

Contribution à l'étude du déterminisme de la caste chez une Fourmi :  
Plagiolepis pygmaea Latr.

Luc PASSERA (Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, 118 route de Narbonne, 31 - TOULOUSE).

Des recherches préliminaires (PASSERA 1965, 1969) ont montré que trois séries de facteurs étaient en cause lors du déterminisme de la caste chez Plagiolepis pygmaea : ceux dépendant des reines, ceux dépendant des ouvrières et ceux dépendant des larves. Nous avons dans un premier temps examiné ces trois composantes.

I - REGULATION SOCIALE AU SEIN DES SOCIETES DE P. PYGMAEA

1° Etude des facteurs dépendant des reines

La formation des nouveaux sexués femelles n'est entreprise que lorsque la société est justement dépourvue de femelles fertiles. Cette observation capitale a été vérifiée à la fois sur le terrain et au laboratoire.

- Sur le terrain : environ 500 sociétés ont été examinées entre avril et juin, c'est-à-dire au moment de la formation des larves sexuées femelles. Nous n'avons jamais vu à la fois, dans le même nid, des reines fécondes et des larves de reines.

- Au laboratoire : de nombreuses expériences réalisées vont dans le même sens : la présence d'une reine féconde inhibe à 100 % la genèse de nouveaux sexués de la même caste. Ces résultats sont plus absolus que ceux enregistrés par BRIAN (1963) chez Myrmia rubra et par GÖSS-WALD et BIER (1954 a) chez Formica rufa pratensis.

Des expériences complémentaires ont montré que l'inhibition royale n'est totale que si la reine reste au moins 6 jours dans l'élevage ; si elle reste entre 2 et 6 jours on obtient un mélange d'ouvrières et de reines ; si elle reste moins de 2 jours, l'inhibition est nulle et l'on n'obtient que des reines.

2° Facteurs dépendant des ouvrières

Les larves étant nourries par les ouvrières, le rôle de ces dernières est très important. Il est logique d'admettre que les larves s'orientent vers une caste ou vers l'autre selon la quantité et la qualité de la nourriture transmise.

A) Importance quantitative de la nourriture

Nous avons soumis les ouvrières nourrices à un jeûne sévère. Dans ces conditions, les larves - sous alimentées - se nymphosent en ouvrières.

On peut aussi faire varier l'aspect quantitatif de l'alimentation

en faisant varier le nombre des ouvrières nourrices. Il semble que pour un rapport nombre d'ouvrières/nombre de larves  $\leq 20$ , on obtienne toujours des larves sexuées ; en dessous de ce chiffre les résultats sont divers et il y a souvent obtention d'ouvrières. Il faut donc une quantité minimum de nourriture pour sexualiser le couvain.

### B) Importance qualitative de la nourriture

On peut espérer lever l'inhibition en apportant aux ouvrières des aliments riches en protides tels que du pollen, des hydrolysats d'acides aminés ou encore des larves de reines trempées dans du miel. Ces régimes hautement énergétiques sont pourtant inefficaces montrant ainsi que les ouvrières en présence d'une reine ne redistribuent aux larves qu'un aliment élaboré appauvri. Il y a donc une sorte de filtration sociale au niveau des ouvrières.

L'importance du facteur qualitatif de l'aliment trophallactique apparaît encore quand on fait varier l'état physiologique des ouvrières. C'est ainsi que des ouvrières sorties d'hibernation depuis 3 ou 4 mois ne peuvent sexualiser le couvain. Quant aux ouvrières qui sortent d'hibernation elles ne peuvent réussir plus de 2 élevages successifs de larves sexuées. Il se produit une sorte d'épuisement trophique : les ouvrières doivent subir obligatoirement une période de repos hivernal pour sexualiser le couvain. Ce phénomène est bien sûr en rapport avec la richesse de l'aliment stomodéal.

L'étude du rapport nombre de reines/nombre d'ouvrières fournit un autre argument. La reine maintient son inhibition au sein de 1 800 à 2 000 ouvrières. Or il est impensable qu'une seule reine puisse affamer par ses sollicitations une telle masse d'ouvrières. Si l'inhibition persiste, c'est bien que l'aliment destiné aux larves laisse à désirer qualitativement.

En conclusion, on peut dire que les ouvrières sont les intermédiaires d'un déterminisme trophogénétique double :

- dans un 1er temps, l'aspect quantitatif est le plus important. Les larves doivent recevoir une ration minimum pour avoir des chances d'être sexualisées.

- dans un 2ème temps succède à l'aspect quantitatif l'aspect qualitatif. La nourriture destinée aux larves sexuées doit être spécialement riche et ne peut être élaborée que par des ouvrières en excellent état physiologique, sortant par conséquent d'hibernation.

