

INHIBITION DE LA PONTE DANS LES SOCIÉTÉS POLYGYNES DE *Ectatomma ruidum* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

Alex CADENA¹, Gabriela PÉREZ-LACHAUD¹,
Bertrand SCHATZ² & Jean-Paul LACHAUD^{1,2}

¹ ECOSUR, Tapachula, Mexique

² L.E.C.A., FRE-CNRS 2382, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France

Résumé: Chez la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, la polygynie touche de 17 à 32% des colonies dans les populations ne présentant que des macrogynes et de 40 à 44% des colonies dans les populations présentant également des microgynes. Dans deux populations du sud du Mexique où coexistent macro- et microgynes, 226 colonies (143 monogynes et 83 polygynes) ont été analysées. Les 376 reines rencontrées dans ces nids ont été disséquées et l'état de leur spermathèque ainsi que divers paramètres ovariens ont été relevés. Plus de 96% des femelles possédaient une spermathèque pleine mais, alors que 90,1% des reines fécondées provenant de colonies monogynes (n = 142) présentaient les caractéristiques ovariennes de femelles reproductrices, de telles caractéristiques n'ont été retrouvées que dans 63,2% des reines fécondées de colonies polygynes (n = 220). Cette différence résulte de l'existence d'un degré plus ou moins prononcé d'inhibition de la ponte : dans la majorité des colonies polygynes, une seule femelle (42,1% des cas, n = 76) ou bien une partie seulement des femelles (de 2 à 4 : 21,1% des cas) assure réellement la reproduction. Ce phénomène est deux fois plus important dans les colonies renfermant des microgynes que dans les colonies ne contenant que des macrogynes (84,6% des cas *versus* 40,5%). Par ailleurs, dans les colonies renfermant simultanément des macro- et des microgynes, l'inhibition est essentiellement assurée par des macrogynes (78,9% des cas, n = 19). L'analyse d'expériences de regroupement de plusieurs reines dans un même nid artificiel et l'étude de la division du travail entre femelles dans des fondations pléométriques artificielles ne semblent pas indiquer cependant que cette inhibition soit due à un comportement agressif entre les reines.

Mots-clés: Fourmis, reproduction, polygynie, monogynie fonctionnelle, comportement.

Abstract: Reproductive inhibition in polygynous colonies of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

In the Neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum*, polygyny affects 17 to 32% of the colonies in populations where only macrogynes are known, and up to 40-44% in populations where the microgyne morph is also present. In a population from southern Mexico where both queen morphs coexist, 226 colonies were analyzed (143 monogynous and 83 polygynous) and all dealated females (n = 376) were dissected. The spermatheca was looked for insemination and some ovarian variables were recorded. More than 96% of the females had a full spermatheca. However, only 63.2% of the fecundated females from polygynous colonies (n = 220) showed ovarian characteristics in accordance with those of functional reproductives, while 90.1% of the fecundated females from monogynous colonies (n = 142) did so. Such a difference results from the existence of a more or less marked reproductive inhibition: in most of the polygynous colonies, only one female (42.1% of the cases, n = 76) or only some of the females (2 to 4: 21.1% of the cases) are really involved in egg laying. In colonies including microgynes, this phenomenon is twice as important as that observed in colonies having only macrogynes (84.6% of the cases *vs.* 40.5%). Moreover, in colonies where both queen morphs are present, reproductive inhibition is mainly governed by the macrogynes (78.9% of the cases, n = 19). Tests were performed in order to analyze the ability of the queens from polygynous colonies to get together in artificial tube-nests. We also studied the division of labor among queens in artificial pleometrotic colony foundations. The results indicate that queen aggressive behavior is unlikely to explain the establishment of the reproductive inhibition.

Key words: Ants, reproduction, polygyny, functional monogyny, behavior.

INTRODUCTION

Bien que facultative, la polygynie est fréquente chez la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger où l'on a pu recenser jusqu'à 34 femelles inséminées dans une même colonie (Pratt, 1989 ; Breed et coll., 1990 ; Lachaud et coll., 1999a et données non publiées). De plus, ce phénomène se complique du fait de l'existence d'un dimorphisme au sein de la caste reine qui se traduit par la présence, souvent simultanée dans une même colonie, de macrogynes et de microgynes (Schatz et coll., 1997 ; Lachaud et coll., 1999b). La polygynie touche de 17 à 32% des colonies dans les populations ne présentant que des macrogynes et de 40 à 44% des colonies dans celles présentant également des microgynes (Lachaud et Cadena, non publié).

