant des termes "reine", "ouvrière" et "caste". A l'heure actuelle ces termes sont employés, ou dans un sens morphologique, ou dans un sens fonctionnel, selon les auteurs.

Références

- ARAUJO, C.Z., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P. 1990. - Données biologiques sur la fondation de colonies de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 6.
- BOLTON B. 1986. - Apterous females and shift of dispersal strategy in the *Monomorium salomonis*- group (Hymenoptera: Formicidae). *J. Natural History*, 20, 267-272.
- BRANDÃO C.R. 1983. - Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* Guérin (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, 30, 193-203.
- BROWN W.L. 1958. - Contributions towards a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bul. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 118, 173-362.
- BROWN W.L. 1960. - Contributions towards a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bul. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 122, 143-230.
- CORBARA B., LACHAUD J.-P., FRESNEAU D. 1989. - Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology*, 82, 89-100.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P., NKOSI N. (MS) - Ecology and behavior of *Brachyponera senaarensis* (Mayr) (Formicidae: Ponerinae) I. Biology and social organization. Submitted.
- FRESNEAU D. 1984. - Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym. Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, 31, 387-402.
- HASKINS C.P., HASKINS E.F. 1950. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Brachyponera (Euponera) lutea* Mayr. *Psyche*, 57, 1-9.
- HASKINS C.P., WHELDEN R.M. 1965. - "Queenlessness", worker sibship, and colony versus population structure in the formicid genus *Rhytidoponera*. *Psyche*, 72, 87-112.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E.O. 1990. - *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- LE MASNE G. 1956. - La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Insectes Soc.*, 3, 239-259.
- MASCHWITZ U., STEGHAUS-KOVAC S., GAUBE R., HÄNEL H. 1989. - A South East Asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hym., Form.) with army ant life habits. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24, 305-316.
- MASUKO K. 1987. - Ecology and Sociobiology of the primitive ant *Amblyopone silvestrii* (Wheeler) (Hymenoptera: Formicidae). Unpublished Ph.D. thesis, Tokyo Metropolitan University.

- PAMILO P., CROZIER R.H., FRASER J. 1985. - Inter-nest interactions, nest autonomy, and reproductive specialization in an Australian arid-zone ant, *Rhytidoponera* sp. 12. *Psyche*, 92, 217-236.
- PEETERS C. 1987a. - The diversity of reproductive systems in ponerine ants. In: Eder J., Rembold H. (eds) *Chemistry and biology of social insects*. Verlag J. Peperny, Munich, pp. 253-254.
- PEETERS C. 1987b. - The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes Soc.*, 34, 75-86.
- PEETERS C. 1990. - Ergatoid queens and intercastes in ants: two distinct adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Insectes Soc.*, in press.
- PEETERS C., CREWE R.M. 1985. - Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi*: an alternative form of eusocial organization. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18, 29-37.
- PEETERS C., CREWE R.M. 1987. - Foraging and recruitment in ponerine ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 94, 201-214.
- PEETERS C., CROZIER R.H. 1988. - Caste and reproduction in ants: not all mated egg-layers are "queens". *Psyche*, 95, 283-288.
- PEETERS C., HIGASHI S. 1989. - Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwissenschaften*, 76, 177-180.
- PEETERS C., HIGASHI S., ITO F. (MS) Reproduction in ponerine ants without queens: monogyny and exceptionally small colonies in the Australian *Pachycondyla sublaevis*. In preparation.
- TSUJI K. 1988. - Obligate parthenogenesis and reproductive division of labor in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens*. Comparison of intranidal and extranidal workers. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23, 247-255.
- VILLET M., HART A.P., CREWE R.M. 1990. - Social organization and division of labour in the Ponerine ant *Platythyrea lamellosa* (Roger). *J. Insect Behav.*, in press.
- WARD P.S. 1983. - Genetic relatedness and colony organization in a species complex of ponerine ants. I. Phenotypic and genotypic composition of colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12, 285-299.
- WARD P.S. 1986. - Functional queens in the Australian greenhead ant, *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 93, 1-12.
- WARE A., COMPTON S., ROBERTSON H. 1990. - The monogynous gamergate social structure of *Streblognathus aethiopicus* Smith (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Insectes Soc.*, in press.
- WILDMAN M.H., CREWE R.M. 1988. - Gamergate number and control over reproduction in *Pachycondyla krugeri* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.*, 35, 217-225.