### 3° Facteurs dépendant des larves

Les larves susceptibles de s'orienter vers la caste royale sont issues du couvain dormant qui regroupe les 3 premiers stades larvaires. Les larves de ces 3 stades ont été élevées séparément. Celles du 1er stade se nymphosent toujours en mâles ou en ouvrières ce qui montre du reste qu'elles constituent une population hétérogène

quant à son origine. Les larves du 2ème stade (larves poilues d'une longueur inférieure à 0,61 mm) ne donnent aussi que des ouvrières. Seules celles du 3ème stade (larves poilues d'une longueur supérieure à 0,73 mm) donnent des reines. Ceci résulte probablement des conditions écologiques antérieures difficiles à évaluer. Peut-être sont en cause des facteurs tels que l'alimentation de la société, sa composition, les conditions climatiques etc. Mais on ne peut totalement exclure bien que cela nous paraisse improbable que les larves du 3ème stade naissent d'oeufs spéciaux à orientation femelle, cette orientation pouvant être modifiée ultérieurement (GÖSSWALD et BIER 1954 b). Mais même dans ce cas, il est vraisemblable que ce sont les facteurs environnants agissant sur la reine lors de la vitellogenèse et non les facteurs blastogénétiques qui orientent l'oeuf.

Quant aux larves du 3ème stade, l'hibernation, comme pour les ouvrières nourrices, constitue une préparation obligatoire à la sexualisation : les larves du 3ème stade estivales ou hivernales mais privées d'un temps de repos au froid ne peuvent donner que des ouvrières.

En conclusion une société de P. pygmaea ne peut produire des sexués femelles que si les conditions suivantes sont remplies :

- 1/ Les reines fécondées de la société sont absentes.
- 2/ Les ouvrières sont nombreuses et sortent d'hibernation.
- 3/ Il y a présence de larves du 3ème stade du couvain hivernant.

## II - DETERMINISME DE L'INHIBITION ROYALE

Nous pensons que les inhibitions royales doivent être rattachées à la notion d'effet de groupe qui selon GRASSE (1967) est "l'ensemble des réactions anatomiques, physiologiques ou éthologiques que l'individu manifeste à la suite d'une stimulation sensorielle émanant de ses congénères agissant en tant que source d'excitation spécifique". Ainsi défini, l'effet de groupe semblerait n'impliquer que des réactions dues à des stimulations sensorielles. Mais à la suite de GRASSE on a l'habitude d'admettre que dans le cas des Insectes sociaux, les phéromones bien qu'agissant chimiquement sont capables d'induire des effets de groupe. Ainsi l'effet de groupe peut avoir deux causes :

- Action des phéromones agissant chimiquement par ingestion encore que des travaux récents sur l'Abeille fassent état de récepteurs antennaires sensoriels de la phéromone (KAISSLING et RENNERT 1968).
- Stimulations sensorielles entrant dans le vaste complexe des effets psychosomatiques.

En fait, que la stimulation soit sensorielle ou chimique, il importe avant tout qu'elle soit spécifique. C'est bien le cas des Plagiolepis chez qui la modification physiologique des ouvrières se manifeste en réponse à l'absence de la reine de la société.

### 1° Recherche des phéromones

Nous avons tenté d'extraire une éventuelle phéromone de multiples façons : par le chloroforme, l'éther de pétrole, l'éther éthylique, l'alcool absolu etc. Les reines sacrifiées étaient dans les conditions physiologiques les plus diverses. De tels extraits n'entravent pas la sexualisation du couvain. Afin de pallier une éventuelle inefficacité de la technique d'extraction, nous avons offert aux ouvrières orphelines des cadavres de leurs reines obtenus de diverses façons : là encore, l'échec est total. Nous avons alors utilisé de la substance royale d'Abeille de synthèse. Cette phéromone a été distribuée de diverses manières : seule, ou en la renforçant par la perception visuelle et tactile d'un cadavre de reine qui sert de support ou encore en l'associant à l'odeur royale. Les résultats qui ne sont pas différents de ceux enregistrés chez des témoins non approvisionnés en phéromones infirment l'existence de phéromones inhibitrices chez Plagiolepis. Nous nous sommes alors orienté vers la recherche d'un déterminisme sensoriel.

## 2° Stimulations sensorielles

### A) Stimulations olfactives

Nous avons tenté d'inhiber la sexualisation du couvain en soumettant la société orpheline à l'action de l'odeur royale. Nous avons utilisé soit des enceintes d'élevage, parcourues par des courants d'air chargés d'odeur royale, soit des enceintes à 2 compartiments séparés par des grilles simples ou doubles, l'un des 2 compartiments étant occupé par une colonie complète, l'autre par une colonie orpheline. Dans tous les cas le couvain a évolué en sexués femelles.

