

**COMPTES RENDUS DU V<sup>e</sup> CONGRÈS**  
**DE**  
**L'UNION INTERNATIONALE**  
**POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX**

Toulouse 5 - 10 Juillet 1965



Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

**LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES**

# INHIBITION DE LA PONTE DES OUVRIÈRES PAR LES REINES CHEZ LA FOURMI *PLAGIOLEPIS PYGMÆA* LATR.

par Luc PASSERA

Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences de Toulouse

Il semble qu'on puisse actuellement distinguer 4 éventualités concernant la fertilité des ouvrières de Fourmis.

## I. — LES OUVRIÈRES NE PONDENT PAS

C'est le cas de *Tetramorium*, *Solenopsis* et *Pheidole* chez qui l'on admet que les ouvrières sont stériles. A la dissection, on ne trouve que des ovaires rudimentaires.

## II. — LES OUVRIÈRES PONDENT EN PRÉSENCE DE LA REINE

Les observations sont très nombreuses : citons les travaux de EIDMANN, GOETSCH, WHEELER, GÖSSWALD sur *Leptothorax*, BHATTACHARYA et LEDOUX sur les *Ecophylles*, BRIAN sur *Myrmica rubra*, LE MASNE sur *Myrmica* et *Leptothorax*, FREELAND sur *Myrmecia*, et enfin ERARHDT sur *Formica polyctena*.

## III. — LES OUVRIÈRES PONDENT EN PRÉSENCE DE LA REINE, MAIS CETTE DERNIÈRE EXERCE UNE ACTION FREINATRICE

Cette action a été mise en relief par WEIR et CARR chez *Myrmica rubra*.

## IV — LES OUVRIÈRES PONDENT MAIS APRÈS ÉLOIGNEMENT DE LA REINE

Les exemples sont peu abondants. Après les travaux de WEYER, BIER a étudié la ponte des ouvrières de *Leptothorax tuberum unifasciatus*, *Formica rufa pratensis*, et *Formica gagates*. Il conclut que les ouvrières ne pondent qu'après éloignement de la reine, ce qui leur permet d'utiliser pour leur propre compte la substance profertile qu'elles élaborent.

*Plagiolepis pygmæa*, petite Formicidæ polygyne du Midi de la France, appartient à cette dernière catégorie encore peu représentée des ouvrières pondant seulement après éloignement de la reine.

Dans de telles colonies orphelines, on voit apparaître des œufs de 8 jours à 2 mois après le départ de la reine. Nous avons d'ailleurs observé de nombreuses fois les ouvrières orphelines en train de pondre.

La simple observation permet de constater que ces œufs sont *plus longs et plus étroits* que ceux des femelles (planche 1).

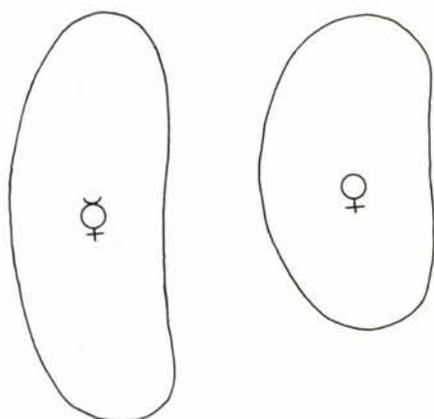


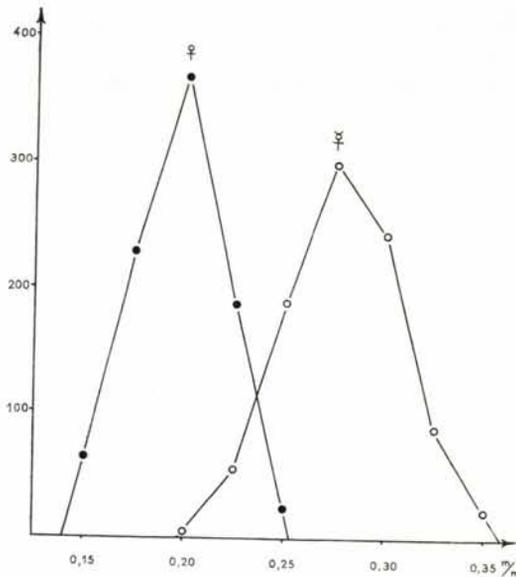
PLANCHE 1. — Œuf d'ouvrière et œuf de reine à la même échelle.

