

ROLE DES MALES DANS LA REPRODUCTION
CHEZ *CARDIOCONDYLA ELEGANS* (FORMICIDAE : MYRMICINAE).

J.L. Mercier, C. Jérôme, E. Darrouzet, S. Stoeckel.

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS N° 6035,
Faculté des Sciences et Techniques, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France.

RESUME

La séquence reproductrice des mâles ergatoïdes de *Cardiocondyla elegans* est décrite en détail et comparée à celle de mâles ergatoïdes appartenant à d'autres espèces. Les mâles de *C. elegans* semblent avoir développé des stratégies de reproduction différentes. Stridulation et boxe antennaire pourraient jouer un rôle primordial dans le déroulement de la séquence. Les mâles ergatoïdes peuvent féconder plusieurs fois une même femelle.

MOTS-CLES : *Cardiocondyla* ; mâle ergatoïde ; comportement sexuel ; stridulation ; boxe antennaire ; reproduction.

ABSTRACT

The mating behaviour sequence of males of *Cardiocondyla elegans* is described and compared with the mating behaviour of ergatoid males of other species. Males of *C. elegans* have performed alternative mating strategies. Stridulation and antennal boxing seem to be essential before copulation. Ergatoid males can mate several times with the same female.

KEY-WORDS : *Cardiocondyla*; ergatoid male; mating behaviour; stridulation; antennal boxing; reproduction.

INTRODUCTION

Chez les fourmis, les mâles sont habituellement ailés. Cependant, au sein des quatre genres *Hypoponera*, *Cardiocondyla*, *Formicoxenus* et *Technomyrmex*, une forme ailée et une forme aptère (mâle ergatoïde), peuvent cohabiter (Kugler, 1983 ; Loiselle et Francoeur, 1988 ; Yamauchi et coll., 1991, 1996). Les mâles ergatoïdes se reproduisent à l'intérieur du nid et leur comportement sexuel a été partiellement décrit (Kinomura et Yamauchi, 1987 ; Stuart et coll., 1987 ; Heinze et coll., 1993 ; Yamauchi et coll., 1991, 1996). Certaines espèces du genre *Cardiocondyla* comme *C. elegans* ne développent que des mâles ergatoïdes (Heinze et coll., 1993, 2002). S'ils sont plus nombreux que dans les espèces où les deux morphes coexistent (maximum 20 vs 3), ils sont toutefois en nombre très largement inférieur au nombre de femelles ailées disponibles dans le nid (jusqu'à 367). Ils ont aussi des testicules fonctionnels et une spermatogenèse continue. L'étude approfondie de leur comportement sexuel est ici détaillée.

MATERIEL ET METHODES

Des rencontres dyadiques hétérocoloniales de 30 minutes ont été réalisées entre un mâle ergatoïde et une femelle ailée (N = 19), dans une arène de 5 millimètres de diamètre.

Les mâles de différentes colonies sont tout d'abord isolés en présence de 10 ouvrières au minimum 3 jours avant le test ; les femelles ailées sont prélevées directement dans le nid avant le test.

Chaque rencontre débute avec la première prise de contact ; elle est filmée à l'aide d'une caméra numérique, puis analysée.

Une séquence comportementale est définie par une succession d'actes impliquant un

contact entre les deux partenaires. Elle débute donc lorsque les individus entrent en contact et se termine lorsqu'ils se séparent. Au cours d'une même rencontre de 30 minutes, on peut ainsi distinguer plusieurs séquences comportementales, chacune aboutissant ou non à une copulation.

Les différents comportements relevés sont les suivants :

Contact antennaire : le mâle détecte la partie thoracique de la femelle grâce à des mouvements antennaires de faible fréquence.

Grimper : le mâle monte sur le dos de la femelle et s'oriente parallèlement et dans le même sens que la femelle.

Stridulation : une fois monté sur la femelle, le mâle commence à striduler. Les mouvements de son abdomen sont très visibles.

Boxe antennaire : le mâle s'approche de la tête de la femelle avec une fréquence stridulatoire intense et produit avec ses antennes des battements à haute fréquence sur le thorax et la tête de la femelle.

Copulation : le mâle recule, allonge son abdomen, crochète l'abdomen de la femelle en contournant les bords postérieurs des ailes et introduit ses pièces génitales dans le tractus de la femelle. La boxe antennaire perdure pendant l'acte et se termine en même temps.

Contact mandibulaire : le mâle est sur le dos de la femelle ; il remonte vers sa tête et met brièvement ses pièces buccales en contact avec celles de la femelle.

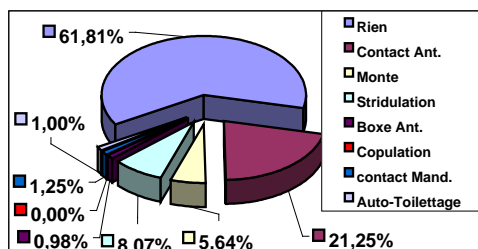
Auto-toilettage : le mâle replie son abdomen entre ses pattes et nettoie ses pièces génitales.