Toutefois, ainsi que le montrent divers exemples connus chez d'autres fourmis (*Lepthorax* : Buschinger, 1968 ; Buschinger et coll., 1980 ; *Formicoxenus* : Buschinger, 1979 ; *Solenopsis* : Tschinkel et Howard, 1978), la présence d'une spermathèque pleine chez une femelle n'implique pas forcément une activité de ponte : certaines femelles peuvent présenter une inhibition ovarienne, et une polygynie apparente peut en fait cacher une monogynie fonctionnelle.

Afin d'essayer de déterminer si la polygynie rencontrée chez *E. ruidum* est réellement fonctionnelle et de préciser le niveau de participation des reines à la reproduction, nous avons analysé différentes variables ovariennes des reines provenant de colonies monogynes et polygynes, et observé les interactions comportementales entre reines lors d'expériences de regroupement, dans un même nid artificiel, de plusieurs femelles fécondées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les analyses ont porté sur 226 colonies complètes de *E. ruidum* (143 monogynes et 83 polygynes) provenant de deux populations dans lesquelles coexistent les deux formes de reines, macro- et microgynes. Ces deux populations correspondent à deux biotopes représentatifs des agrosystèmes du Soconusco (au sud du Mexique, état du Chiapas) : 1) des parcelles expérimentales de café de la Station Expérimentale de l'INIFAP de Rosario Izapa (district de Cacahoatan) ; 2) une plantation de cacao "Rancho San Antonio" (Izapa, district de Tuxtla Chico).

Les 376 femelles désailées rencontrées dans ces colonies ont été disséquées et nous avons vérifié si elles étaient inséminées. Nous avons également relevé les différentes variables ovariennes suivantes : longueur maximale de l'ovaire, nombre total (droit + gauche) d'ovarioles, nombre total (droit + gauche) d'ovocytes basaux mûrs (longueur $\geq 0,2$ mm), présence de corps jaunes (en tant qu'indicateur d'une récente oviposition, voir Peeters, 1987). Sur la base des valeurs minimales obtenues chez les reines de colonies monogynes présentant des ovaires développés, nous avons pu établir, pour chacune de ces variables, les critères minimaux qui pouvaient être utilisés comme indicateurs de l'état reproducteur. Chez les femelles inséminées provenant de colonies polygynes, la reproduction a été considérée comme fonctionnelle lorsqu'au moins 3 de ces 4 critères étaient réunis. Afin de vérifier la capacité réelle des femelles de sociétés polygynes à pondre en l'absence d'une éventuelle action inhibitrice, 39 nids expérimentaux constitués d'une femelle isolée avec 15 ouvrières ont été réalisés à partir de femelles désailées (4 microgynes, 35 macrogynes) provenant de 13 colonies polygynes supplémentaires, et ont été suivis pendant un mois.

Par ailleurs, nous avons réalisé une étude comportementale afin d'une part d'analyser les interactions agonistiques entre reines et, d'autre part, de vérifier l'existence éventuelle d'une relation de dominance entre elles. Onze fondations pléométriques artificielles ont été réalisées et suivies, en utilisant des macrogynes et des microgynes inséminées en laboratoire : 5 fondations avec 3 macrogynes, 1 avec 2 microgynes et 1 macrogyne, 3 avec 2 macrogynes, 2 avec 1 microgyne et 1 macrogyne. Afin de confirmer les résultats de ces observations, d'autres tests ont été réalisés avec des colonies polygynes adultes naturelles (2 colonies avec 2 macrogynes et 1 avec 3 macrogynes) pour lesquelles nous avons enregistré le degré de regroupement des reines à l'intérieur de chaque nid. Après installation de chaque colonie au laboratoire dans un nid disposant de trois zones de nidification (tubes opacifiés munis d'une réserve d'eau), la

distribution des reines entre les 3 tubes-nids disponibles a été relevée chaque 2 jours sur une période de 15 jours.