Des mesures portant sur environ un millier d'œufs de chaque catégorie donnent les résultats suivants :

Œufs de reines	longueur du grand diamètre : 0,41 mm longueur du petit diamètre : 0,22 mm
Œufs d'ouvrières	longueur du grand diamètre : 0,46 mm longueur du petit diamètre : 0,19 mm

Il s'agit de valeurs moyennes.

La différence statistique des 2 types d'œufs est possible en analysant la courbe de fréquence portant en abscisses la longueur du grand diamètre moins la longueur du petit diamètre (graphique 1).



GRAPHIQUE 1. — En abscisses : longueur du grand diamètre, moins longueur du petit diamètre, des œufs de reines et d'ouvrières; en ordonnées, les fréquences.

$T = 2,100$  significatif au seuil de  $P = 0,05$ .

Le problème est alors de savoir si de tels œufs peuvent se rencontrer dans la nature, c'est-à-dire dans des nids possédant une ou plusieurs femelles.

A cet effet, nous nous sommes d'abord assuré que la taille des œufs d'ouvrières ne variait pas en cours d'année.

Puis, chaque mois, de mars à octobre, nous avons prélevé des œufs dans la nature et dressé la courbe de fréquence en figurant en abscisses comme précédemment la longueur du grand diamètre moins celle du petit diamètre.

Toutes les courbes obtenues sont *unimodales* et caractéristiques des œufs de reines.

Nous avons d'ailleurs, sur chaque graphique, rapporté la courbe de fréquence de la longueur moins la largeur d'un lot d'œufs pondus par des ouvrières et effectué le test de signification. On trouve des  $t$  différents mais toujours significatifs. *Il n'y a pas d'œufs d'ouvrières dans des conditions naturelles.*

Nous avons aussi effectué des dissections d'ouvrières récoltées dans des nids complets chaque mois de mars à octobre. Il arrive parfois que les ovaires soient visibles, mais nous n'avons jamais trouvé d'œufs mûrs du type décrit, prêts à être pondus.

Enfin, nous avons élevé au laboratoire en toutes saisons, plusieurs centaines de nids complets et nous n'avons jamais observé les grands

œufs des ouvrières. Il semble donc que l'on puisse conclure que ces grands œufs ne sont pas pondus dans des nids complets.

*Les femelles de Plagiolepis pygmæa inhibent la ponte de leurs ouvrières.* Nous avons tenté d'établir quel était le déterminisme de cette inhibition.

### I. — ODEUR DE LA FEMELLE

Les expériences réalisées sont de 2 types :

#### A) Nids à courant d'air

Un courant d'air très lent traverse une colonie complète (reine, ouvrières, couvain) et est dirigé sur des ouvrières orphelines de la même colonie. Tout contact direct entre les 2 groupes est rendu impossible par l'emploi de doubles grilles. On constate qu'il y a ponte dans le compartiment des ouvrières orphelines.

#### B) Nids à doubles cloisons

Afin d'éviter une éventuelle perturbation apportée par le courant d'air, nous avons réalisé le dispositif suivant : le nid d'élevage est divisé en 2 compartiments par une double grille en mailles de bronze; les 2 grilles sont espacées de 3 mm, ce qui empêche tout contact direct. Le dispositif d'humidification est tel que les fourmis des 2 compartiments se groupent juste contre les grilles favorisant au maximum la circulation des odeurs.

Dans ces conditions, on constate encore la ponte d'œufs par les ouvrières orphelinées.

