

**DONNEES PRELIMINAIRES SUR LE COMPORTEMENT
AGONISTIQUE ET REPRODUCTEUR DES DEUX CASTES
DE MÂLES ERGATOÏDES DE LA FOURMI
HYPOPONERA BONDROITI FOREL (PONERINAE)**

K. YAMAUCHI 1, K. KINOMURA 2, B. CORBARA 3,4, K. TSUJI 3

¹*Department of Biology, Faculty of Education, Gifu University, Gifu 501-31 (Japan)*

²*Gifu Aikawa High School, Gifu 501-31 (Japan)*

³*Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture,
Nagoya University, Chikusa, Nagoya 464-01 (Japan)*

⁴*Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Appliquée
Université Paris XIII, 93430 Villetaneuse (France)*

Résumé: *Hypoponera bondroiti* est la seule espèce de fourmi connue à ce jour pour présenter deux castes de mâles ergatoïdes. Les mâles ailés y sont inexistants. Les mâles ergatoïdes majors, qui sont les plus grands individus de la société, sont fortement agressifs entre eux, luttant pour l'occupation du nid. Les minors peuvent coexister dans un même nid sans s'agresser. Ils sont par ailleurs tolérés par les majors. Les deux types de mâles ergatoïdes peuvent s'accoupler avec les deux catégories de femelles reproductrices : reines ailées ou ergatoïdes.

Mots-clés: *Mâle ergatoïde, dimorphisme, Formicidae, comportement agonistique, comportement reproducteur.*

Abstract: Preliminary report on the agonistic and reproductive behaviour of the two castes of ergatoid males in the ant *Hypoponera bondroiti* Forel (Ponerinae).

Hypoponera bondroiti is the only known species of ant having two castes of ergatoid males. Alate males are unknown in this species. Major ergatoid males are the largest individuals in the society, and are highly aggressive among each other, fighting for the occupation of the nest. Minor ergatoid males coexist in the same nest. Moreover, they are tolerated by the major ones. Both kind of ergatoid males can mate with both categories of reproductive females : alate queens and ergatoid queens.

Key-words: *Ergatoid male, dimorphism, Formicidae, agonistic behaviour, reproductive behaviour.*

INTRODUCTION

Chez la plupart des espèces de fourmis, les mâles quittent le nid, s'accouplent à l'extérieur et meurent. Au cours de leur brève vie intranidale, leur répertoire comportemental est la plupart du temps très limité. A l'exception connue des mâles de *Camponotus* spp. qui stockent et redistribuent de la nourriture liquide aux autres membres de la société (HÖLLDOBLER, 1964, 1966), leur contribution aux tâches dans le nid est

généralement nulle. Les mâles de Ponérines n'échappent pas à cette règle (voir en particulier CORBARA et coll., 1989; CORBARA, 1991 sur *Ectatomma ruidum*).

Cependant, un certain nombre de travaux ont révélé que le répertoire comportemental des mâles pouvait être plus riche lorsque ces derniers manifestaient des relations compétitives. C'est ainsi que chez *Pogonomyrmex* spp., les mâles entrent en compétition pour l'acquisition des femelles sur les leks après le vol nuptial (HÖLLDOBLER, 1976; HÖLLDOBLER & BARTZ, 1985). Au sein même du nid, HAMILTON (1979) a observé, chez la Ponérine *Hypoponera punctatissima*, des combats pouvant entraîner la mort d'un des protagonistes. Les mâles en question sont ergatoïdes (ils sont dépourvus d'ailes et ressemblent aux ouvrières de l'espèce) et cohabitent, chez cette espèce, avec des mâles ailés. Plus récemment, des combats de même type, mettant également en jeu des mâles ergatoïdes, ont été mis en évidence chez la Myrmicine *Cardiocondyla* spp. (KINOMURA & YAMAUCHI, 1987; STUART et coll., 1987; YAMAUCHI & KINOMURA, 1992).

Dans ce travail préliminaire, nous présentons les premières données sur le comportement des mâles ergatoïdes de *Hypoponera bondroiti* qui sont de deux types chez cette Ponérine. Il s'agit du premier cas où, chez les fourmis, est rapportée l'existence de deux castes de mâles ergatoïdes, une caste major et une caste minor. De plus, chez cette espèce, il existe trois catégories d'individus femelles : des ouvrières, des reines ergatoïdes (*sensu* PEETERS 1991), c'est-à-dire des femelle reproductrices dépourvues d'ailes, et des reines ailées normales.

