

CONFLITS ENTRE REINES ET STRATÉGIES REPRODUCTRICES CHEZ LA FOURMI HÔTE *PLAGIOLEPIS PYGMAEA* LATR. ET SON PARASITE SOCIAL *PLAGIOLEPIS XENE* ST.

Luc PASSERA¹ & Serge ARON²

¹ Laboratoire d'Éthologie & Psychologie Animale, UMR CNRS 5550, Université Paul-Sabatier,
118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex (France)

² Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Université Libre de Bruxelles,
50 Avenue F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles (Belgique)

Résumé: *Plagiolepis pygmaea* est une espèce polygyne et polycalique parfois parasitée par la fourmi sans ouvrières *Plagiolepis xene*. Au laboratoire, les élevages de nids parasités produisent très peu d'ouvrières hôtes alors que dans la nature, la présence du parasite ne semble avoir aucune conséquence démographique sur les ouvrières *P. pygmaea*. Le but du travail est d'expliquer cette contradiction. Nous avons montré que :

1. Dans les élevages mixtes de laboratoire, il n'y a presque pas d'œufs de la reine hôte *P. pygmaea*.
2. Cette rareté des œufs de la fourmi hôte est due à l'oophagie exercée par les reines parasites. Elle n'est pas due à une action inhibitrice des reines parasites sur l'ovogenèse de l'hôte.
3. Dans la nature, l'oophagie est évitée par une modification de la distribution spatiale des reines de *P. pygmaea* dans les chambres du nid : les reines hôtes évitent de résider dans les chambres à forte concentration en reines *P. xene*.

Mots-clés: Parasitisme social, oophagie

Abstract: Queen-queen conflicts and reproductive strategies in the ant *Plagiolepis pygmaea* Latr. and its workerless social parasite *Plagiolepis xene* St.

The ant *Plagiolepis pygmaea* forms polygynous (several queens) and polycalic (several nests) colonies that may be parasitized by the workerless social parasite *Plagiolepis xene*. Under laboratory conditions, parasitized colonies produced only a few host workers. Such a demographic change due to the presence of *P. xene* seems not to occur under natural conditions. The aim of this study was to explain this contradiction. Investigations have shown that:

1. Very few eggs of *P. pygmaea* are found in laboratory parasitized colonies.
2. The scarcity of *P. pygmaea* eggs does not result from an inhibition of host queens oogenesis by the parasite, but is due to oophagy exhibited by the parasitic queens.
3. In the field, oophagy is avoided by a change in the spatial distribution of the host queens in the nests : the queens of *P. pygmaea* avoid inhabiting the rooms containing *P. xene* queens.

Key words: Social parasitism, oophagy

INTRODUCTION

Le parasitisme social compte parmi les phénomènes les plus intrigants de la myrmécologie. Lorsqu'il est permanent, il est habituellement qualifiée d'inquilisme (Wilson, 1971). Sa forme extrême est marquée par la disparition des ouvrières, le

parasite n'étant plus alors représenté que par ses sexués mâles et femelles. De tels parasites sont donc sous la dépendance totale de l'hôte, leurs larves étant soignées par les ouvrières d'accueil. Il n'est donc pas surprenant de constater que la majorité des espèces qui pratiquent l'inquilisme maintiennent en vie la ou les reines de l'espèce hôte. Ce comportement semble adaptatif car il permet la production en permanence d'ouvrières hôtes qui exercent leurs fonctions de nourrices au profit des larves du parasite. C'est le cas de *Plagiolepis xene*, une espèce parasite sans ouvrières de l'espèce polygyne et polycalique *Plagiolepis pygmaea* (Kutter, 1952 ; Le Masne, 1956 ; Passera, 1964, 1969). Pourtant, des observations anciennes révèlent que dans des élevages parasités de laboratoire, alors que les reines *P. pygmaea* sont respectées, la production d'ouvrières *pygmaea* est fortement freinée (Passera, 1972). Un tel comportement semble aberrant car il aboutit à terme à affaiblir la société hôte et donc l'élevage du parasite. Néanmoins, des observations empiriques pratiquées sur le terrain ne semblent pas conforter la réalité de la diminution du nombre des ouvrières de l'hôte (Passera, non publié). Il semble donc que dans les conditions naturelles, il existe un mécanisme qui permet à la fourmi hôte de continuer à produire des ouvrières.

