

**LA RECONNAISSANCE DU SEXE LARVAIRE CHEZ LES FOURMIS :
LA FOURMI D'ARGENTINE ET LES LARVES MALES**

PASSERA L. et ARON S.

*Laboratoire d'Ethologie & Psychologie Animale, URA 1837,
Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne,
31062 Toulouse Cedex, (France)*

Résumé : L'attribution des ressources énergétiques au couvain mâle et femelle implique que les ouvrières sont capables de reconnaître le sexe des larves afin de contrôler la proportion des sexes élevés. La fourmi d'Argentine est un bon modèle pour ce type d'étude car on sait que les ouvrières d'une colonie avec reines éliminent les larves mâles. Dans ce travail, nous avons déterminé à quels moments le couvain mâle est reconnu et détruit. Les oeufs haploïdes sont épargnés, ce qui pourrait signifier qu'ils ne sont pas identifiés. Par contre environ la moitié du couvain mâle est éliminée juste après l'éclosion quand les jeunes larves mâles ne sont pas encore identifiables par l'expérimentateur. Le restant du couvain mâle sera dévoré plus tard quand les larves prennent un phénotype mâle. Ces données montrent que les ouvrières sont donc capables de reconnaître les sexes et les stades du couvain. Ces résultats sont discutés dans la cadre de la théorie de la "sexual deception" et de la théorie du conflit parents - descendants.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, conflit reine-ouvrières, reconnaissance du couvain, théorie de la "sexual deception".*

Abstract : **Sex brood recognition in ants : the Argentine ant and the male larvae.**

The allocation of resources to the female and male brood in social hymenoptera suggests that workers recognise the sex larvae in order to control the sex ratio. The Argentine ant is a good candidate to investigate this behaviour because workers of queenright colonies eliminate male larvae. In this paper we investigated the stages at which workers distinguished and destroyed male brood. Haploid eggs were spared indicating that they may be not identified. By contrast, approximately half of the male brood was eliminated at an early stage, just after hatching, when it is impossible for an observer to identify the sex of the larvae. The other half was cannibalised when the male larvae grew up and reached a phenotypic male appearance. Our data demonstrate that workers are able to discriminate between the different sexes and classes of brood. These results are discussed with regards to the "sexual deception" and the parent - offspring conflict theories.

Key words : *Argentine ant, queen-worker conflict, brood recognition, sexual deception theory.*

INTRODUCTION

Les sociétés d'Hyménoptères constituent depuis les travaux d'Hamilton (1964) un matériel privilégié pour l'étude de la sélection de parentèle. L'attention s'est ensuite portée sur les conflits génétiques entre castes femelles d'une même société grâce par exemple aux travaux de Trivers et Hare (1976), Charnov (1982), Franks (1987) puis plus récemment ceux de Pamilo (1990) ou de Boomsma (1993). Ces études montrent que les reines investissent à part égale dans les deux sexes alors que les ouvrières, quand elles sont fertiles, cherchent à privilégier leurs propres fils et quand elles sont

stériles donnent la préférence à l'élevage de leurs soeurs aux dépens de celui de leurs frères.

Ces résultats impliquent la reconnaissance par les ouvrières du sexe du couvain afin qu'elles puissent lui faire subir des traitements différenciés. Or de telles études relatives à l'identification du sexe du couvain par les ouvrières, malgré leur importance théorique considérable, n'ont été abordées qu'une fois par Nonacs et Carlin (1990): les ouvrières de *Camponotus floridanus* semblent incapables de distinguer les larves mâles des larves femelles. La fourmi d'Argentine *Linepithema humile* = *Iridomyrmex humilis* nous a semblé constituer un bon matériel d'étude car dans un précédent travail nous avons établi que les ouvrières sont capables de distinguer les deux phénotypes ouvrière et reine au sein des larves femelles (Passera *et al.*, 1995).