RÉSULTATS

Au total, 376 femelles désailées ont été examinées, 143 provenant de colonies monogynes (136 macrogynes et 7 microgynes) et 233 provenant de 83 colonies polygynes. Sur ces 83 colonies polygynes, 40 ne renfermaient que des macrogynes et 6 ne contenaient que des microgynes ; dans les 37 autres colonies, les deux formes de reines étaient présentes simultanément (Tableau 1).

Type de colonie (n = nombre de colonies)	Nb. de femelles désailées	Nb. de femelles inséminées	Nb. de femelles inséminées non fonctionnelles	Nb. de femelles inséminées à ovaires totalement dégénérés
1 ♀ macro (n = 136)	136	135 (99,3%)	11 (8,1%)	10 (7,4%)
1 ♀ micro (n = 7)	7	7 (100%)	3 (42,9%)	1 (14,3%)
Total colonies monogynes (n = 143)	143	142 (99,3%)	14 (9,9%)	11 (7,7%)
> 1 ♀ macro (n = 40)	103	98 (95,1%)	21 (21,4%)	3 (3,1%)
> 1 ♀ micro (n = 6)	17	16 (94,1%)	8 (50,0%)	1 (6,3%)
≥ 1 ♀ macro + 1 ♀ micro (n = 37)	113	106 (93,8%)	52 (49,1%)	13 (12,3%)
Total colonies polygynes (n = 83)	233	220 (94,4%)	81 (36,8%)	17 (7,7%)

Tableau 1. *Présentation des différentes caractéristiques liées à l'état reproductif des femelles de E. ruidum en fonction de la nature monogyne ou polygyne de la colonie d'origine.*

Table 1. *Presentation of various traits linked to the reproductive status of E. ruidum females according to the monogynous or polygynous nature of their nest of origin.*

Qu'elles proviennent de colonies monogynes ou polygynes, la quasi totalité (96,3%) des femelles désailées possédaient une spermathèque pleine. Toutefois, alors que 90,1% des reines fécondées issues de colonies monogynes (n = 142) présentaient les caractéristiques ovariennes de femelles reproductrices (ovaires bien développés d'une taille supérieure ou égale à 1,4 mm, au moins 5 ovarioles, présence d'au moins 1 ovocyte mûr à la base des ovaires, corps jaunes parfaitement visibles), de telles caractéristiques n'ont été retrouvées que chez 63,2% des reines fécondées (n = 220) provenant de colonies polygynes (Tableau 1). Le pourcentage de femelles inséminées non fonctionnelles est plus de deux fois plus important dans les colonies polygynes contenant des microgynes (colonies avec uniquement des microgynes + colonies mixtes) que dans celles qui ne contiennent que des macrogynes (49,2% versus 21,4%).

Que les colonies soient monogynes ou polygynes, le pourcentage de femelles inséminées présentant des ovaires totalement dégénérés est identique (7,7%) (Tableau 1). Les autres femelles fécondées mais non fonctionnelles (3 dans le cas des colonies monogynes, 64 dans celui des colonies polygynes) présentaient toutes des ovaires plus ou moins régressés combinant seulement un ou deux des critères de fonctionnalité préalablement établis.

Au total, 57,9% des colonies polygynes renferment plus d'une reine fonctionnelle avec une moyenne globale de 1,8 reines fonctionnelles par colonie pour l'ensemble des colonies polygynes. Dans la majorité des cas cependant, une seule femelle (42,1% des cas, n = 76) ou bien une partie seulement des femelles (de 2 à 4 : 21,1% des cas) assure réellement la reproduction (Tableau 2). Ce phénomène est deux fois plus important dans les colonies renfermant des microgynes que dans celles ne contenant que des macrogynes

(84,6% des cas *versus* 40,5%). Par ailleurs, dans les colonies renfermant simultanément des macro- et des microgynes, l'inhibition est essentiellement assurée par des macrogynes (78,9% des cas, $n = 19$).

Type de colonie fonctionnelle	Pas d'inhibition	Inhibition partielle	Inhibition totale	Nb. de reines fonctionnelles / colonie
> 1 ♀ macro ($n = 37$)	59,5%	10,8%	29,7%	2
> 1 ♀ micro ($n = 5$)	20,0%	40,0%	40,0%	1,6
≥ 1 ♀ macro + 1 ♀ micro ($n = 34$)	14,7%	29,4%	55,9%	1,6
Total ♀ polygynes ($n = 76$)	36,8%	21,1%	42,1%	1,8

Tableau 2. Variabilité du degré d'inhibition de la reproduction rencontrée au sein des colonies polygynes de *E. ruidum* possédant au moins une reine fonctionnelle.