Le but du présent travail est (i) d'obtenir des données chiffrées montrant que dans des conditions naturelles les colonies parasitées ne sont pas affectées dans leur production d'ouvrières, (ii) de déterminer au laboratoire la manière dont le parasite réduit les populations des ouvrières de l'hôte et (iii) d'étudier le processus par lequel l'hôte échappe à cette diminution de ses ouvrières dans les conditions naturelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Biologie sommaire de *Plagiolepis xene*. Comme son hôte, *P. xene* est une espèce fortement polygyne ; les sociétés parasitées peuvent héberger plus de 100 reines parasites (Passera, 1969). Les reines de *P. xene* sont ailées mais les mâles sont aptères ce qui implique un accouplement intranidal (Kutter, 1952 ; Passera, 1964). La dissémination de l'espèce parasite est donc liée à celle de l'hôte qui est réalisée par bouturage (Passera, 1969).

Les reines du parasite pondent au début du printemps, les sexués devenant matures en été. Leurs œufs se différencient facilement de ceux de leur hôte. Ils sont plus arrondis et nettement plus petits ($X \pm \text{s.d.} = 0,28 \pm 0,02$ mm, $n = 78$ avec des valeurs extrêmes allant de 0,24 à 0,33 mm) que ceux de *P. pygmaea* ($X \pm \text{s.d.} = 0,47 \pm 0,4$ mm, $n = 167$ avec des valeurs extrêmes allant de 0,41 à 0,54 mm) (Passera, 1969).

Origine des sociétés et conditions d'élevage. Vingt colonies, non parasitées, possédant 1 à 48 reines et 150 à 2000 ouvrières avec du couvain d'hiver, ont été récoltées entre le 7 janvier et le 21 avril 1997 dans le Lauragais toulousain. Les reines n'ont donc pas encore repris leur activité ovarienne. Au même moment nous avons récolté 10 colonies parasitées possédant 4 à 41 reines *P. pygmaea* et 2 à 283 reines parasites. Ces colonies sources sont conservées à 12°C jusqu'au moment où elles sont divisées en unités expérimentales. Les unités expérimentales sont nourries avec du miel 2 fois par semaine et élevées dans une pièce chauffée à $26 \pm 1^\circ\text{C}$ (Passera, 1969). D'autre part, 5 colonies non parasitées (1 à 3 reines *P. pygmaea*) et 3 colonies parasitées (3 à 8 reines *P. pygmaea* et 2 à 20 reines *P. xene*) ont été récoltées en été, les 2 et 5 juillet 1999, toujours dans le Lauragais.

Répartition des reines par chambre et présence de cocons. Plusieurs nids ont été récoltés chambre par chambre afin d'en identifier le contenu. Ce travail est rendu possible malgré la taille minimale des loges car les colonies sont localisées sur le flanc des talus longeant des routes. On peut ainsi en grattant la terre à l'aide d'un canif, accéder successivement aux diverses chambres, leur contenu étant récupéré à l'aspirateur à bouche. Nous avons ainsi analysé 12 colonies en période hivernale (8 saines et 4 parasitées) et 8 en période estivale (5 saines et 3 parasitées).

Production d'œufs. En sortie d'hibernation et en condition de laboratoire, les reines pondent au bout d'une huitaine de jours. Le nombre d'œufs émis et leur origine sont déterminés une semaine après la reprise de la ponte. Le nombre d'œufs pondus par des reines *P. pygmaea* a été établi dans 9 unités non parasitées

formées chacune d'une reine *P. pygmaea* et de 300 ouvrières. Le même comptage a été réalisé dans 11 unités parasitées formées d'une reine *P. pygmaea*, de 20 à 80 reines *P. xene* et de 300 ouvrières.

Paramètres ovariens. Afin de mettre en évidence une éventuelle action des reines parasites sur l'ovogenèse de la reine hôte, nous avons analysé les ovaires d'une reine *P. pygmaea* prélevée dans des colonies d'élevage saines (10 répétitions) ou parasitées (15 répétitions). Les dissections faites dans l'eau ont été réalisées 5 ou 6 semaines après la reprise de la ponte. Les ovaires sont placés dans une goutte d'eau sur une lamelle de microscope. On détermine alors le nombre d'ovocytes en vitellogenèse, celui des corps jaunes à la base des ovarioles, la dimension de l'ovocyte le plus grand et la longueur de l'ovariole le plus développé.