Nous nous proposons ici de montrer que la capacité à distinguer des phénotypes larvaires s'étend à celle des génotypes. Chez la fourmi d'Argentine, les reines pondent pendant toute la période de ponte des oeufs haploïdes dont la proportion varie de 30 à presque 50% selon la saison (Passera *et al.*, 1988a; Aron *et al.*, 1994). Pourtant on ne trouve des nymphes mâles qu'à la fin du printemps, lorsque les colonies qui ont éliminé la plupart des reines adultes élèvent une nouvelle génération de sexués (Passera *et al.*, 1988a; Keller *et al.*, 1989; Vargo et Passera, 1991; Aron *et al.*, 1994). Dès la mi-juin il n'y a plus aucun sexué mâle sur le terrain alors même que les reines de la nouvelle génération pondent des oeufs haploïdes. On peut supposer que les formes mâles sont éliminées par cannibalisme à un stade inconnu lorsque le couvain est élevé en présence de reines fécondées.

MATERIEL ET METHODES

La morphologie des jeunes larves mâles ne permet pas de les séparer des larves ouvrières. Par contre les larves dépassant une taille de 1,8 mm sont à coup sûr des larves mâles, cette taille étant celle à laquelle les larves ouvrières se nymphosent (Passera *et al.*, 1988a). L'expérimentation a été réalisée à partir de 8 sociétés stocks comptant des milliers d'ouvrières, récoltées en hiver et élevées en conditions estivales standardisées au laboratoire (Passera *et al.*, 1988a). Dans ces conditions on sait qu'environ 47 % de leurs oeufs sont haploïdes (Aron *et al.*, 1994). Trois de ces sociétés stocks conservent leurs très nombreuses reines (plusieurs dizaines). Les 5 autres sont orphelinées après avoir permis aux reines de pondre. Elles sont regardées comme des élevages témoins dont le grand nombre d'ouvrières les rapproche des sociétés naturelles dont on sait qu'elles ne conservent que très peu de reines au printemps (Keller *et al.* 1989). Pour ce qui concerne les oeufs et les larves à phénotype non identifiable, nous avons puisé du couvain dans les 3 sociétés stocks avec reines. Nous avons ainsi constitué quatre types de lots formés d'une seule catégorie de couvain :

- une centaine d'oeufs;
- 10 à 20 petites larves inférieures à 1,1 mm;
- 10 à 20 larves moyennes de 1,1 à 1,4 mm;
- 10 à 20 grandes larves de 1,4 à 1,8 mm.

Ces lots de couvain sont confiés à des élevages formés d'environ 1000 ouvrières orphelines provenant des mêmes sociétés stocks avec reines (élevages traités). D'autres lots de couvain sont confiés à des unités de 1000 ouvrières plus 4 reines fécondées (élevages témoins).

Concernant les grandes larves à phénotype identifiable et les nymphes ouvrières et mâles, elles ont été prélevées dans les élevages stocks les uns dépourvus de reines et produisant donc des formes sexuées, les autres pourvus de reines et ne produisant que des phénotypes ouvrières. Larves identifiables et nymphes des 2 sexes ont été confiées par lots de 5 à 10 à des unités formées de 5 reines fécondes et environ 1000 ouvrières. Ouvrières éleveuses et reines proviennent des sociétés stocks.

RESULTATS

1. Oeufs et larves à phénotype non identifiable

Concernant l'élevage des oeufs et des larves à phénotype non identifiable, nous avons obtenu les résultats suivants (fig.1) :

- à partir des oeufs, obtention de 40,7% de nymphes mâles
- à partir de petites larves, obtention de 19,0% de nymphes mâles
- à partir de larves moyennes, obtention de 19,6% de nymphes mâles
- à partir de grandes larves, obtention de 16,9% de nymphes mâles.