Table 2. Variability of the reproductive inhibition level found in polygynous colonies of *E. ruidum* containing at least one functional queen.

Les résultats obtenus à partir des 39 nids expérimentaux constitués d'une femelle provenant d'une colonie polygyne maintenue avec 15 ouvrières montrent cependant que la quasi totalité des femelles polygynes conservent leur capacité reproductrice : isolées de toute éventuelle influence inhibitrice pendant un mois, 92,3% ont pondu et des larves étaient présentes dans 84,6% des nids ($n = 33$; moyenne : $13,5 \pm 9,8$ larves).

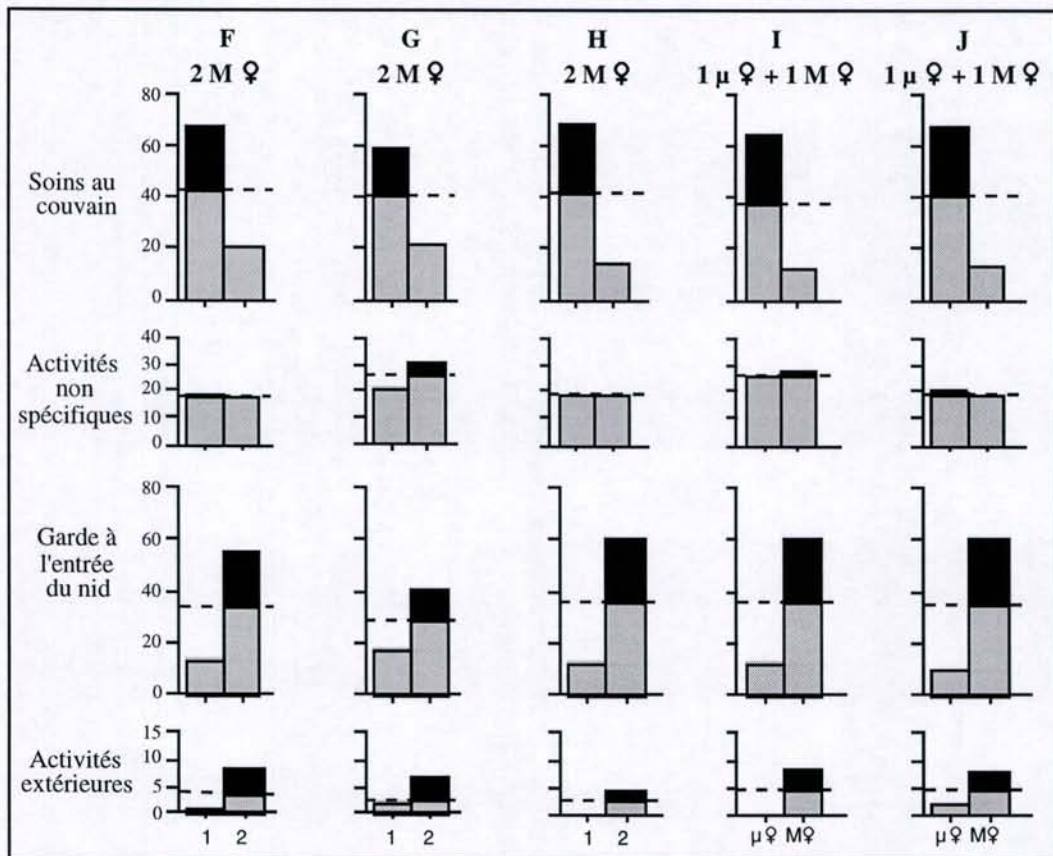


Figure 1. Profils comportementaux des reines de fondations pléométriques artificielles associant 2 femelles. M♀ : macrogyne ; μ♀ : microgyne (pour plus de détails sur la construction des profils comportementaux, voir Corbara et coll., 1989).

Behavioral profile of founding queens from artificial pleometrotic colonies involving 2 females. M♀ : macrogyne ; μ♀ : microgyne (for more details about the construction of the behavioral profiles, see Corbara et al., 1989).