On peut en conclure que *l'odeur de la reine n'inhibe pas la ponte des ouvrières.*

### II. — SUBSTANCE ÉPICUTICULAIRE DE LA FEMELLE

On sait que PAIN a trouvé chez la reine d'Abeille une phéromone inhibitrice de la ponte que les ouvrières prélèvent par léchage de la cuticule. Nous avons pensé qu'il pouvait en être de même chez *Plagiolepis pygmæa*. A cet effet, nous avons distribué à des groupes d'ouvrières orphelines des cadavres de reines tuées par exposition au froid. Ces cadavres frais attirent et retiennent les ouvrières qui les lèchent, puis les dévorent si bien que l'on renouvelle la reine chaque 3 jours. Les ouvrières des élevages expérimentés ont pondu dans les mêmes délais que des lots témoins à qui on ne donnait pas de femelles.

Nous avons pensé que l'exposition au froid pouvait altérer ou détruire une éventuelle phéromone épicuticulaire. Aussi, nous avons entrepris de nouvelles expériences en utilisant des femelles éventrées

à l'aide d'une lame de rasoir. De plus, la tête de la reine est écrasée ce qui permet aux ouvrières de lécher le contenu des glandes labiales et mandibulaires. Les ouvrières sont en effet très friandes des humeurs qui s'écoulent de la femelle mortellement blessée et elles les sucent avant de s'attaquer à la cuticule. Dans tous les cas, les ouvrières expérimentées ont pondu ce qui semble infirmer l'existence d'une phéromone épicuticulaire chez *Plagiolepis pygmæa*.

A titre de preuve complémentaire, nous avons entrepris des extractions de cadavres de reines à l'aide de divers solvants tels que : éther, éther de pétrole, chloroforme. Des morceaux de papier filtre, d'éponge, de moelle de sureau imbibés après concentration de la solution n'attirent pas les ouvrières qui ne manifestent aucun comportement spécial.

Ces derniers résultats avaient déjà été observés par STUMPER sur *Plagiolepis pygmæa*.

### III. — SUBSTANCE ROYALE DISTRIBUÉE PAR TROPHALLAXIE

On peut penser que la reine distribue une substance inhibitrice par voie trophallactique. S'il en était ainsi, des ouvrières séparées de la femelle par un grillage permettant les échanges trophallactiques ne pondraient pas.

Après de nombreux essais, nous avons sélectionné un grillage en nylon dont les mailles de 335 microns empêchent le passage des ouvrières mais non les échanges trophallactiques. Ici encore, les ouvrières orphelines pondent.

### IV. — SUBSTANCE PROFERTILE ÉLABORÉE PAR LES OUVRIÈRES

BIER pense que les ouvrières orphelines de *Leptothorax tuberum unifasciatus* pondent parce qu'elles fabriquent puis consomment une substance profertile qu'en temps ordinaire elles donnent à leur reine.

Dans le cas de *Plagiolepis pygmæa* nous avons procédé de la façon suivante : les ouvrières d'un même nid sont divisées en 3 lots. Le 1<sup>er</sup> lot est introduit dans un nid expérimental à 2 compartiments séparés par une grille à mailles de 335 microns permettant les échanges trophallactiques. Lorsque ces ouvrières pondent on peut penser que le taux de l'éventuelle substance profertile est maximum. On introduit alors le 2<sup>e</sup> lot d'ouvrières dans le 2<sup>e</sup> compartiment et en même temps le 3<sup>e</sup> lot qui servira de témoin est installé dans un autre nid expérimental. Grâce aux échanges trophallactiques, la substance profertile des ouvrières du lot n<sup>o</sup> 1 devrait être consommée par les ouvrières du lot n<sup>o</sup> 2 et ainsi stimuler leur fonctionnement ovarien et hâter

leur ponte. Or, il n'en est rien. Par exemple, les ouvrières du lot n° 2 pondent après 28 jours et les ouvrières témoins du lot n° 3 pondent au bout de 30 jours.

Il n'y a donc pas de substance profertile élaborée par les ouvrières.

### CONCLUSIONS

Les diverses hypothèses que nous venons d'énoncer étant toutes infirmées, il ne reste plus guère à notre disposition que le rôle possible des *stimuli sensoriels tactiles*.

On peut en effet penser que ces stimuli ne sont pas les mêmes en présence ou en l'absence de la reine féconde de la colonie.

