

ÉTUDE MORPHO-ANATOMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DE  
LA "SOLDATISATION" CHEZ LA FOURMI *Pheidole*  
*pallidula* (NYL)

SUZZONI, Jean-Pierre<sup>+</sup>, PASSERA Luc<sup>+</sup> et STRAMBI Alain<sup>++</sup>

<sup>+</sup>Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier,  
Toulouse

<sup>++</sup>  
C.N.R.S. - I.N.P. 6, Marseille (France)

Mots-clés: *Pheidole*, soldatisation, disques imaginaires alaires,  
hormone juvénile, ecdystéroïdes, fourmis.

Résumé : Chez *Ph. pallidula*, la sous-caste soldat possède une seule paire de disques imaginaires alaires (mésothoraciques) pendant une partie du développement larvaire.

Le déterminisme de la soldatisation est sensible à l'hormone juvénile et il est possible de favoriser la production de soldats en apportant cette hormone par voie alimentaire.

Le dosage des ecdystéroïdes met en évidence des différences entre les deux voies de développement au moment de la divergence.

Abstract : In *Ph. pallidula* the soldier sub-caste shows only one pair of imaginal wing disks (mesothoracic) during a part of larval development.

The soldatization determinism is juvenile hormone-sensitive and it is possible to favour the soldier production by food supply of JH.

The ecdysteroid titre reveals early differences between the two sub-castes bias.

Le polymorphisme présente chez *Pheidole pallidula* un aspect particulier du fait de l'existence de sous-castes nettement tranchées au sein des ouvrières. On distingue trois types de femelles :

les reines, individus féconds et reproducteurs ;

les ouvrières proprement dites, elles sont stériles et de petite taille ; la tête est étroite et leurs dimensions ne fluctuent qu'entre de faibles limites bannissant tout polymorphisme ;

les soldats, ce sont des ouvrières particulières, reconnaissables à leur grosse tête ; ils sont stériles également.

Il n'existe aucune ouvrière *media* ou intermédiaire entre les deux dernières formes décrites si bien que les deux sous-castes ouvrières et soldats constituent un ensemble parfaitement bimodal. Cette circonstance est très favorable à l'étude du déterminisme ouvrière-soldat.

Jusqu'à une date récente les travaux relatifs à ce phénomène de la "soldatisation" n'ont concerné que des observations affectant les populations : température, alimentation, nombre d'individus, etc. (GREGG, 1942 ; NAKAO, 1973 ; PASSERA, 1973, 1974 et 1977 ; etc.). On peut les résumer de la façon suivante :

Ouvrières et soldats possèdent les mêmes stades larvaires. C'est au cours du troisième et dernier stade qu'intervient la différenciation entre les deux sous-castes. Lorsque les larves mesurent 1,3 mm de long (larves orange) elles peuvent soit achever rapidement leur développement marqué par la purge de l'intestin (larves grises), prénymphe et nymphe d'ouvrière, soit subir une brusque croissance jusqu'à 2,5-3 mm avant la purge de l'intestin (larves grises) et les stades prénymphe et nymphe de soldat (figure : 1). La "soldatisation" est soumise à divers facteurs externes ou internes à la société :

température : l'élevage des soldats n'est possible que si la température est supérieure à 24°.

alimentation : elle doit être riche en protéines. Les sociétés nourries avec du miel sont incapables de produire des soldats.

composition de la société : en sortie d'hivernation de nouveaux soldats n'apparaissent que si le nombre de soldats adultes est inférieur à 5 %.

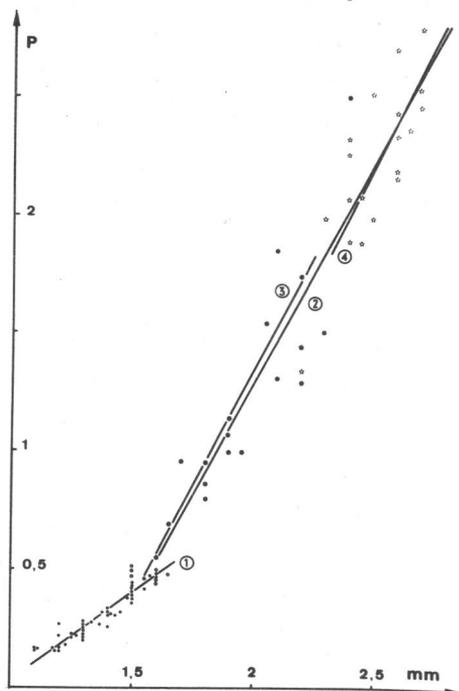


Figure 1 : Relation entre le poids et la taille des larves des deux sous-castes, ouvrière et soldat, de *Ph. pallidula*.  
 En abscisses: la taille en mm ;  
 En ordonnées: le poids (P) en mg.  
 Légende :

- larve orange d'ouvrière
- larve grise d'ouvrière
- \* larve orange de soldat
- ☆ larve grise de soldat
- ① droite de régression des larves d'ouvrières
- ② droite de régression des larves de soldats
- ③ droite de régression des larves orange de soldats
- ④ droite de régression des larves grises de soldats.