Dans les différentes fondations pléométriques artificielles réalisées, et indépendamment du type des femelles mises en association, il apparaît une claire division du travail entre ces dernières. Ceci est particulièrement net dans le cas des fondations digynes où, dans toutes les colonies, une femelle se spécialise dans les soins au couvain et ne sort pratiquement jamais du nid tandis que l'autre se spécialise dans la garde à l'entrée du nid et dans les activités à l'extérieur du nid (Fig. 1). Dans le cas des fondations trigynes, à une exception près (cas de la colonie D) on retrouve le même type de dichotomie dans la répartition des tâches (Fig. 2) mais, de plus, une des femelles occupe une position intermédiaire avec une participation relativement importante dans les soins au couvain, son activité se situant à un niveau moyen par rapport à celle des deux autres femelles. Dans les fondations associant les deux types de reines (colonies I et J Fig. 1, colonie K Fig. 2), ce sont les microgynes qui se spécialisent de façon très nette dans les soins au couvain tandis que les macrogynes centrent leurs activités sur la garde et le fourrage.

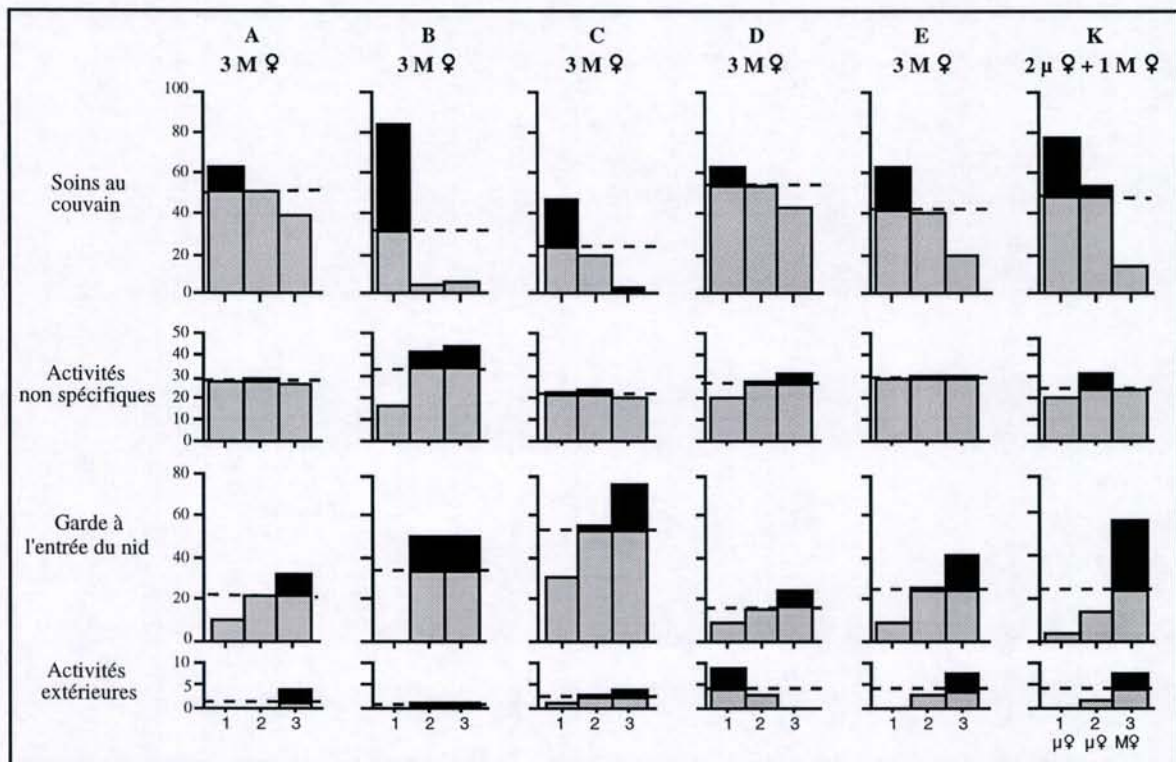


Figure 2. Profils comportementaux des reines de fondations pléométriques artificielles associant 3 femelles (légende : voir figure 1).
Behavioral profile of founding queens from artificial pleometrotic colonies involving 3 females (legend: see figure 1).