### B) Stimulations visuelles

Une micro-colonie contenant la femelle est introduite dans la pointe d'une pipette contenant une boulette de coton humide. Afin d'éviter toute interférence avec des phénomènes olfactifs, cette pipette est scellée à la flamme aux 2 extrémités. Les fourmis peuvent survivre plus de 2 mois dans un tel milieu confiné en dépit du manque de nourriture. La pipette est introduite dans une société d'ouvrières qui - peut-on supposer - perçoivent visuellement la reine prisonnière. Ici encore le couvain produit des larves femelles.

### C) Stimulations tactiles

Une expérimentation directe visant à interdire les contacts entre reines et ouvrières par mutilation d'antennes échoue chez Plagiolepis. De même une destruction physiologique des récepteurs antennaires par action de la potasse conduit les sujets à une mort rapide. Il est d'ailleurs impensable chez les Insectes sociaux d'obtenir une survie compatible avec la manifestation d'un phénomène biologique en isolant physiquement ou physiologiquement les individus

les uns des autres.

Aussi avons-nous eu recours à une démonstration indirecte. On sait que chez les Fourmis, le comportement des reines varie beaucoup après la fécondation. Nous avons donc vérifié le pouvoir inhibiteur des reines vierges. Il est nul, c'est-à-dire qu'en leur présence il y a élevage de larves sexuées femelles. On pourrait penser que cette différence fondamentale entre reines vierges et reines fécondées est en liaison avec le fonctionnement de l'ovaire royal. Nous avons alors stérilisé des reines pondéuses en les soumettant aux rayonnements d'une source constituée par du Cobalt 60. La ponte est arrêtée aussi longtemps que les reines demeurent vivantes, preuve que l'ovogenèse est enrayée. Or de telles femelles gardent intact leur pouvoir royal: elles inhibent la sexualisation du couvain montrant ainsi qu'il n'y a pas relation entre le fonctionnement ovarien et le pouvoir inhibiteur.

L'absence d'inhibition des reines vierges n'est donc pas dû au non fonctionnement de l'ovaire. Par contre le comportement de ces reines est différent : par exemple, il n'y a pas de "cour royale" autour d'elles les stimulations tactiles étant sans doute d'un autre ordre.

En conclusion l'inhibition est liée à la présence d'une reine fécondée, vivante, en mouvement. En dernière analyse l'inhibition est liée à un effet de groupe à composante psychosomatique.

#### RESUME

La formation des nouveaux sexués femelles chez P. pygmaea apparaît comme un exemple particulièrement efficace de régulation sociale qui exige :

- l'absence des reines fécondées
- la présence d'ouvrières en nombre suffisant, sortant d'hibernation et jouant un rôle de premier plan dans la qualité et la quantité des aliments offerts aux larves sexuées (aspect trophogénétique du déterminisme).
- la présence de larves hivernantes du 3ème stade seules à être bipotentielles.

La reine féconde pygmaea contrôle donc l'apparition des nouveaux sexués. Un tel contrôle nous semble procéder de l'effet de groupe dont l'agent responsable est à rechercher parmi les stimulations sensorielles d'ordre tactile. Ces stimuli sensoriels tactiles peuvent se comparer aux actions psychosomatiques puisque c'est la perception tactile d'une reine vivante en mouvement par les ouvrières qui en dernière analyse déclenche l'inhibition.

## SUMMARY

The production of new queens in P. pygmaea colonies is an instance of a particularly efficacious social regulation, which involves :

- the absence of mated queens
- the presence of workers in a sufficient number, which have just come out of hibernation and play a very important role as to the quality and the quantity of the food which is offered to the sexual larvae (trophogenetic aspect of the determinism).
- the presence of larvae at the third instar of the winterbrood, which are alone bipotential.

The wingless queen controls the apparition of new sexuals. We think that such a control results from the group effect whose factor should be looked for among the sensorial tactile stimulations. These sensorial tactile stimulations may be compared to the psychosomatic effects, since the tactile perception of a living moving queen by the workers produces lastly inhibition.

## BIBLIOGRAPHIE

- BRIAN (M.V.), 1963 - Insectes soc., X(2), p. 91-102.
- GÖSSWALD (K) et BIER (K.), 1954 a - Insectes soc., I (4), p. 305-18.  
1954 b - Insectes soc., I (3), p. 229-46.
- GRASSÉ (P.P.), 1967 - Coll. int. C.N.R.S., 173, p. 9-14.
- KAISLING (K.B.) et RENNER (M.), 1968 - Z. vergl. Physiol., 59,  
p. 357-61.
- PASSERA (L.), 1965 - C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 260,  
p. 6979-81.
- 1969 - Thèse Sci. nat. Toulouse, 256 p., Arch. orig.  
Centre Doc. C.N.R.S. n° 3120.