Oophagie. Quinze œufs pondus par des reines *P. pygmaea* élevées dans des élevages non parasités sont introduits dans des unités formées de 200 ouvrières et 26 reines du parasite (9 répétitions) et dans des unités formées de 200 ouvrières orphelines (5 répétitions). Les œufs résiduels sont dénombrés 3 ou 4 jours après l'introduction.

RÉSULTATS

Production d'ouvrières *P. pygmaea* dans les sociétés naturelles parasitées

Nous avons comparé la production de cocons d'ouvrières *P. pygmaea* dans 16 chambres appartenant à 5 nids sains et 16 autres chambres appartenant à 3 nids parasités. À la date du comptage (3 et 5 juillet), presque tous les mâles adultes de l'hôte sont éclos. Les quelques retardataires sont identifiables à travers le cocon. Par contre les sexués les plus précoces du parasite n'ont pas encore effectué leur nymphose. Le comptage des cocons des ouvrières *P. pygmaea* est donc fiable. Nous trouvons respectivement une moyenne de 57 ± 73 cocons dans les chambres des nids sains et 61 ± 48 cocons dans celles des nids parasités (Fig. 1). La différence n'est pas significative ($t = 0,65$; $p = 0,52$; $n = 32$; transformation des données en racines carrées).

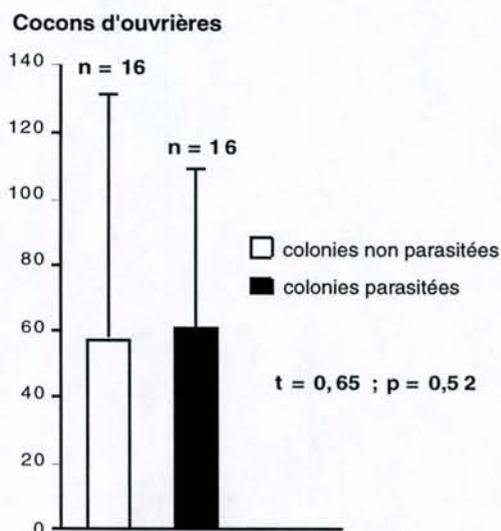


Figure 1. Nombre moyen de cocons d'ouvrières trouvés dans les chambres de 5 colonies saines et de 3 colonies parasitées. Moyennes \pm sd. (t -test $p < 0,05$; données transformées en racines carrées).

Mean number of worker cocoons found in the chambers from 5 unparasitized colonies and 3 parasitized colonies. Means \pm sd. (t -test $p < 0.05$; data were square-root transformed).

Une autre comparaison cette fois à l'intérieur des nids parasités entre le contenu des chambres avec reines *P. xene* et des chambres sans reine *P. xene* aboutit aussi à des résultats non significatifs : 64 ± 44 cocons dans les chambres saines contre 58 ± 55 cocons dans les chambres parasitées ($t = 0,42$, $p = 0,68$; $n = 16$; transformation des données en racines carrées). Nous confirmons ainsi les données empiriques issues d'une

simple observation : la production d'ouvrières hôtes dans la nature n'est pas altérée par la présence de reines parasites.

Présence d'œufs de reines *P. pygmaea* dans des élevages parasités de laboratoire

On récolte une moyenne de $68,3 \pm 40,3$ œufs de *P. pygmaea* dans les 9 élevages non parasités contre $1,5 \pm 1,3$ dans les 11 parasités (Fig. 2) ($t = 9,06$; $p = 0,0001$; $n = 20$; transformation des données en racines carrées).

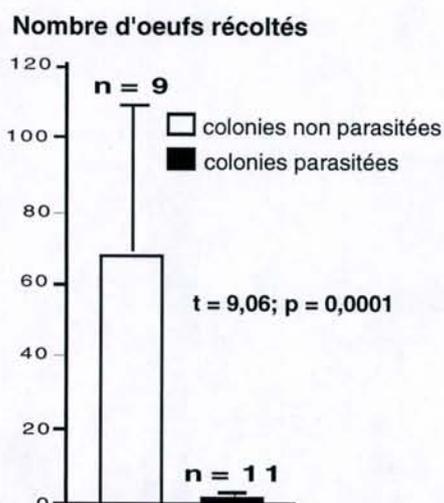


Figure 2. Nombre moyen d'œufs de reines *P. pygmaea* récoltés dans des élevages sains ou parasités. Moyennes \pm sd. (t -test $p < 0,05$; données transformées en racines carrées).