Quel que soit le type d'association, aucune manifestation d'un quelconque comportement agonistique n'a été enregistrée. Cette absence d'agressivité entre les femelles a pu être confirmée par la distribution des reines à l'intérieur des colonies polygynes naturelles : dans les trois cas observés, les reines ont été retrouvées ensemble dans une seule zone à peine deux jours après installation et sont restées groupées pendant les 15 jours correspondant à la durée du test.

DISCUSSION

Le fait que la majorité des femelles désaillées (94,4%) rencontrées dans les colonies polygynes de *E. ruidum* possèdent une spermathèque pleine et que près de 58% des colonies

polygynes présentent plus d'une femelle fonctionnelle, confirme la réalité d'une polygynie fonctionnelle chez cette espèce. Toutefois, comme cela avait été suggéré précédemment (Lachaud et coll., 1999a et b), cette polygynie fonctionnelle est loin d'être la règle. D'une part, la majorité des nids (de 56% à 83% selon les populations) ne renferment qu'une seule reine ; d'autre part, près des deux tiers des colonies polygynes présentent un phénomène plus ou moins marqué d'inhibition de la reproduction qui se traduit, dans plus de 40% des colonies polygynes, par une monogynie fonctionnelle.

L'existence de cette inhibition reproductrice est clairement établie du fait de la différence importante de degré de fonctionnalité entre femelles fécondées provenant de colonies monogynes et polygynes (90,1% et 63,2%, respectivement). Même s'il est vraisemblable qu'une partie des femelles inséminées non fonctionnelles puisse correspondre à des reines sénescences dont l'activité reproductrice a régressé, l'existence de telles femelles ne peut expliquer un tel niveau de différence puisque leur proportion devrait être la même dans les colonies polygynes et dans les colonies monogynes. Ceci semble d'ailleurs confirmé par le fait que le pourcentage de femelles inséminées dont les ovaires sont totalement dégénérés (et que l'on peut raisonnablement assimiler à de telles reines sénescences) est identique dans les deux types de colonies (7,7%).

Cette inhibition se manifeste davantage (plus de deux fois plus) chez les microgynes que chez les macrogynes. Elle est cependant réversible puisqu'en l'absence de tout contact avec d'autres femelles, l'essentiel des femelles désailées (quel que soit son type) provenant de colonies polygynes récupèrent leur capacité à pondre des œufs et à élever des larves.

Si le contact avec d'autres femelles est nécessaire à l'établissement de cette inhibition, il ne semble pas toutefois qu'elle dépende de l'établissement d'une quelconque hiérarchie de dominance entre elles. Aucune manifestation agonistique n'a pu être observée entre femelles provenant d'une même colonie polygyne, ces dernières restant groupées même si elles ont la possibilité de s'isoler. Ce résultat semble corroboré par le fait que, lors des récoltes, il est commun de trouver plusieurs reines dans une même chambre (Lachaud et Cadena, données non publiées). De même, dans tous les cas étudiés, la division du travail constatée entre les femelles constituant des fondations pléométriques artificielles, s'est établie pacifiquement. Une telle division du travail, sans interactions agonistiques entre reines fondatrices non apparentées n'avait, jusqu'ici, été rapportée que dans le cas de la myrmicine *Acromyrmex versicolor* (Rissing et coll., 1989) qui présente une fondation de type semi-claustral comme c'est la règle chez l'ensemble des ponérines (Jaisson et coll., 1988 ; Lachaud et Dejean, 1991). Chez cette espèce, contrairement aux prédictions de la théorie de la compétition sociale (Fletcher et Ross, 1985 ; Keller, 1993), certaines femelles se spécialisent dans le fourragement et perdent ainsi le bénéfice d'assurer leur reproduction, ceci indépendamment de toute éventuelle aptitude intrinsèque à pouvoir dominer d'autres femelles (comme celle dérivant d'une taille plus grande, par exemple). C'est apparemment le même type de phénomène que l'on retrouve dans le cas des fondations pléométriques mixtes étudiées chez *E. ruidum*, puisque ce sont les macrogynes qui se spécialisent dans le fourragement alors que les microgynes, malgré leur taille plus réduite, assurent les soins au couvain. Toutefois, compte tenu du fait que dans près de 80% des sociétés polygynes mixtes naturelles l'inhibition est assurée par des macrogynes, il est possible que, contrairement à *A. versicolor*, la spécialisation des macrogynes dans le fourragement ne soit pas forcément liée à une perte de leur capacité reproductrice. Cette dichotomie entre les spécialisations développées par les deux types de reines de *E. ruidum* pourrait en fait simplement traduire la difficulté des microgynes à assurer le développement correct d'une fondation (cf. Schatz et coll., 1997), peut-être en relation avec une plus faible efficacité du comportement prédateur des microgynes.