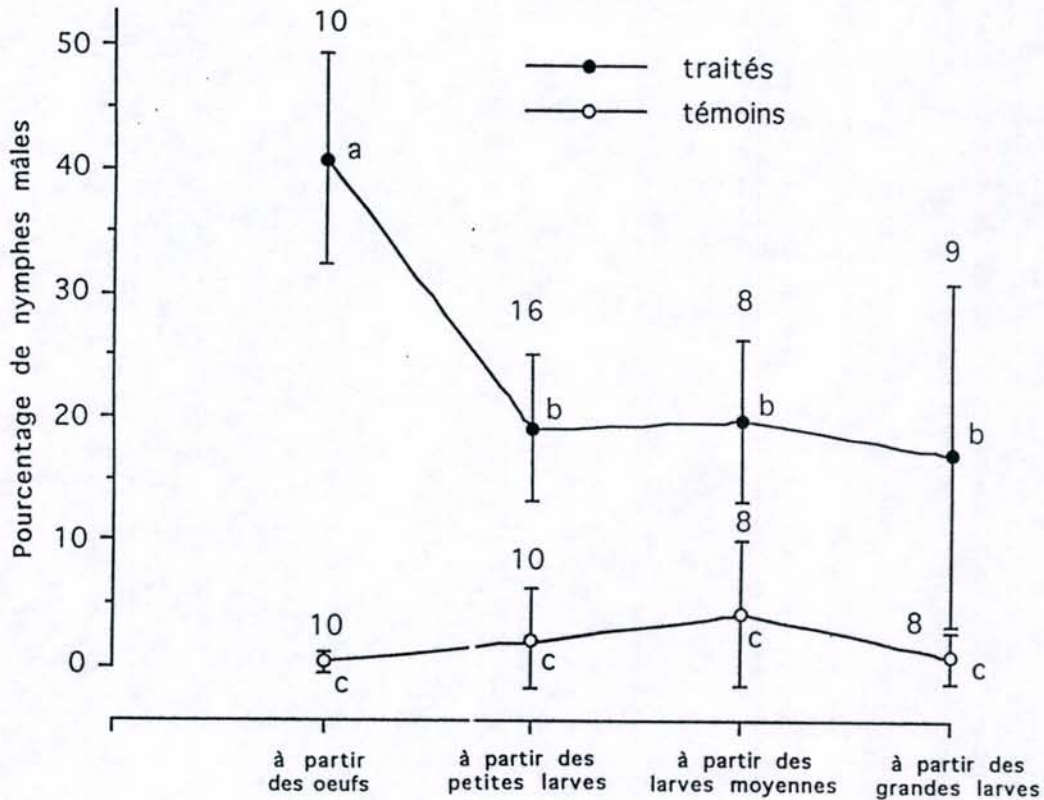


Fig.1. Pourcentage de nymphes mâles obtenues en élevant des oeufs ou des larves à phénotype non identifiable prélevés dans des élevages stocks avec reines. Les larves ont été triées en 3 catégories : petites larves (moins de 1,1 mm); larves moyennes (de 1,1 à 1,4 mm); grandes larves (de 1,4 à 1,8 mm). Les unités expérimentales possèdent environ 1000 ouvrières orphelines. Les unités témoins possèdent environ 1000 ouvrières et 4 reines fécondées. Chaque point représente la moyenne \pm SD. Le nombre d'expériences réalisées figure au-dessus de chaque barre. Les traitements affectés d'une lettre différente sont significativement différents (ANOVA et Scheffé F-tests $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).

Fig.1. Percentage of male pupae obtained from the rearing of eggs, and unidentified larvae originating from stock queenright colonies. The larvae were sorted into 3 categories according to their size : small (less than 1.1 mm), medium (from 1.1 to 1.4 mm) and large (from 1.4 to 1.8 mm). Experimental units were given about 1000 queenless workers. Control units were given about 1000 workers and 4 inseminated queens. Data points are means \pm SD. Number of replicates is given above each bar. Treatments with different lower case letters differed significantly (ANOVA and Scheffé F-tests $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).