Le nombre de spermatozoïdes stockés dans la spermathèque de 46 femelles a été ensuite évalué. Les spermathèques sont collectées dans l'abdomen des femelles sous loupe binoculaire, puis éclatées individuellement dans 100 µl de solution Beadle. Sur 3 gouttes de 5 µl fixées à l'éthanol, le nombre de spermatozoïdes est déterminé à l'aide d'un microscope à épifluorescence après leur coloration par la méthode DAPI (Bressac et Chevrier, 1998).

Un test de Mann-Whitney est utilisé pour comparer la durée de chaque comportement entre les rencontres avec et sans copulations.

RESULTATS

On peut distinguer deux types de rencontres, selon l'existence ou non d'une (ou plusieurs) copulation(s) durant la période d'observation de 30 minutes. Lorsque aucune copulation n'a eu lieu (Fig. 1), on constate que le mâle passe un peu plus des deux-tiers de son temps sans contact avec la femelle (Rien : 61,81% ; auto-toilettage : 1%), même s'il entre fréquemment en contact avec elle (contacts antennaires : 21,25%). Les stridulations sont peu abondantes (8,07%). En revanche, le budget temps du mâle est totalement différent lorsqu'une ou plusieurs copulations ont eu lieu (Fig. 2). Le mâle ne passe plus en effet que 41,47% de son temps éloigné de la femelle (Rien : 38,38% ; auto-toilettage : 3,09%).



*Time-budget of the different displays of a male towards a female of *C. elegans*, over a 30 min period of observation without any copulation (N = 11).*

Figure 1 : Budget-temps sur 30 minutes des différents comportements d'un mâle vis à vis d'une femelle *C. elegans*, lors d'une rencontre sans copulation (N = 11).

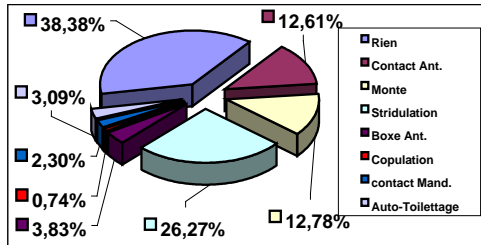


Figure 2 : Budget-temps sur 30 minutes des différents comportements d'un mâle vis à vis d'une femelle *C. elegans*, lors d'une rencontre avec une copulation ou plus (N = 8).
 Time-budget of the different displays of a male towards a female of *C. elegans*, over a 30 min period of observation with at least one copulation (N = 8).

L'analyse comparative donne des résultats significativement plus importants pour la stridulation (26,27% vs 8,07% ; $p=0.0082$, $U=13$) , la boxe antennaire (3,83% vs 0,98% ; $p=0.0032$, $U=10$) et les contacts mandibulaires (2,30% vs 1,25% ; $p=0.0113$, $U=15$) dans les rencontres présentant une ou plusieurs copulations.

Si seulement 8 mâles sur 19 ont copulé au moins une fois, 23 séquences comportementales aboutissant à une copulation ont pu être observées (Fig. 3). L'analyse de la succession des comportements montre que l'auto-toilettage des pièces génitales du mâle intervient de manière aléatoire entre deux séquences copulatoires. Il ne sera donc pas représenté. Par ailleurs, afin de nous rendre compte de l'importance de chaque comportement dans le déroulement de la séquence copulatoire, nous avons représenté celle-ci sous forme d'un diagramme de flux, dans lequel les flèches représentent les transitions entre un comportement donné et celui qui le précède immédiatement ; les chiffres représentent le pourcentage d'apparition de cette transition. Il ressort que 96,2% des copulations sont précédées de boxes antennaires et que 100% de ces dernières sont précédées de stridulations.

La spermathèque d'une femelle a un aspect bleu irisé lorsqu'elle contient des spermatozoïdes et apparaît transparente lorsqu'elle est vide. Toutes les femelles utilisées lors de nos tests étaient fécondées et leurs ovaires n'étaient pas développés. Le nombre de spermatozoïdes stockés dans les spermathèques de 46 femelles est très variable ($m \pm sem = 5167 \pm 566$; 530 à 16900 spermatozoïdes).