## I. - ETUDE DES DISQUES IMAGINAUX ALAIRES CHEZ LES SOLDATS (en collaboration avec Y. SEGUELONG)

Chez de nombreuses espèces les ouvrières *major* présentent des similitudes avec la reine en particulier en ce qui concerne la ponte. Chez les *Pheidole* dont les soldats sont stériles nous avons recherché des analogies avec la reine dans une autre direction. L'existence de mignons alaires chez des individus atypiques nous a amené à étudier les disques imaginaux alaires. De tels disques existent en effet chez *Pheidole bicarinata*, une espèce américaine (WHEELER et NIJHOUT, 1981a).

De l'ensemble de nos observations (montages *in toto*, coupes histologiques, microscopie à balayage) il ressort que chez les larves de soldats il existe une paire d'ébauches correspondant aux ailes mésothoraciques. Par contre les ailes métathoraciques sont toujours absentes. Ces disques imaginaux apparaissent après le début de la différenciation des larves orange dans la voie soldat. Ils sont de forme circulaire chez les larves et prennent une forme ellipsoïdale chez les prénymphe. Leur évolution est résu-

mée sur la figure 2.

Du stade larve orange à larve grise ils subissent une faible croissance (de 1 à  $1,35 \cdot 10^{-2} \text{ mm}^2$ ) et aux stades suivants (prénymphose et nymphose) ils régressent. Malgré leur régression à la mue nymphale ils font saillie à l'extérieur. Ils sont situés en arrière du stigmate mésothoracique qui est bordé par une crête cuticulaire (ou péritrème) hérissée d'épines. L'ébauche est lisse. A la mue suivante (imaginale) les ébauches alaires ont disparu.

Dans la lignée ouvrière à aucun moment nous n'avons pu identifier de disques alaires qui sont pourtant fréquents chez des espèces à polymorphisme moins important comme les *Lasius* ou les *Formica* (WHEELER et NIJHOUT, 1981a). Chez ces ouvrières il y a toujours deux paires de disques.

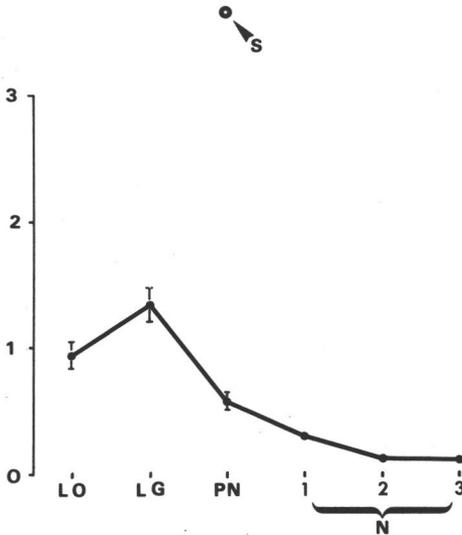


Figure 2 : Evolution de la paire de disques imaginaires alaires (mésothoraciques) au cours de la différenciation de la caste soldat. En ordonnées, la surface des disques imaginaires en  $10^{-2} \times \text{mm}^2$ .

Légende :

LO : larve orange

LG : larve grise

PN : prénymphose

N1 : nymphe blanche à yeux blancs

N2 : nymphe blanche à yeux noirs

N3 : nymphe pigmentée

S : disques imaginaires des pré-nymphes sexuées.

On sait que le développement des disques imaginaires fait intervenir hormone juvénile (JH) et hormone de mue. Par ailleurs nous avons déjà montré chez cette espèce que la JH jouait un rôle dans le déterminisme des castes reine-ouvrière. L'application de JH sur des reines produisant du couvain ouvrier provoque la ponte d'oeufs évoluant en reines (PASSERA et SUZZONI, 1979). Nous avons voulu vérifier si le déterminisme des sous-castes soldat-ouvrière était lui aussi sensible à cette hormone.

