

POLYGYNIE ET STRATÉGIES REPRODUCTRICES CHEZ UNE PONÉRINE NÉOTROPICALE, *Ectatomma ruidum*

LACHAUD J.-P.^{1,2}, CADENA A.²,
PÉREZ-LACHAUD G.² & SCHATZ B.^{1,3}

¹LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)

²ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

³School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9QG (U.K.)

Résumé: La composition de plus de 400 colonies de *Ectatomma ruidum* a été analysée et toutes les femelles désaillées (n = 184) provenant d'un échantillon de 70 colonies avec une seule femelle et 37 colonies avec plus d'une femelle, ont été disséquées afin d'étudier le contenu de leur spermathèque et de préciser leur statut reproductif sur la base de divers paramètres de leur physiologie ovarienne. Dans les deux types de colonies, plus de 98% des femelles désaillées présentent une spermathèque pleine, confirmant ainsi l'existence de la polygynie chez *E. ruidum*. La majorité des colonies sont monogynes, mais près de 40% contiennent un nombre de reines pouvant varier de 2 à 12. L'absence presque totale de polygynie dans les jeunes fondations et, au contraire, sa fréquence élevée dans les colonies les plus âgées, suggèrent que la polygynie serait secondaire. Bien que, dans la plupart des cas, il existe un certain degré d'inhibition fonctionnelle des reines surnuméraires, le nombre de reines par colonie est positivement corrélé à la quantité globale d'adultes et de cocons produits, ce qui est l'indice d'une capacité reproductrice supérieure dans le cas des colonies polygynes. Cette capacité, apparemment liée à la forte proportion de microgynes dans les nids polygynes et à leur rôle de "reproductrices d'appoint", tend à confirmer l'importance, chez *E. ruidum*, de la production de microgynes en tant que stratégie reproductive alternative en conditions de forte densité de population.

Mots-clés: *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, nombre de reines, développement colonial, microgynes.

Abstract: Polygyny and reproductive strategies in a neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum*.

The nest composition of more than 400 colonies of the ponerine ant *Ectatomma ruidum* was determined and all dealated females (n = 184) from a sample of 70 colonies with a single gyne and 37 colonies with several gynes were dissected. In order to verify whether they were inseminated and what was their real reproductive status, various ovarian parameters were recorded. More than 98% of dealated females were inseminated in both kind of nests which confirms the existence of polygyny in this species. The majority of colonies are monogynous but near to 40% contained 2 to 12 queens. While nearly absent in young colony foundations, polygyny was frequent in older ones which suggests a secondary polygyny mechanism. Despite some degree of functional inhibition in polygynous colonies, the reproductive capacity was higher in these colonies as shown by the very significant positive correlation between the global amount of adults and pupae produced and the number of queens in each colony. Such a capacity, linked to the high proportion of microgynes in polygynous colonies and their function as a "reproductive reserve", reinforces the importance of the production of this queen morph as an alternative reproductive strategy in natural high density conditions.

Key words: *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, queen number, colony growth, microgynes.

INTRODUCTION

Ectatomma ruidum est une fourmi ponérine dominante dans de nombreux types de cultures d'Amérique Centrale et d'Amérique du Sud comme celles de café, de cacao et de

maïs (Kugler et Hincapié, 1983; Lachaud, 1990; Perfecto, 1991). Malgré la taille réduite de ses colonies (90 à 100 individus en moyenne), elle y joue un rôle important en tant qu'agent de contrôle biologique naturel du fait de sa densité de population extrêmement élevée qui peut varier de 1400 à plus de 11000 nids à l'hectare (Levings et Franks, 1982; Lachaud, 1990; Breed et coll., 1990; Lachaud et coll., 1996; Schatz et coll., 1998).

Parmi les facteurs qui peuvent expliquer le succès écologique de cette espèce, nous nous sommes intéressés plus particulièrement, dans le cadre de cette étude, à celui de la polygynie, c'est-à-dire la présence de plus d'une femelle reproductrice à l'intérieur d'une même colonie. Au cours des dix dernières années, quelques études (Pratt, 1989; Breed et coll., 1990) ont en effet signalé l'existence, chez *E. ruidum*, de colonies caractérisées par la présence de plusieurs femelles désailées. Toutefois, compte tenu de la quantité réduite de colonies sur lesquelles portaient ces études et de l'absence de dissection visant à vérifier l'état de la spermathèque et des ovaires des femelles, la réalité de la polygynie chez cette espèce n'a jamais été réellement démontrée.