L'analyse de variance (après transformation des données en arcsinus des racines carrées) appliquée à l'ensemble des lots traités donne une valeur $F_{3, 39} = 11,43$ hautement significative ($p = 0,0001$). Mais le test de Scheffé montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre les trois groupes expérimentaux impliquant des larves. Nous avons comparé le pourcentage de nymphes mâles obtenues à partir de l'élevage d'oeufs dans les élevages traités ($40,7\% \pm 8,5$) à celui relevé dans les 5 sociétés stocks orphelines ($42,8\% \pm 9,4$) et au pourcentage d'oeufs haploïdes pondus par les reines dans la nature tel qu'il a été établi dans le travail d'Aron *et al.*, 1994 ($46,9\% \pm 9,4$). Il n'y a pas de différence significative : $F_{2, 16} = 0,471$, $p = 0,63$ NS (transformation des données en arcsinus des racines carrées). En clair, l'élevage des oeufs prélevés dans un nid pourvu de reines conduit les ouvrières orphelines à élever un nombre de mâles correspondant au nombre d'oeufs haploïdes présents dans le couvain. Il n'y a donc pas eu élimination des oeufs haploïdes dans les nids à reines. Par contre, l'élevage dans les mêmes conditions des petites larves conduit à obtenir deux fois moins de nymphes mâles. Il y a donc eu élimination d'environ la moitié des larves mâles juste après l'éclosion. Les larves mâles qui ont été épargnées à ce stade continuent d'être élevées jusqu'au stade grandes larves.

2. Larves à phénotype mâle

Seulement 5,4% des larves à phénotype mâle parviennent à la nymphose alors que les larves à phénotype ouvrière se nymphosent dans la proportion de 67,6% ($t = 12,2$; $p = 0,0001$; transformation des données en arcsinus des racines carrées) (fig.2).

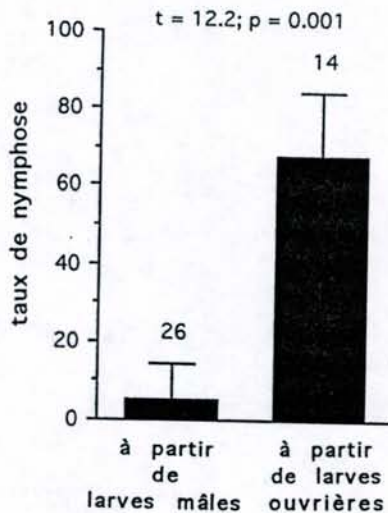


Fig.2. Taux de nymphoses obtenues en faisant élever des larves à phénotype mâle ou ouvrière par des unités formées d'environ 1000 ouvrières et 5 reines fécondées. Moyennes \pm SD. Le nombre d'essais figure au-dessus de chaque barre (t -test $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).

Fig.2. Rate of nymphosis obtained from larvae exhibiting male or worker phenotype, reared by units consisting of about 1000 workers and 5 inseminated queens. Means \pm SD. Number of replicates is given above each bar (t -test $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).

Les larves mâles qui ont échappé au massacre au moment de l'éclosion de l'oeuf sont donc éliminées à ce stade. Un examen attentif des élevages permet d'ailleurs de repérer les larves en cours de destruction : elles apparaissent de plus en plus ratatinées jusqu'à disparaître totalement.

3. Nymphes mâles

Quatre-vingt-sept pour cent des nymphes ouvrières atteignent le stade adulte, ce qui est tout à fait comparable au pourcentage de 78 % observé pour les nymphes mâles. ($t = 1,4$; $p = 0,19$ NS; transformation des données en arcsinus des racines carrées) (fig.3). Les ouvrières ne font donc aucune différence dans le traitement des deux types de nymphes.