## II. - ROLE DE LA JH DANS LA "SOLDATISATION"

Les sociétés utilisées ont été récoltées sur les Causses du Bas-Quercy entre le 27 mars et le 2 avril 1981 puis entre le 26 mars et le 6 avril 1982, c'est-à-dire lors de la reprise d'activité mais avant le début de la ponte. Lors de la mise en expérience à 28° on constitue des sociétés d'environ 1 000 ouvrières et une reine mais débarrassées de tous les soldats afin de favoriser leur production.

Les sociétés traitées reçoivent 2 fois par semaine un ver de farine ayant eu une injection de JH1 (AYERST) en solution dans l'huile d'olive (10 µl). Afin de favoriser la diffusion de la JH, les vers de farine sont laissés au repos une heure. Ils sont donnés aux fourmis après avoir reçu une blessure d'un coup de ciseaux. Pour les témoins la marche à suivre est identique mais les injections sont pratiquées avec de l'huile pure.

Trois à quatre semaines plus tard les premières nymphes apparaissent. A partir de cette date on compte et on élimine chaque semaine les larves et nymphes de soldats. Pour les ouvrières nous avons modifié la méthode de dénombrement ce qui nous amène à présenter séparément les résultats de 1981 et ceux de 1982 (figure : 3).

### 1/ Résultats 1981

Pour ne pas affaiblir les sociétés, les nymphes d'ouvrières sont recensées hebdomadairement mais laissées dans le nid. Or la nymphose à 28° durant plus de 7 jours on est amené à compter deux fois certaines d'entre elles et donc à surestimer la production ouvrière. Nous avons donc mis au point un coefficient de correction pour corriger cet écart. Dans ces conditions les résultats sont les suivants :

a - dose forte :

Les élevages reçoivent 2 fois par semaine 200 µg de JH. Cette dose élevée provoque une mortalité importante parmi les ouvrières et les reines. Sur 11 élevages traités, six ont péri avant la formation du couvain. Les 5 élevages survivants ont produit 5,2 ouvrières/semaine en moyenne contre 22,3 pour les 9 élevages témoins.

Si l'on compare à présent la production de soldats dans les deux situations, on obtient 2,8 soldats/semaine en moyenne par nid traité contre 2,6 chez les témoins. Exprimés en pourcentage de soldats par rapport à l'ensemble du couvain ces chiffres montrent une différence très hautement signifi-

cative au seuil de 1 % : 35 % de soldats dans les nids traités contre 9,4 % dans les nids témoins.

b - dose faible :

Afin d'éviter les effets toxiques de la JH la dose a été réduite à 5 µg de JH. Dans ces conditions tous les élevages (8) ont survécu et la mortalité des ouvrières n'est pas plus élevée que dans les témoins.

Les élevages traités produisent en moyenne par élevage et par semaine 20,7 ouvrières et 5,8 soldats, soit 21,7 %. Les 9 témoins produisent dans les mêmes conditions 17,3 ouvrières et 2,4 soldats, soit 9,5 %. La différence est très hautement significative.

Ainsi dans les deux séries l'apport de JH par voie alimentaire aboutit à une production plus élevée de soldats.

## 2/ Résultats 1982

Les manipulations sont conduites comme précédemment mais les nymphes sont éliminées à chaque dénombrement (et non laissées comme l'an passé). Nous avons utilisé la dose de 5 µg plus compatible avec la survie des élevages. Dans ces conditions la production des 10 nids traités est de 107,3 ouvrières et 9 soldats, soit 7,8 % de soldats. Dans les 11 élevages témoins on obtient 141,6 ouvrières et 5,6 soldats, soit 3,8 %. Ainsi deux fois plus de soldats ont été produits dans les élevages traités.

Dans les trois séries expérimentales, on a donc multiplié par 2 ou par 3 le nombre de soldats obtenus en apportant de la JH par voie alimentaire.

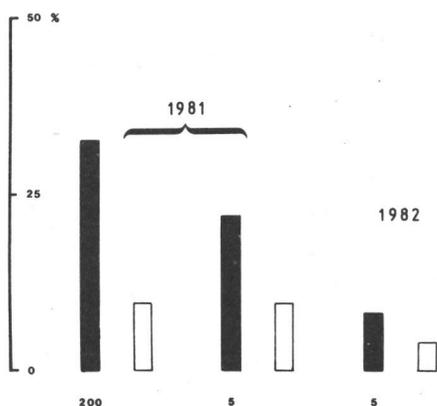


Figure 3 : Effet d'un apport de JH par la nourriture sur la production de soldats. En ordonnées, le pourcentage de soldats obtenus par rapport aux ouvrières néonates.

Légende :

en noir, les nids traités par la JH (la dose en µg est indiquée au-dessous) ; en blanc, les nids témoins.