Cette hypothèse des stimuli sensoriels a été déjà envisagée par GRASSÉ chez les Termites et DELEURANCE chez les Guêpes. Sa vérification chez *Plagiolepis pygmaea* s'avère laborieuse. En particulier, tout procédé visant à éliminer le rôle des antennes (coupures, vernissage, élimination physiologique) est à proscrire. D'une part les ouvrières supportent très mal l'intervention, d'autre part en même temps qu'on interdit les relations entre reine et ouvrières, on les interdit aussi entre ouvrières. Or, l'ouvrière isolée réellement ou physiologiquement ne pond pas.

*Le rôle des stimuli sensoriels constitue donc pour le moment la meilleure hypothèse de travail.*

### BIBLIOGRAPHIE

- BHATTACHARYA (G. C.), 1943 : Reproduction and caste determination in aggressive red ants (*Ecophylla smaragdina* Fabr. (Trans. Bose Res. Inst., Calcutta, 15.)
- BIER (K.), 1953 : Vergleichende Untersuchungen zur Fertilität der Ameisenarbeiterinnen. (Zool. Anz., 150, pp. 283-288.)
- 1954 : Über den Einfluss der Königinnen auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat. (Ins. soc., I, n° 1, pp. 7-19.)
- BRIAN (M. V.), 1953 : Oviposition by workers of the ant *Myrmica*. (Physiol. et Ecol. comp., 3, pp. 25-36.)
- CARR (C.), 1962 : Further studies on the influence of the queen in ants of the genus *Myrmica*. (Ins. soc. IX, n° 3, pp. 197-211.)
- DELEURANCE (S.), 1946 : Une régulation sociale à base sensorielle périphérique. L'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice des Polistes. (C. R. Acad. Sci., 223, pp. 871-872.)
- EIDMANN (H.), 1928 : Die Koloniegründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa* L. (Zool. Anz., Wasmann-Festband, pp. 99-14.)
- 1943 : Die Ueberwinterung der Ameisen. (Z. Morphol. u. Ökol., 39, pp. 217-275.)
- ERHARDT (H. J.), 1962 : Ablage übergrosser Eier durch Arbeiterinnen von *Formica polyctena* Först. (Ins. Hym.) in Gegenwart von Königinnen. (Naturwissenschaften, 49, pp. 524-525.)
- FREELAND (J.), 1958 : Biological and social patterns in the Australian Bulldog ants of the genus *Myrmecia*. (Austr. J. Zool., 6, n° 1, pp. 1-18.)
- GOETSCH (W.), 1937 : Koloniegründung und Kastenbildung im Ameisenstaat. (Forsch. u. Fortschr., 14, pp. 223.)

- GÖSSWALD (K.), 1933 : Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen. (Z. wiss. Zool., **144**, pp. 262-288.)
- GRASSÉ (P. P.), 1949 : Ordre des Isoptères ou Termites. (*Traité de Zoologie*, T. IX, pp. 408-544, Masson, Paris.)
- LEDoux (A.), 1949 : Etude du comportement et de la biologie de la Fourmi Fileuse (*Ecophylla longinoda* Latr.). (Thèse Paris.)
- LE MASNE (G.), 1950 : Discussion aux Coll. Intern. C.N.R.S. XXXIV, p. 138.
- PAIN (J.), 1961 : Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. (Thèse Paris.)
- STUMPER (R.), 1956 : Les sécrétions attractives des reines de Fourmis. (*Bull. Soc. entom. Suisse*, **XXIX**, n° 4, pp. 373-380.)
- WEIR (J. S.), 1959 : Interrelation of queen and worker oviposition in *Myrmica*. (*Physiol. Zool.*, Chicago, **32**, pp. 63-77.)
- WEYER (F.), 1928 : Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen. (Z. wiss. Zool., **131**, pp. 345-501.)
- WHEELER (W. M.), 1937 : Mosaics and other anomalies among ants. (Harvard, Univ. Press. Cambridge, Mass.)

#### Intervention de M. GERVET.

Que se passe-t-il dans le cas de sociétés polygynes ? La ponte est-elle effectuée par une seule femelle spécialisée ou est-elle pratiquée par toutes les femelles ? Y a-t-il destruction des œufs pondus par les autres femelles ?