Mean number of eggs laid by *P. pygmaea* queens collected in unparasitized and parasitized units reared in the laboratory. Means \pm sd (t -test $p < 0.05$; data were square-root transformed).

Il est clair que la présence de reines du parasite réduit fortement le nombre d'œufs présents dans des élevages parasités. Ceci peut être la conséquence de 2 facteurs : ou bien les reines du parasite exercent une action inhibitrice sur l'ovogenèse des reines de l'hôte, ou bien ces mêmes reines dévorent les œufs de l'hôte.

Paramètres ovariens des reines *P. pygmaea* élevées avec des reines parasites

Paramètres ovariens	Reines <i>P. pygmaea</i> d'élevages non parasités	Reines <i>P. pygmaea</i> d'élevages parasités	t - test ; données transformées en racines carrées
nombre d'ovocytes en vitellogenèse	$15,2 \pm 5,4$	$17,4 \pm 5,3$	$t = 1,08$; $p = 0,29$ $n = 25$; NS
longueur (mm) du plus grand ovocyte	$0,36 \pm 0,08$	$0,39 \pm 0,12$	$t = 1,63$; $p = 0,12$ $n = 25$; NS
longueur (mm) de l'ovariole le plus développé	$4,57 \pm 1,6$	$4,11 \pm 0,5$	$t = 0,81$; $p = 0,43$ $n = 25$; NS
nombre de corps jaunes	$9,3 \pm 2,2$	$9,2 \pm 1,8$	$t = 0,7$; $p = 0,94$ $n = 25$; NS

Tableau 1. Paramètres ovariens (moyennes \pm sd.) des reines de *P. pygmaea* élevées dans des élevages parasités ($n = 15$) et non parasités ($n = 10$).

Table 1. Ovarian parameters (means \pm sd.) of *P. pygmaea* queens reared in parasitized ($n = 15$) and unparasitized units ($n = 10$).

Les résultats se trouvent résumés dans le tableau 1 ci-dessus. Pour aucun des 4 paramètres étudiés on ne fait apparaître de différences entre reines issues d'élevages

sains ou d'élevages parasités. Les reines *P. xene* n'ont donc aucune influence sur l'ovogenèse des reines de l'hôte.

Oophagie exercée par les reines *P. xene*

On retrouve une moyenne de $12,4 \pm 1,8$ œufs pondus par une reine *P. pygmaea* dans les unités non parasitées contre $2,7 \pm 2,1$ dans les unités parasitées ($t = 4,7$; $p = 0,0005$; $n = 14$; transformation des données en racines carrées) (Fig. 3). Les œufs des femelles hôtes sont donc mangés par les reines du parasite. Nous avons d'ailleurs pu observer cette oophagie à plusieurs reprises.

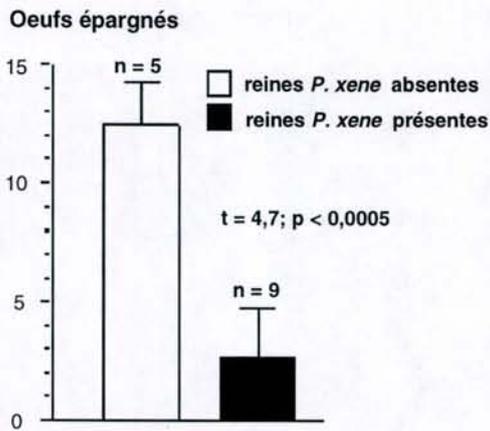


Figure 3. Quinze œufs pondus par des reines *P. pygmaea* ont été introduits dans des unités d'ouvrières orphelines dont certaines sont parasitées par des reines *P. xene*. Les histogrammes montrent les œufs encore présents 3 ou 4 jours plus tard (moyenne \pm sd).

Fifteen eggs laid by *P. pygmaea* queens were introduced into units of queenless workers. Several units were parasitized by *P. xene* queens. Bars showed the number of eggs spared 3 or 4 days later (means \pm sd).

Localisation des reines hôtes et parasites

Des sociétés parasitées ont été excavées, chambre par chambre, en période hivernale (janvier à mars) alors que les reines ne pondent pas et en période estivale (début juillet) alors que les reines sont en pleine activité ovarienne.