Dans le but de lever cette ambiguïté nous avons voulu déterminer : 1) si toutes les femelles désailées présentes dans une même colonie de *E. ruidum* sont inséminées; 2) quelle est la fréquence des colonies polygynes au sein des populations naturelles; 3) si toutes les femelles inséminées sont fonctionnelles; 4) quel bénéfice représente pour cette espèce l'utilisation d'une telle stratégie reproductive.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos études ont été réalisées à partir de récoltes effectuées pendant plus de 3 années consécutives (1994-1997) dans le sud-est du Mexique, dans la région du Soconusco, état du Chiapas. L'essentiel de ces récoltes a porté sur deux sites principaux situés près de la ville de Tapachula: l'un (Station Expérimentale de l'INIFAP à Rosario Izapa) consistant en une plantation expérimentale de café où la densité de population atteignait 11200 nids de *E. ruidum* à l'hectare (Schatz et coll., 1998), l'autre (Finca San Antonio à Izapa) en une plantation de cacao où la densité pour cette espèce n'était que de 4 à 5000 nids à l'hectare.

Après une excavation complète des nids, l'ensemble du matériel récolté a été trié au laboratoire et séparé en fonction des différentes catégories (femelles sexuées, mâles, ouvrières, cocons, larves, oeufs). Afin de vérifier le contenu de leur spermathèque, toutes les femelles désailées (n = 184) provenant d'un échantillon de 70 colonies avec une seule femelle et de 37 colonies avec plus d'une femelle, ont été disséquées après avoir été tuées par congélation et pesées individuellement. Quelques paramètres additionnels comme la longueur des ovaires, le nombre d'ovarioles, le nombre et la longueur des ovocytes basaux et la présence (ou absence) de corps jaunes en tant qu'indicateurs d'une récente oviposition (Peeters, 1987), ont également été enregistrés.

RÉSULTATS

Au total 408 colonies complètes de *E. ruidum* ont été récoltées sur les deux sites. Ces colonies se distribuaient de la façon suivante : 8% ne présentaient pas de reine, 52% contenaient une seule femelle désailée et 40% en contenaient plus d'une. Près de 60% des nids sans reines ont été rencontrés entre juillet et octobre, période où les nids peuvent subir d'importants dégâts dûs aux pluies torrentielles (Lachaud, données non publiées).

La dissection de 70 femelles désailées, issues d'un échantillon de 70 colonies présentant une seule femelle, et de 114 femelles désailées provenant de 37 colonies renfermant plus d'une femelle, nous a permis de vérifier que, dans les deux cas, la quasi totalité de ces femelles possédait une spermathèque pleine (98.6% et 98.2% respectivement). Toute femelle désailée, présente à l'intérieur d'une colonie donnée, peut donc être considérée comme potentiellement reproductive, ce qui confirme l'existence de la polygynie chez *E. ruidum*.

Au cours de l'année, la proportion de nids polygynes dans la population, ainsi que le nombre moyen de reines dans ces sociétés polygynes, varient (Fig. 1). La proportion

de nids polygynes augmente graduellement jusqu'en juin-juillet, avec un niveau déjà très élevé en avril-mai, période où se concentre l'essentiel des vols nuptiaux chez cette espèce. Par la suite, la proportion de nids polygynes décroît. Parallèlement, on peut observer une augmentation progressive du taux de polygynie dans les sociétés concernées par ce phénomène avec un maximum de 3,6 reines / colonie polygyne en avril-mai.

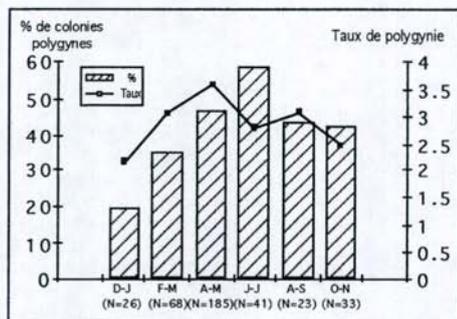


Figure 1. Variation saisonnière du taux et de la fréquence de polygynie.
Queen rate and polygyny frequency variation according to the season.

Compte tenu de cette variabilité annuelle ainsi que de la variabilité liée au site d'étude (Lachaud, données non publiées), les résultats présentés ici se limitent à un seul site (Finca "San Antonio") et à une seule période de l'année, celle d'avril-mai où fréquence et taux de polygynie sont à leur niveau le plus élevé.