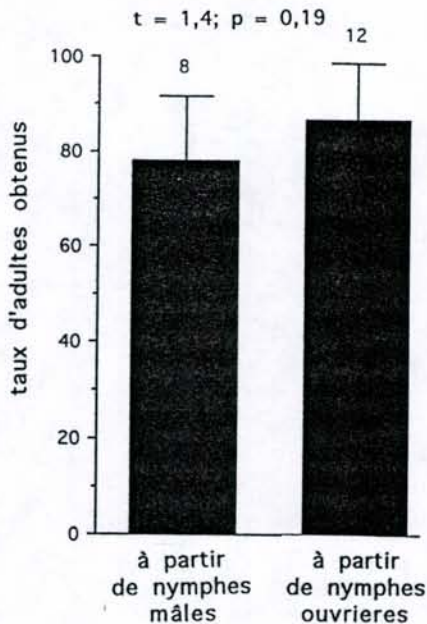


Fig.3. Taux d'adultes obtenus à partir de nymphes mâles et ouvrières élevées par des unités formées d'environ 1000 ouvrières et 5 reines fécondées. Moyennes \pm SD. Le nombre d'essais figure au-dessus de chaque barre (t -test $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).

Fig.3. Rate of adults obtained from male and worker pupae reared by units consisting of about 1000 workers and 5 inseminated queens. Means \pm SD. Number of replicates is given above each bar (t -test $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).

DISCUSSION

Nos résultats montrent que les ouvrières de la fourmi d'Argentine savent parfaitement identifier le sexe du couvain et identifier les larves mâles puisqu'elles les détruisent sélectivement en présence de reines fécondées. C'est un argument qui va à l'appui de la théorie qui traite du conflit reine - ouvrière chez les Hyménoptères sociaux (Trivers et Hare, 1976) et qui suppose des traitements différenciés des larves des deux sexes.

La reconnaissance des formes mâles est très précoce bien qu'elle ne puisse se faire au stade oeuf. C'est juste après l'éclosion qu'environ la moitié des larves mâles sont éliminées dans les élevages ayant conservé des reines. Les larves épargnées seront éliminées à leur tour, lorsqu'elles approcheront du moment de la nymphose en prenant un phénotype mâle identifiable. Par contre les nymphes mâles sont épargnées. Ces résultats renforcent ceux concernant les larves royales qui elles aussi sont précocement détectées et éliminées en présence de reines fécondées (Passera *et al.*, 1995). Il est donc clair que les ouvrières de la fourmi d'Argentine savent discriminer le sexe des larves.

Il est intéressant d'étudier la valeur de ce phénomène dans le cadre de l'hypothèse de la "sexual deception" développée par Nonacs (1990). Selon cet auteur, en cas de conflit reine - ouvrières sur la paternité des mâles de la société, les reines auraient intérêt à masquer le sexe des larves haploïdes dont elles sont la mère afin que leurs ouvrières ne les détruisent point pour les remplacer par leurs propres fils. C'est en effet ce qui se passe chez *Camponotus floridanus* où les ouvrières traitent de manière comparable des larves des deux sexes mais font la distinction entre nymphes mâles et femelles (Nonacs et Carlin, 1990). Bien sûr cette hypothèse n'est applicable que si les ouvrières sont fertiles et peuvent pondre des oeufs à devenir mâle. Ce n'est pas le cas de *Linepithema humile* dont les ouvrières sont stériles en toutes circonstances (Passera *et al.*, 1988 a). Il est alors inutile pour les reines de cacher leurs descendants mâles puisqu'il n'y a pas de conflit concernant l'origine de ce sexe. On peut citer aussi le cas de *Monomorium pharaonis*, une espèce dont la biologie est très semblable à celle de la fourmi d'Argentine et où il y a destruction, donc identification, des larves sexuées (Edwards, 1991). Dans ce dernier cas on ne sait pas toutefois si les ouvrières différencient les larves royales des larves mâles.