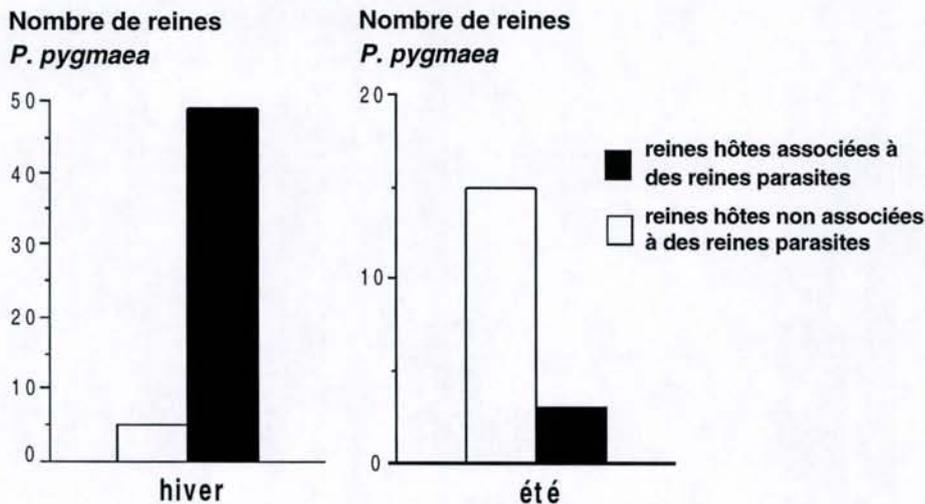


Figure 4. Localisation des reines *P. pygmaea*. La fouille de sociétés parasitées (4 en hiver et 3 en été) montre une distribution saisonnière différente des reines hôtes selon que les chambres hébergent ou non des reines parasites

Localization of *P. pygmaea* queens. Excavation of parasitized societies (4 in winter and 3 in summer) showed a different seasonal distribution of host queens according to the presence or absence of parasite queens in the chambers.

Nous avons localisé ainsi 54 reines *P. pygmaea* dans 4 sociétés hivernales et 18 autres dans 3 sociétés estivales. Quarante neuf des reines hôtes d'hiver soit 90,74% de l'effectif sont trouvées dans des chambres hébergeant aussi des reines du parasite. Par contre l'été, seulement 3 reines *P. pygmaea* soit 9,26% de l'effectif partagent une loge avec des reines du parasite ($\chi^2_c = 33,3$; $p = 0,0001$) (Fig. 4).

Ces résultats laissent penser que les reines *P. pygmaea* pourraient se déplacer entre l'hiver et l'été, si bien qu'elles se retrouveraient en majorité dans des chambres non parasitées pendant la période de ponte.

DISCUSSION

Dans des élevages de laboratoire possédant à la fois des reines hôtes et des reines parasites, on constate une quasi absence des œufs des reines *P. pygmaea*. Pourtant une étude des ovaires des reines hôtes montre que l'ovogenèse est parfaitement normale. Le fonctionnement ovarien des reines *P. pygmaea* n'est donc pas perturbé par la présence des reines parasites. La rareté des œufs de l'hôte résulte d'une oophagie exercée par les reines parasites. Toutefois des études démographiques réalisées dans des nids de la nature montre que la production de nouvelles ouvrières *P. pygmaea* n'est pas affectée par la présence de reines parasites. On est donc amené à émettre l'hypothèse que dans les conditions naturelles, les œufs des reines hôtes échappent à l'oophagie. Ceci pourrait être dû à une ségrégation entre reines hôtes et reines parasites. Alors que l'hiver, un nombre considérable de reines hôtes partagent les mêmes chambres que les reines parasites, la situation est différente l'été. A cette époque de l'année, marquée par une intense production ovarienne, moins de 10% de reines hôtes se trouvent dans des chambres communes avec des reines *P. xene*. Les autres sont localisées dans des chambres libres de parasites où leurs œufs peuvent être soignés normalement. D'une manière générale, *P. pygmaea* est une espèce dont la polycalie est saisonnière. Des observations empiriques montrent que le nombre de chambres et la distance qui les sépare augmente l'été, l'hiver étant marqué par une concentration des individus dans des loges moins nombreuses et plus rapprochées. C'est au cours de ces mouvements saisonniers que les reines hôtes pourraient s'éloigner en été des reines du parasite.