Sur un total de 132 colonies récoltées pendant cette période d'avril-mai au cours des 3 années d'étude, 59 étaient polygynes (44,7%) avec un nombre de reines pouvant varier de 2 à 12. La majorité (66,1%) consistait toutefois en colonies di- ou trigynes.

Une analyse globale de la distribution des différentes colonies "monogynes" et "polygynes" en fonction de leur taille (Fig. 2.) montre que cette répartition n'est pas homogène pour les deux types de colonies. Alors que les colonies monogynes correspondent essentiellement à des tailles de population comprises entre 50 et 100 individus, et dépassent rarement 125 individus, les colonies polygynes se rencontrent, elles, dans des gammes de taille de population plus élevées (75 à 125 individus) et pouvant dépasser 200 individus. En particulier, il apparaît tout à fait significatif que sur 40 jeunes colonies (c'est-à-dire ≤ 25 ouvrières, voir Lachaud et Fresneau, 1987) récoltées en 3 ans sur les deux sites, seulement 6 aient été polygynes.

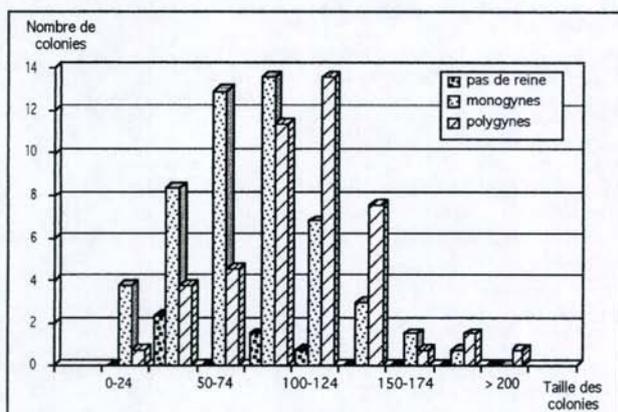


Figure 2. Distribution des tailles de colonie ($n=132$) en fonction du nombre de reines.
Distribution of colony sizes ($n=132$) according to the number of queens.

Afin d'analyser plus en détail les éventuelles corrélations existant entre certains paramètres de la population et le nombre de reines, nous avons reconsidéré nos résultats non plus sur la base de classes de tailles de population et de classes de colonies (monogynes ou polygynes), mais en fonction de la taille moyenne des effectifs globaux (ouvrières + sexués + cocons) correspondant aux colonies renfermant 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, ou plus de 6 reines (Fig. 3).

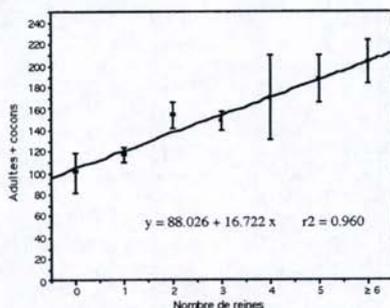


Figure 3. Corrélation entre le nombre de reines et la taille des colonies (adultes + cocons). Les barres correspondent aux erreurs standards. Correlation between queen number and colony size (adults + pupae). Standard errors are indicated by the bars.

général des colonies est d'autant plus important que le taux de polygynie est plus fort. Une telle corrélation suggère que toutes les femelles (ou, au moins, la plupart), présentes dans une colonie donnée, participent effectivement à la ponte.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons comparé (test *t* de Student ou χ^2 suivant le cas) 69 reines inséminées provenant de 69 colonies monogynes et 111 reines inséminées provenant de 37 colonies polygynes (Tableau 1). La comparaison a porté sur divers paramètres dont nous ne présentons ici que trois des plus intéressants : le poids frais, le nombre d'ovarioles et la présence ou absence de "corps jaunes" utilisés comme indicateurs d'une ponte récente.

	Monogynie (69 colonies)	Polygynie (37 colonies)
Nb. de reines inséminées disséquées	69	111
Poids (mg) (<i>t</i> de Student: $P < 0.001$)	16.8 ± 0.4	13.7 ± 0.4
Nb. d'ovarioles (<i>t</i> de Student: $P < 0.001$)	5.9 ± 0.1	4.8 ± 0.1
Présence de corps jaunes (χ^2 : $P < 0.001$)	78.3%	50.5%
% de colonies avec au moins une femelle ayant pondu récemment	n = 54 (78.3%)	n = 37 (100%)

Tableau 1. Comparaison entre les reines de colonies monogynes et polygynes.
Table 1. Comparison between queens from monogynous and polygynous colonies.