On peut s'étonner que la reconnaissance ne se manifeste pas dès le stade oeuf ce qui serait plus économique en terme de coût énergétique. Il faut remarquer toutefois que le stade oeuf ne nécessite pas de dépense alimentaire comme l'exigent les jeunes larves. Autre point d'interrogation : pourquoi les ouvrières épargnent-elles environ la moitié des jeunes larves mâles pour les exécuter plus tard ? Il s'agit peut-être là d'une stratégie permettant à une espèce très mobile comme la fourmi d'Argentine, susceptible de perdre ses reines lors de déménagements, de retrouver rapidement des femelles reproductrices en élevant des reines à partir du couvain femelle et des mâles à partir des larves mâles épargnées. Nous avons montré que ce mécanisme de secours fonctionne très efficacement (Passera *et al.*, 1988b). Quant aux nymphes mâles qui sont épargnées on peut estimer que leur destruction n'est plus indispensable puisque leur coût énergétique est quasi-nul de même d'ailleurs que les mâles auxquels elles donnent naissance et qui ne sont presque pas nourris.

Nos résultats montrent donc qu'il pourrait y avoir chez les Hyménoptères sociaux utilisation de deux stratégies possibles dans le cadre de la gestion des conflits reines - ouvrières: emploi de la "sexual deception" chez les espèces où les ouvrières sont fertiles et à l'inverse identification précoce des formes mâles quand les ouvrières sont stériles. Cette faculté s'avère adaptative quand la reine, comme c'est le cas chez la fourmi d'Argentine, pond des oeufs mâles en permanence (Aron *et al.*, 1994). Les ouvrières peuvent alors détruire sélectivement une partie des larves mâles pendant la saison de reproduction afin de privilégier l'élevage des reines avec lesquelles elles ont plus de gènes en commun. Elles détruiront enfin totalement les formes mâles devenues inutiles après la saison de la reproduction.

Quant aux signaux qui permettent aux ouvrières d'identifier les larves sexuées on peut penser bien sûr à des marqueurs chimiques mais les données manquent encore totalement.

Références

- ARON, S., L. PASSERA & L. KELLER, 1994. Queen-worker conflict over sex ratio. A comparison of primary and secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. Evol. Biol.* 7: 403-418.
- BOOMSMA, J.J., 1993. Sex ratio variation in polygynous ants. In : L. Keller ed. *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 86-109.
- CHARNOV, E. L., 1982. Parent offspring conflict over reproductive effort. *Am. Nat.* 119: 736-737.
- EDWARDS, J.P., 1991. Caste regulation in the pharaoh's ant *Monomorium pharaonis*: recognition and cannibalism of sexual brood by workers. *Physiol. Entomol.* 16: 263-271.
- FRANKS, S.A., 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 195-201.
- HAMILTON, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior. I & II. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- KELLER, L., L. PASSERA & J.P. SUZZONI, 1989. Queen execution in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Physiol. Entomol.* 14: 157-163.
- NONACS, P., 1990. Male parentage and sexual deception in social insects. In : G.K. Veeresh, B. Mallick & C.A. Viraktamath eds. *Social Insects and the Environment (Proc. 11th Intern. Congr. IUSSI, Bangalore, India)* Oxford & IBH Publishing Co. (PVT.) Ltd., New Delhi, Bombay, Calcutta, pp.351-352.
- NONACS, P. & N.F. CARLIN, 1990. When can ants discriminate the sex of brood; a new aspect of queen-worker conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 9670-9673.
- PAMILO, P., 1990. Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 31-36.

- PASSERA L., S. ARON & D. BACH, 1995. Elimination of sexual brood in the Argentine ant *Linepithema humile*: queen effect and brood recognition. *Entomol. Exp. Appl.* 75: 203-212.
- PASSERA, L., L. KELLER & J.P. SUZZONI, 1988a. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ins. Soc.* 35: 19-33.
- PASSERA, L., L. KELLER & J.P. SUZZONI, 1988b. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche* 95: 59-66.
- TRIVERS, R. L. & H. HARE, 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249-263.
- VARGO, E.L. & L. PASSERA, 1991. Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 161-169.