On connaît d'autres exemples de fourmis inquilines dévorant les œufs de leur hôte et appauvrissant la population des ouvrières hôtes. C'est le cas de *Myrmecia inquilina* aux dépens de *Myrmecia vindex* (Haskins et Haskins, 1964). *Leptothorax kutteri* a été vu en train de manger des œufs de son hôte *L. acervorum*. Comme dans le couple *Plagiolepis pygmaea* - *Plagiolepis xene*, Franks et coll. (1990), observent que le nombre d'œufs pondus par l'hôte *L. acervorum* est insignifiant dans les élevages parasités. Mais il faut souligner que dans ces cas, les jeunes sexués femelles du parasite sont capables de quitter par eux-mêmes le nid où ils sont nés pour s'introduire dans une colonie encore indemne de l'hôte. L'affaiblissement de leur colonie de naissance ne met pas leur dissémination en danger surtout si elle contribue à augmenter leur nombre par le biais du surplus énergétique que procure l'oophagie. Un mécanisme assez voisin se rencontre chez *Solenopsis (Labauchena) daguerrei*. Ce parasite inquilin vit en grand nombre chez *Solenopsis richteri* détournant la nourriture à son profit ce qui provoque le déclin de la ponte de la reine hôte (Silveira-Guido et coll., 1973). Là encore, les sexués du parasite quittent le nid hôte d'eux-mêmes.

La situation de *P. xene* est différente. Les reines bien qu'ailées s'accouplent à l'intérieur du nid car les mâles sont aptères. La dissémination se fait alors par bouturage

en même temps que celle de l'hôte (Kutter, 1952 ; Passera, 1964, 1969). Il est donc nécessaire que l'effectif des ouvrières hôtes reste important non seulement pour nourrir les parasites mais aussi pour assurer le bouturage. Mais alors pourquoi les reines *P. xene* dévorent-elles les œufs de leur hôte quand elles en ont la possibilité ? En dehors de l'apport énergétique sans doute non négligeable, on peut émettre l'hypothèse que par ce comportement, les reines parasites éliminent des larves concurrentes et détournent entièrement à leur profit et à celui de leur progéniture les activités trophiques des ouvrières nourrices. Nous avons montré par ailleurs (Aron et coll., 1999) que la taille des larves du parasite ne dépasse pas celle des larves ouvrières de l'hôte ce qui peut constituer une supercherie empêchant les nourrices *P. pygmaea* de discriminer efficacement le couvain du parasite. Quant à l'hôte, sa valeur adaptative passe bien sûr par l'existence d'une descendance nombreuse. Il est donc amené à préserver ses œufs en pondant dans des chambres libérées du parasite. L'existence d'un système polycalique lui en offre la possibilité. Pendant la saison estivale de ponte, les reines de l'hôte se concentrent dans des loges dépourvues de reines *P. xene*. L'hiver, l'oophagie ne pouvant s'exercer, les reines des deux espèces peuvent à nouveau cohabiter dans des chambres communes.

RÉFÉRENCES

- Aron, S., L. Passera and L. Keller, 1999. Evolution of social parasitism in ants: size of sexuals, sex ratio and mechanisms of caste determination. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 173-177.
- Franks, N., M. Blum, R.K. Smith and A.B. Allies, 1990. Behavior and chemical disguise of cuckoo ant *Leptothorax kutteri* in relation to its host *Leptothorax acervorum*. *J. Chem. Ecol.* 16: 1431-1444.
- Haskins, C.P., and E.F. Haskins, 1964. Notes on the biology and social behavior of *Myrmecia inquilina*. The only known myrmeciine social parasite. *Insectes soc.* 11: 267-282.
- Kutter, H., 1952. Über *Plagiolepis xene* Stärcke (Hym. Formicid.). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 25: 57-72.
- Le Masne, G., 1956. Recherches sur les fourmis parasites. Le parasitisme social double. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 243: 1243-1246.
- Passera, L., 1964. Données biologiques sur la fourmi parasite *Plagiolepis xene* Latr. *Insectes soc.* 11: 59-70.
- Passera, L., 1969. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latreille et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et *Plagiolepis xene* Stärcke (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Sci. nat. Zool. Biol. Anim.*, 12^e série 11: 327-482.
- Passera, L., 1972. Longévité des fourmilières de *Plagiolepis pygmaea* Latr. infestées par le parasite social *Plagiolepis xene* St. (Hymenoptera, Formicidae). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 275, série D: 409-411.
- Silveira-Guido, A., J. Carbonell & C. Crisci, 1973. Animals associated with the *Solenopsis* (fire ants) complex, with special reference to *Labauchena daguerrei*. *Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Anim. Control Habitat Manage.* 4: 41-52.
- Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Beknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 548 pp.