Quel que soit le paramètre considéré, les reines de colonies monogynes présentent toujours, en moyenne, des valeurs significativement supérieures à celles obtenues pour les reines de colonies polygynes : 1) le poids frais est nettement plus important; 2) le nombre d'ovarioles est en moyenne supérieur de 1; 3) et surtout, alors que près de 80%

Ces effectifs globaux permettent de rendre compte d'une manière assez fidèle de l'investissement énergétique réel que représente non seulement la production d'adultes mais aussi le développement du couvain, et plus particulièrement celui des sexués, d'autant que la période d'avril-mai, considérée ici, correspond à la période principale de développement des colonies de *E. ruidum* (Lachaud, données non publiées). Les résultats indiquent clairement (Fig. 3) que la taille des effectifs rencontrés dans les colonies est globalement proportionnelle au nombre de reines présentes dans ces colonies. La corrélation positive obtenue est de type linéaire, avec un coefficient de corrélation très élevé ($r^2 = 0.96$). L'investissement éner-

de reines monogynes présentent des signes d'une ponte récente, seulement la moitié des reines polygynes présentent de tels signes, ce qui est l'indice d'un phénomène d'inhibition au moins partielle de la ponte (Cadena et coll., en prép.).

Ces résultats, apparemment contradictoires par rapport à ceux espérés sur la base de la corrélation positive obtenue entre le nombre de reines et la taille des colonies, ne le sont qu'en apparence. Comme c'est le cas chez la majorité des Ponerinae (Peeters, 1993, 1997), le taux de ponte dans les sociétés de *E. ruidum* est, d'une façon générale, relativement bas. Si l'on considère [dernière ligne du tableau 1] les colonies dans leur ensemble et non chaque reine prise individuellement, on se rend compte que seulement près de 80% des colonies monogynes présentent des signes de ponte récente, alors que ces signes se rencontrent dans 100% des colonies polygynes où il existe toujours au moins une femelle avec des corps jaunes. Ceci semblerait indiquer une plus grande "régularité" de la ponte dans ces sociétés polygynes, peut-être du fait d'un relais dans l'activité reproductrice des différentes reines.

Un autre aspect important réside dans le fait que les différences observées entre colonies monogynes et polygynes au niveau des valeurs obtenues pour les trois paramètres considérés, sont essentiellement dues à un artefact lié : 1) à l'existence d'un polymorphisme au sein de la caste reine, avec présence simultanée de macrogynes et de microgynes; et 2) au fait que, alors que les sociétés monogynes sont essentiellement constituées de macrogynes, les microgynes sont proportionnellement plus nombreuses dans les colonies polygynes au fur et à mesure que le taux de polygynie augmente (Fig. 4). Or on a pu démontrer dans un travail précédent que ces microgynes non seulement présentent un poids plus faible que les macrogynes mais que, de plus, elles présentent un nombre d'ovarioles plus réduit et un taux de ponte plus faible (Schatz et coll., 1997; Lachaud et coll., accepté).

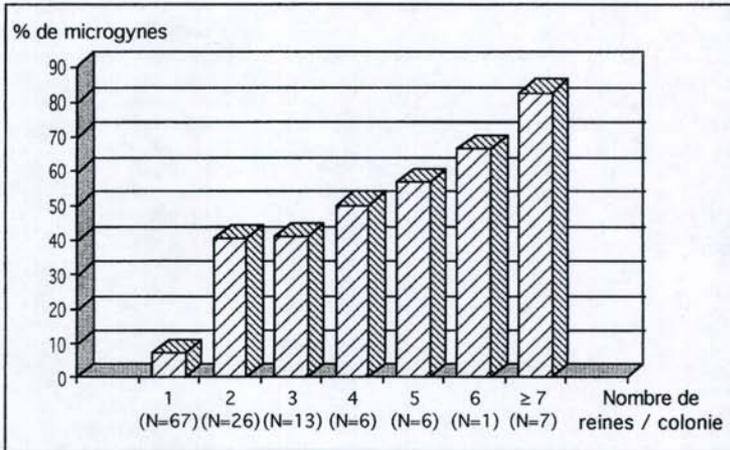


Figure 4. Variation de la proportion de microgynes en fonction du nombre de reines.
Variation of the proportion of microgynes according to queen number.