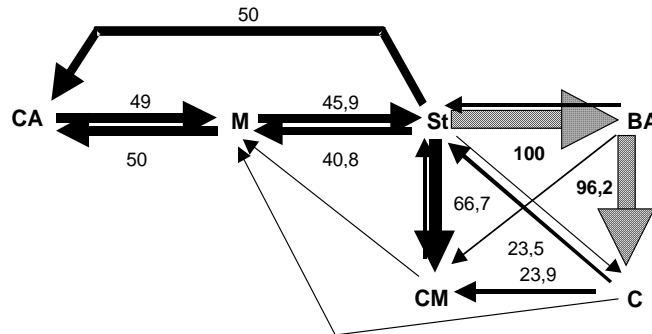


Figure 3 : Diagramme de flux des transitions comportementales effectuées par le mâle *C. elegans* au cours d'une séquence copulatoire (N = 23). Les nombres représentent les pourcentages de transitions entre un comportement X donné et celui qui précède, par rapport à l'ensemble des comportements qui aboutissent à X. CA : Contact Antennaire ; M : Monte ; St : Stridulation ; BA : Boxe Antennaire ; C : Copulation ; CM : Contact Mandibulaire.
 Flux diagram of the behavioural transitions performed by ergatoid males during a mating sequence (N = 23). Number correspond to the percentage of transitions between a given behaviour X and the one immediately preceding, compared with the total number of transitions leading to X. CA : Antennal Contact ; M : Climbing ; St : Stridulation ; BA : Antennal Boxing ; C : Copulation ; CM : Mandibular Contact.

DISCUSSION

Selon la présence ou non de copulation, on observe une grande variation du budget temps du mâle, qui passe beaucoup de temps à striduler. La stridulation et la boxe antennaire sont des étapes obligatoires en préambule à la copulation. La succession de ces trois comportements semble hautement stéréotypée. La stridulation, dont le rôle dans le rapprochement des sexes n'a encore jamais été mis en évidence chez les fourmis, agirait comme moyen de stimulation du couple. La boxe antennaire serait un signal d'immobilisation de la femelle juste avant l'accouplement. Ce comportement s'apparente de par sa fonction possible à un comportement de « martèlement à l'aide des mandibules », observé chez *C. nuda* (Heinze et coll., 1993), ou à un « pincement du corps à l'aide des mandibules » chez *C. wroughtonii* (Stuart et coll., 1987 et Kinomura et Yamauchi, 1987). Des « contacts mandibulaires » sont aussi observés chez *C. elegans*, à ceci près qu'un seul contact a lieu à la fois, le plus souvent en fin de séquence comportementale. Leur rôle reste encore à définir.

Toutes les femelles que nous avons testées se sont révélées fécondées. Les femelles qui n'ont pas été fécondées au cours de nos observations l'étaient donc déjà auparavant. Cela laisse supposer l'existence d'une période de réceptivité limitée des femelles vis à vis des mâles. Nos observations comportementales montrent que les mâles ergatoïdes de *C. elegans* peuvent s'accoupler plusieurs fois avec la même femelle. Cela pourrait expliquer la grande variation observée dans le nombre de spermatozoïdes stockés dans les spermathèques. Le sex-ratio très fortement biaisé en faveur des femelles observé dans les nids laisse supposer que les mâles ergatoïdes peuvent aussi se reproduire avec plusieurs femelles à la suite. Il est ordinairement admis qu'ils se reproduisent exclusivement à l'intérieur du nid (Hamilton, 1967). Toutefois, l'observation répétée sur le terrain de mâles à l'extérieur du nid laisse penser qu'ils assurent aussi un brassage génétique en s'introduisant dans un nid étranger situé à proximité de leur nid d'origine.

REFERENCES

- Bressac C., Chevrier C., 1998. Offspring and sex ratio are independent of sperm management in *Eupelmus orientalis* females. *J. Ins. Physiol.*, 44: 351-359.
- Heinze J., Kühnholz S., Schilder K., Hölldobler B., 1993. Behavior of ergatoïd males in the ant *Cardiocondyla nuda*. *Insectes Soc.*, 40: 272-282.
- Heinze J., Schrempf A., Seifert B., Tinaut A., 2002. Queen morphology and dispersal tactics in the ant *Cardiocondyla batesii*. *Insectes Soc.*, 49: 129-132.
- Hamilton W. D., 1967. Extraordinary sex-ratios. *Science*, 156: 477-488.
- Kinomura K., Yamauchi K., 1987. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtonii*. *J. Ethol.*, 5: 75-81.
- Kugler J., 1983. The males of *Cardiocondyla emery* (Hymenoptera : Formicidae) with the description of the winged male of *Cardiocondyla wroughtonii*, Forel. *Isr. J. entomol.*, 17: 1-21.
- Loiselle R., Francoeur A., 1988. Régression du dimorphisme sexuel dans le genre *Formicoxenus* et polymorphisme comparé des sexes dans la famille des Formicidae (Hymenoptera). *Nat. Can. Rev. Ecol. Syst.*, 115: 367-378.
- Stuart R. J., Francoeur A., Loiselle R., 1987. Lethal fighting among dimorphic males of the ant *Cardiocondyla wroughtonii*. *Naturwissenschaften*, 74: 548-549.
- Yamauchi K., Furukawa T., Kinomura K., Takamine H., Tsuji K., 1991. Secondary polygyny by inbred wingless sexuals in the dolichoderine ant *Technomyrmex albipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 313-319.
- Yamauchi K., Kimura Y., Corbara B., Kinomura K., Tsuji K., 1996. Dimorphic ergatoïd males and their reproductive behavior in the ponerine ant *Hypoponera bondroiti*. *Insectes Soc.*, 43 : 119-130.