#### Réponse de M. PASSERA.

Il semble que dans les sociétés polygynes (les plus fréquentes chez les *Plagiolepis pygmæa*) toutes les femelles sont fonctionnelles avec évidemment des variations individuelles dans la fécondité. Je n'ai jamais vu la destruction d'œufs de femelle par d'autres femelles.

#### Interventions de M. LE MASNE.

1° En complément à l'intervention de M. GERVET, je peux vous indiquer que j'ai trouvé à plusieurs reprises, dans la nature, des sociétés de *Plagiolepis pygmæa* comportant une femelle très volumineuse, largement physogastré, et forte pondreuse, et de nombreuses (10, 20) femelles plus petites, à gastre non renflé.

2° Pouvez-vous préciser dans quelle mesure les œufs longs et étroits pondus par vos ouvrières, œufs qui donnent des mâles, diffèrent des œufs générateurs de mâles pondus par les femelles ?

3° L'inhibition totale de la ponte des ouvrières que vous signalez paraît certaine chez *Plagiolepis* et chez d'autres Fourmis, mais chez certaines fourmis, en particulier chez des *Myrmicidæ*, il y a parfois ponte d'œufs d'ouvrières en présence de la reine, donc pas inhibition totale.

4° Les ouvrières de *Plagiolepis* ont-elles une spermathèque ? Les mâles tentent-ils parfois de féconder des ouvrières ? Ne serait-il pas intéressant de les y pousser, en orphelinant une société, au moment de l'apparition des mâles ?

## Réponses de M. PASSERA.

1° J'ai en effet trouvé de telles sociétés au mois de juillet. Je pense que les nombreuses femelles non physogastres sont de jeunes femelles qui viennent d'effectuer leur vol d'essaimage. Les ovaires n'ont pas encore eu le temps de se développer.

2° Je ne peux préciser quelle est la morphologie des œufs pondus par les femelles et générateurs de mâles.

3° Je suis entièrement d'accord avec M. LE MASNE, pour souligner que chez de nombreuses *Myrmicidæ*, comme *Myrmica*, *Leptothorax*, etc... il y a ponte en présence de la femelle de la société. Il s'agit peut-être même de la règle générale, l'inhibition totale restant encore peu connue chez les Fourmis.

4° Je ne peux préciser s'il y a ou non une spermathèque chez *Plagiolepis pygmæa*, je n'ai jamais vu de tentative de copulation entre mâles et ouvrières. Il sera difficile d'obtenir cette fécondation au bon moment, les ouvrières pondant entre janvier et mai-juin, et les mâles apparaissant en juillet.

Intervention de M<sup>lle</sup> DELAGE.

Lorsque une colonie orphelinée pond, avez-vous eu l'idée de restituer une reine pour voir si la reine inhibe la ponte des ouvrières débloquées ?

## Réponse de M. PASSERA.

Une fois la ponte déclenchée, la reine réintroduite n'est plus capable de la bloquer.

## Intervention de M. NOÏROT.

Les lots d'œufs pondus successivement par les ouvrières pondeuses sont-ils dus à un cycle de ponte des mêmes individus, ou à la ponte successive d'ouvrières différentes; on pourrait supposer dans cette deuxième hypothèse, que les premières ouvrières pondeuses inhibent la ponte des autres.

## Réponse de M. PASSERA.

Il est probable que ce sont les mêmes ouvrières qui pondent au cours des divers cycles, mais ceci est à vérifier.

## Intervention de M. CASSIER.

Existe-t-il dans les ovarioles des ouvrières des « *corps jaunes* » ce qui permettrait de déceler s'il y a succession ou non de cycles ovariens ?

## Réponse de M. PASSERA.

Je n'ai pas encore entrepris de recherches histologiques.

## Intervention de M. KNEITZ.

Je veux seulement dire qu'OTTO et ERHARDT ont trouvé la même différence entre les œufs des ouvrières et des femelles, et je pense que ce phénomène très intéressant est répandu chez toutes les espèces de fourmis.

Réponse de M. PASSERA.

Il semble en effet assez fréquent que les œufs pondus par les ouvrières soient plus grands que ceux pondus par les femelles. Je pense en particulier aux travaux de WIER sur *Myrmica*.