Ces différences entre colonies monogynes et polygynes se traduisent par une différence importante dans la vitesse de développement des fondations initiées par ces deux types de reines, la fondation par les microgynes étant toujours beaucoup plus lente (Schatz et coll., 1997). Ces différences, qui tendent à se manifester dès l'émergence de la première larve, se font plus nettes à partir de l'apparition du 3ème cocon et deviennent très importantes à l'émergence des premières ouvrières jusqu'à atteindre plus du double de temps nécessaire

pour obtenir le stade à 7 ouvrières. Toutefois, malgré ce handicap, il n'en reste pas moins que les microgynes sont parfaitement capables de mener à bien une fondation et que leur participation aux soins au couvain est importante (Schatz et coll., données non publiées).

DISCUSSION

Nos résultats confirment la réalité de la polygynie chez *Ectatomma ruidum*. Cette polygynie se manifeste dans près de 40% des deux populations étudiées mais ne serait que facultative, la majorité des colonies restant monogynes. Le fait que la fondation des colonies de *E. ruidum* soit généralement haplomérotique (Lachaud et Fresneau, 1987) et que les jeunes colonies présentant plus d'une reine soient très rares, indique que la polygynie serait secondaire, c'est-à-dire résulterait de l'adoption de nouvelles reines par des colonies présentant déjà un certain degré de développement. La forte proportion de microgynes dans les sociétés présentant les plus forts taux de polygynie suggère de plus que cette adoption concernerait essentiellement ce type de reines.

Bien que la quasi totalité des femelles désaillées soient inséminées et puissent être considérées comme de véritables reines potentiellement reproductives, toutes ne semblent cependant pas fonctionnelles notamment dans les colonies polygynes où à peine plus de la moitié des reines rencontrées dans l'ensemble de ces sociétés présentaient des traces indiquant une ponte récente. Il existerait une inhibition, au moins partielle, de la ponte, mais qui n'apparaît pas de façon systématique et, de plus, ne semble pas agir de façon identique sur les microgynes et les macrogynes (Cadena et Lachaud, données non publiées). Malgré cette inhibition, il existe une corrélation positive significative entre le nombre de reines et la taille des colonies (adultes + cocons) et toutes les colonies polygynes présentent au moins une femelle montrant des signes de ponte récente, ce qui semblerait indiquer une plus grande "régularité" de la ponte dans les colonies polygynes et donc un taux de reproduction supérieur à celui des colonies monogynes.

La forte production de microgynes qui caractérise les 2 populations étudiées (un tiers de l'ensemble des femelles sexuées de la population, Lachaud et coll., accepté) et leur intégration au sein de colonies en cours de développement, permettraient d'assurer une réserve de femelles reproductrices d'appoint pour un coût énergétique réduit par rapport à la production uniquement de macrogynes (MacInnes et Tschinkel, 1995, Lachaud et coll., accepté). La polygynie et la proportion croissante de microgynes au fur et à mesure que les sociétés contiennent un nombre plus grand de reines, tendraient ainsi à confirmer l'importance, chez *E. ruidum*, de la production de microgynes en tant que stratégie reproductive alternative en conditions de forte densité de population (Lachaud et coll., accepté).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à un financement du CONACYT, au Mexique (Projet 0574P-N). Nous remercions chaleureusement S. ARON pour ses commentaires et suggestions sur ce manuscrit. Nous remercions également J.A. LÓPEZ-MÉNDEZ, J.A. GARCÍA BALLINAS et C. SALVADOR, pour leur aide lors de la récolte et du tri des colonies.

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.
- Kugler, C. and M.C. Hincapié, 1983. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: Distribution, abundance, nest structure, and diet. *Biotropica* 15: 190-198.
- Lachaud J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 78: 241-256.

- Lachaud, J.-P., A. Cadena, B. Schatz, G. Pérez-Lachaud G. and G. Ibaara-Núñez (accepté). Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. *Oecologia*.
- Lachaud, J.-P. and D. Fresneau, 1987. Social regulation in ponerine ants. *Experientia Suppl.* 54: 197-217.
- Lachaud, J.-P., J.A. López-Méndez, B. Schatz, P. De Carli and G. Beugnon, 1996. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Sociaux 10*: 67-74.
- Levings, S.C. and N.R. Franks, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63: 338-344.
- McInnes, D.A. and W.R. Tschinkel, 1995. Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 367-375.
- Peeters, C., 1987. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes Soc.* 34: 75-86.
- Peeters, C., 1993. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In: *Queen number and sociality in insects*. L. Keller (Ed.), Oxford University Press, Oxford, pp 234-261.
- Peeters, C., 1997. Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. J.C. Choe and B.J. Crespi (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp 372-391.
- Perfecto, I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.* 84: 65-70.
- Pratt S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- 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.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, V. Fourcassié and G. Beugnon, 1998. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux 11*: 103-107.