MATERIEL ET METHODES

Hypoponera bondroiti Forel est une espèce rare qui niche dans et sous les morceaux de bois en décomposition. Nous en avons récolté une vingtaine de colonies qui proviennent toutes de la même station située à Ogimi, dans l'île d'Okinawa au Japon. Celles-ci ont été installées au laboratoire dans des boîtes d'élevage en plastique dont le fond est recouvert de plâtre. Le nid est figuré par une loge creusée dans ce plâtre et recouvert d'une lame mince de verre rouge.

Pour les observations morphologiques des mâles nous avons pris en compte la largeur de la tête (IT), la longueur de la tête (LT) et la largeur du pronotum (IP).

Les observations comportementales ont été réalisées à l'aide d'une caméra vidéo installée sur une loupe binoculaire. Comme la plupart des nids ne contenaient qu'un seul mâle ergatoïde major, pour observer les interactions entre deux mâles de ce type nous avons procédé par introduction d'un major dans une société déjà pourvue d'un tel mâle. Des expériences de contrôle avaient montré au préalable que des femelles provenant du même nid que le mâle introduit pouvaient être acceptées dans la société d'introduction sans être agressées.

RESULTATS

Dimorphisme des mâles

Les mesures effectuées nous ont permis de distinguer nettement deux castes de mâles présentant des caractéristiques morphologiques distinctes.

Les mâles ergatoïdes majors sont les plus grands individus de la société (IT = 0.68 ± 0.05 mm; LT = 0.82 ± 0.03 mm et IP = 0.40 ± 0.02 mm). Pour comparaison, les mesures relatives aux reines ailées sont les suivantes : IT = 0.55 ± 0.02 mm; LT = 0.65 ± 0.02 mm et IP = 0.45 ± 0.02 mm. Les majors présentent une tête large et allongée en forme de coeur et possèdent de fortes mandibules. Leur corps est de couleur brune avec une tête et un gastre plus sombres.

Les mâles ergatoïdes minors sont de taille comparable à celle des ouvrières (IT de 0.49 ± 0.02 mm contre 0.50 ± 0.02 mm; LT de 0.64 ± 0.04 mm contre 0.60 ± 0.02 mm et IP de 0.32 ± 0.01 mm contre 0.37 ± 0.02 mm). Leur tête est sub-rectangulaire. Le corps est uniformément brun jaunâtre à brun rougeâtre.

Compétition entre mâles ergatoïdes

Major vs major

Six expériences d'introduction ont été réalisées. Dans cinq cas le même scénario s'est répété. Dès que les deux mâles entrent en contact, l'un des deux attaque violemment l'autre à la suite (2 cas) ou non (3 cas) d'une antennation rapide mutuelle. L'attaquant mord son adversaire au niveau d'une patte, d'une antenne, du thorax ou du gastre et souvent replie son gastre pour en amener l'extrémité en contact avec le corps de son adversaire. Dans ce cas, nous n'avons jamais observé de goutte liquide émise comme dans le cas de *Cardiocondyla wroughtoni* (YAMAUCHI & KAWASE, 1992). Le rôle de la flexion du gastre reste donc inexpliqué. Au cours de ces interactions agonistiques les autres membres de la société n'interviennent pas. Les combats se terminent par la fuite hors du nid d'un des protagonistes. Dans 3 cas sur 5, le résident est victorieux.

La sixième expérience d'introduction s'est déroulée différemment. Le mâle major introduit est immédiatement très agressif vis-à-vis du major résident qui fuit à plusieurs reprises. Parallèlement, le major étranger est soumis à de nombreuses attaques et piqûres de la part des reines désailées. La dominance s'inverse progressivement, le mâle résident exerçant alors des antennations rapides et des montes avec recherche génitale sur le mâle étranger. Le mâle introduit ne cherche pas à fuir le nid; plus d'une semaine après la période d'enregistrement vidéo, il présente toujours un comportement de soumission par rapport au major résident.

Major vs minor

Si le plus grand nombre de rencontres major-minor n'aboutissent à aucune interaction particulière les montes des minors par les majors sont assez fréquentes. Cependant, les majors n'attaquent jamais les minors et ces derniers ne fuient jamais les majors. Dans le cas de l'expérience d'introduction major/major atypique relatée plus haut, le major étranger qui, au début de son introduction dans le nid, manifestait de nombreuses postures de monte vis-à-vis des deux minors résidents est, à la fin de l'expérience, également dominé par un des minors (antennations rapides, tentatives de monte et morsures au niveau des antennes).

Minor vs minor

La plupart des rencontres minor-minor n'aboutissent à aucune interaction particulière même si quelques montes peuvent être observées. Dans un cas nous avons observé un combat avec morsures.

Accouplement

Nous avons pu observer fréquemment les mâles ergatoïdes majors et minors s'accoupler, aussi bien avec les reines ailées qu'avec les femelles ergatoïdes. Les deux catégories de mâles peuvent s'accoupler à plusieurs reprises. nous n'avons jamais observé d'interférence entre minors et majors lors des accouplements.