Bien que cela reste encore à établir expérimentalement, le plus probable est que l'inhibition de la reproduction mise en évidence ici chez *E. ruidum* soit d'origine phéromonale. En conditions de haute densité de population, comme celles rencontrées dans la zone d'étude (Schatz et coll., 1998), un tel mécanisme d'inhibition de la reproduction permettrait d'offrir à cette espèce une stratégie reproductrice alternative en assurant le maintien

d'une réserve de femelles reproductrices capables de pallier une diminution de la fécondité de la reproductrice fonctionnelle (ou la disparition de cette dernière) tout en limitant l'augmentation de la variabilité génétique à l'intérieur des colonies. Le fait que cette réserve soit en grande partie constituée de microgynes pourrait s'expliquer, au moins en partie, par le faible coût énergétique de production de cette catégorie de femelles et par leur capacité de dispersion supérieure à celle des macrogynes (Lachaud et coll., 1999b), deux facteurs susceptibles de pouvoir compenser leur capacité reproductrice plus faible.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Luc Passera pour ses commentaires et suggestions lors de la révision de ce manuscrit. Nous remercions également J. Antonio López Méndez et J. Alvaro García Ballinas pour leur aide lors de la récolte et du tri des nids. Ce travail a été réalisé grâce à l'appui financier du CONACyT (Projet 28869N).

RÉFÉRENCES

- Breed M.D., P. Abel, T.J. Bleuze and S.E. Denton, 1990. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. *Oecologia* 84: 117-121.
- Buschinger, A., 1968. Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera Formicidae). *Insectes soc.* 15: 217-226.
- Buschinger, A., 1979. Functional monogyny in the American Guest ant *Formicoxenus hirticornis* (Emery) (= *Leptothorax hirticornis*), (Hym. Form.). *Insectes soc.* 26: 61-68.
- Buschinger, A., A. Francoeur and K. Fisher, 1980. Functional monogyny, sexual behavior, and karyotype of the guest ant, *Leptothorax provancheri* Emery (Hymenoptera Formicidae). *Psyche*. 87: 1-12.
- Corbara, B., J.-P. Lachaud and D. Fresneau, 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Formicidae). *Ethology* 82: 89-100.
- Fletcher, D.J.C. and K.G. Ross, 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 30: 319-343.
- Jaisson, P., D. Fresneau and J.-P. Lachaud, 1988. Individual traits of social behavior in ants. In: *Inter-individual behavioral variability in social insects* (R.L. Jeanne, Ed.). Westview Press, Boulder, Colorado. pp. 1-51
- Keller, L. (Ed.), 1993. *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford University Press, Oxford. 439 pp.
- Lachaud, J.-P., A. Cadena, G. Pérez-Lachaud and B. Schatz, 1999a. Polygynie et stratégies reproductrices chez une ponérine néotropicale, *Ectatomma ruidum*. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 12: 53-59.
- Lachaud, J.-P., A. Cadena, B. Schatz, G. Pérez-Lachaud and G. Ibarra-Núñez, 1999b. Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Oecologia* 120: 515-523.
- Lachaud J.-P. and A. Dejean, 1991. Étude critique de la fondation des colonies en claustration totale chez les ponérines du genre *Brachyponera*. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 7: 59-66.
- Peeters, C., 1987. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes soc.* 34: 75-86.
- Pratt S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- Rissing, S.W., G.B. Pollock, M.R. Higgins, R.H. Hagen and D.R. Smith, 1989. Foraging specialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens. *Nature* 338: 420-422.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, V. Fourcassié and G. Beugnon, 1998. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 11: 103-107.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, C. Peeters, G. Pérez-Lachaud and G. Beugnon, 1997. Existence de microgynes chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 10: 169-173.
- Tschinkel, W.R. and D.F. Howard, 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 297-310.