Intervention de M. TOROSSIAN.

Je voudrais tout d'abord faire remarquer à M. PASSERA, que la ponte des ouvrières chez les fourmis orphelinées, qui constituent si j'ai bonne mémoire, le 4<sup>e</sup> cas dans son exposé, est en fait beaucoup plus fréquente.

J'ai personnellement mis en évidence cette ponte des ouvrières en l'absence de femelle chez *Dolichoderus quadripunctatus* (cf. TOROSSIAN, 1960). J'ai également observé, après bien d'autres auteurs, la ponte des ouvrières orphelinées, chez *Lasius niger*, *Lasius alienus*, *Formica cinera*, *Formica Lhemani*, *Colobopsis truncata*, *Myrmica sp.*, etc... Ceci dit, j'aimerais vous demander quelques renseignements complémentaires à propos des œufs trophiques.

— Ces œufs sont-ils exclusivement pondus par les ouvrières ?

— Sont-ils susceptibles de développements ultérieurs ?

— Possèdent-ils un chorion ? Sont-ils déformables ou constitués par une substance fluide qui s'étale après contact avec une surface lisse ?

Réponse de M. PASSERA.

La ponte d'ouvrières orphelines n'est pas rare. Mais, rien ne prouve que les ouvrières de la plupart des espèces que vous citez ne pondent pas — au moins partiellement — en présence de la reine. Il y a très peu de travaux publiés qui aient montré une inhibition totale de la femelle sur la ponte des ouvrières.

Les « œufs alimentaires » pondus par les ouvrières de *P. pygmaea* ne peuvent se confondre avec les œufs reproducteurs qui ont fait l'objet de l'exposé, en raison de leur taille : ils sont 2 fois plus courts.

Ces « œufs » sont exclusivement pondus par les ouvrières en présence ou non de la reine : il n'y a pas d'inhibition royale en ce qui les concerne.

Ils possèdent un chorion et ont une forme géométrique précise.

Ces « œufs » sont sucés par les larves de la colonie immédiatement après leur émission. Au bout de quelques minutes il ne reste que le chorion vide et ratatiné.

En l'absence de larves, ils ne sont consommés que tardivement par les ouvrières, ce qui nous a permis de constater qu'ils n'éclosent jamais.

Il ne s'agit pas — comme chez de nombreuses fourmis — d'œufs ordinaires consommés à la suite de circonstances mal définies, mais d'« œufs » produits dans un but trophique, consommés immédiatement, et de toute façon incapables d'éclore.

Réponse de M. TOROSSIAN à M. PASSERA.

Des faits de deux ordres prouvent nettement que les ouvrières que j'ai citées, ne pondent pas en présence de la reine.

1<sup>o</sup> L'observation visuelle suivie des ouvrières dans des colonies en présence de la reine ne nous a jamais permis de mettre en évidence une ponte des ouvrières, alors qu'il n'est pas difficile de voir ces dernières pondre lorsqu'elles sont orphelinées (cf. photo).

2° Chez *Lasius*, *Formica*, *Colobopsis*, *Dolichoderus*, au moins, les polygones de fréquence de la taille des œufs d'ouvrières et de femelles sont très différents de sorte que l'existence d'œufs dans un élevage est immédiatement attribuable, à la ponte d'une femelle ou des ouvrières.

Intervention de M. SOULIÉ.

Y a-t-il une différence d'origine, en particulier dans le temps (au cours d'une année) entre les relativement grosses ouvrières (pondeuses) ? et les petites ouvrières (chasseuses) ?

Réponse de M. PASSERA.

Je ne pense pas que les différences de taille chez les ouvrières doivent être recherchées dans l'œuf (ce qui permettrait de rattacher cette différence à des variations saisonnières), mais plutôt dans les conditions de l'élevage.

Intervention de M. DÉLYÉ.

Chez *Cataglyphis bicolor* j'ai pu constater que certaines ouvrières (les plus grosses) pondent dans une colonie orpheline. Cette ponte, très peu abondante, 3-4 œufs, se répète au moins 3 fois pour la même ouvrière à des intervalles d'une semaine environ.

---