DISCUSSION

Cette étude montre que l'on peut rencontrer deux types de mâles ergatoïdes dans une même colonie de l'espèce *Hypoponera bondroiti* alors que les mâles ailés y semblent

absents. Chez l'espèce voisine *H. eduardi*, LE MASNE (1956) a montré que dans certaines populations, les mâles ergatoïdes s'accouplent avec les femelles ergatoïdes qui sont encore dans leur cocon; dans d'autres populations, les mâles ailés ont pour uniques partenaires des reines ailées. Chez une autre *Hypoponera*, *H. sp. 4* du Japon, mâles ailés et ergatoïdes coexistent dans un même nid avec reines ailées et ergatoïdes. En laboratoire, les mâles ergatoïdes de *H. sp. 4* s'accouplent avec des reines ergatoïdes qui viennent d'émerger ou qui sont encore dans leur cocon; les mâles ailés ont pour partenaires les reines ailées. *Hypoponera bondroiti* présente un système plus souple avec des mâles ergatoïdes majors et minors qui peuvent indifféremment s'accoupler avec des reines ailées (et également désailées) ou ergatoïdes.

HAMILTON (1979) a montré que les mâles ergatoïdes de *H. punctatissima* qui possèdent de fortes mandibules, luttent entre eux pour l'occupation des chambres du nid dans lesquelles émergeaient les femelles. Les mâles ergatoïdes majors de *H. bondroiti* ont une morphologie voisine de celle des mâles ergatoïdes de *H. punctatissima* et sont tout aussi agressifs que ces derniers entre eux. Par contre, les mâles ergatoïdes minors de *H. bondroiti* sont peu agressifs. Ils ne s'attaquent pas entre eux lorsqu'ils coexistent dans un même nid. Il est intéressant de remarquer que les deux catégories de mâles ergatoïdes ne s'agressent qu'exceptionnellement et qu'en particulier les majors tolèrent les minors qui sont en compétition avec eux pour l'accouplement avec les femelles. Les deux types de mâles ont adopté une stratégie inverse pour parvenir à se reproduire. Celle des majors est claire : ce sont de typiques combattants qui ont développé de fortes mandibules. Quant aux minors on peut avancer l'hypothèse qu'ils miment les femelles dont il partagent la morphologie.

REMERCIEMENTS

Une partie de ce travail a été réalisée lors d'un séjour post-doctoral de BC au Japon financé par la "Japan Society for the Promotion of Science". Les auteurs remercient le Professeur ITÔ Yoshiaki de l'Université de Nagoya pour ses vifs encouragements.

REFERENCES

- 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.
- CORBARA B., 1991. L'organisation sociale et sa genèse chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse de Doctorat de l'Université Paris XIII*, 125 pp.
- HAMILTON W.D., 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: *Sexual selection and reproductive competition in insects* (M.S. Blum & N.A. Blum, Eds), Academic Press: New York, pp. 167-220.
- HÖLDOBLER B., 1964. Untersuchungen zum Verhalten der Ameisenmanuchen während der imaginalen Lebenszeit. *Experientia*, **20**, 329.
- HÖLDOBLER B., 1966. Futterverteilung der Mannchen in Ameisenstaat. *Z. f. Vergl. Physiol.*, **52**, 430-455.
- HÖLDOBLER B., 1976. The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1**, 405-423.
- HÖLDOBLER B. & BARTZ S.H., 1985. Sociobiology of reproduction in ants. In: *Experimental behavioral ecology and sociobiology* (B. Hölldobler & M. Lindauer, Eds), Sinauer Associates: Sunderland (Mass.), pp. 237-257.

- KINOMURA K. & YAMAUCHI K., 1987. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *J. Ethol.*, **5**, 75-81.
- LE MASNE G., 1956. La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Ins. Soc.*, **3**, 239-259.
- PEETERS C., 1991. Ergatoid queens and intercastes in ants: two different adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Ins. Soc.*, **38**, 1-15.
- STUART R.J., FRANCOEUR A. & LOISELLE R., 1987. Fighting males in the ant *Cardiocondyla*. *Naturwissenschaften*, **74**, 548-549.
- YAMAUCHI K. & KAWASE N., 1992. Pheromonal manipulation of workers by a fighting male to kill his rival males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *Naturwissenschaften*, **79**, 274-276.
- YAMAUCHI K. & KINOMURA K., 1992. Dimorphic males and their reproductive strategies in the ant genus *Cardiocondyla*. In: *Evolution of insect society* (T. Inoue & S. Yamane, Eds), sous presse.