### III. - APPLICATIONS TOPIQUES DE JH

Afin de déterminer le stade sensible à la JH nous avons réalisé des applications topiques sur des larves encore indifférenciées. Pour cela des groupes d'ouvrières orphelines reçoivent des lots de larves du 2ème stade (20 à 80 µg) ou du 3ème stade (100 à 200, 200 à 300, 300 à 400 et enfin 400 à 500 µg). Chaque larve reçoit une application topique de JH 1 dans l'acétone variant de 133 à 2 000 µg/g de larve.

Il faut noter que l'emploi de doses même élevées n'empêche pas la nymphose dont le taux varie selon les stades de 55 à 90 % sans différence par rapport aux témoins. Sur les 817 larves traitées 553 ont évolué en nymphes d'ouvrières et 7 en nymphes de soldats, soit 1,3 %. De leur côté les 160 larves traitées par l'acétone ont fourni 97 ouvrières et 4 soldats, soit 3,9 %. Nous avons donc échoué dans la tentative de "soldatiser" le couvain à l'aide d'applications topiques. Cela est d'autant plus étonnant qu'avec des doses comparables WHEELER et NIJHOUT (1981b) obtiennent jusqu'à 90 % de soldats chez *Ph. bicarinata*.

Pourtant l'action de la JH n'est pas nulle car elle agit sur le poids des nymphes ouvrières obtenues. En effet plus l'application sur les larves est précoce plus les nymphes sont grosses : les larves du stade II fournissent des nymphes d'un poids moyen de 470 µg tandis que les plus âgées du stade III fournissent des nymphes de 284 µg (figure : 4).

Il s'agit là, soit d'une tentative avortée dans le sens de la "soldatisation", soit d'un gain de poids résultant d'un allongement de la vie larvaire et donc de la période d'alimentation. C'est là un effet classique de la JH.

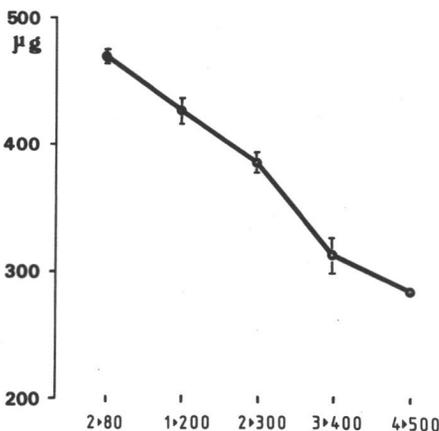


Figure 4 : Effet secondaire de la JH sur le poids des nymphes d'ouvrières obtenues en fonction de la précocité du traitement. En abscisses : le poids des larves en µg ; en ordonnées, le poids des nymphes en µg.

#### IV. - DOSAGE DES ECDYSTEROIDES

Pour préciser les conditions physiologiques du déterminisme nous avons dosé les ecdystéroïdes chez les larves indifférenciées et pendant la différenciation. Ces dosages ont été réalisés sur des échantillons d'au moins 250 µg. Les larves sont regroupées lorsqu'elles n'atteignent pas ce poids. La méthode de dosage utilisée est le dosage radioimmunologique mis au point par DE REGGI et coll. (1975). Les résultats sont rassemblés sur la figure 5. Chez les larves d'ouvrières il y a une élévation du titre jusqu'à un maximum de 5,1 pmoles/mg obtenu pour un poids de 420 µg. Le titre décroît jusqu'à un minimum atteint peu avant la prénymphe. Au cours de la nymphe il se produit un second pic chez les nymphes blanches à yeux noirs. La différenciation de la sous-caste soldat se caractérise par des valeurs élevées jusqu'à un poids de 1 mg. Pour un poids de 1 à 2 mg malgré quelques variations, le titre reste faible ; ensuite il se produit un pic pour un poids de 2,2 mg. A la nymphe on constate aussi un maximum au stade yeux noirs.

Les variations que nous avons mises en évidence peu avant la prénymphe et pendant la nymphe sont parallèles dans les deux voies de développement et sont à mettre en relation avec les mues nymphale et imaginale. Le début du développement lui est marqué par des valeurs élevées chez les larves de soldats et des valeurs basses chez les larves d'ouvrières. Ceci demanderait à être confirmé par d'autres dosages mais la difficulté vient du fait qu'il est difficile ou même impossible (pour les plus jeunes) de distinguer les larves d'ouvrières des larves de soldats entre 300 et 600 µg.

Ces différences constatées entre larves d'ouvrières et larves de soldats sont à rapprocher de celles mises en évidence chez l'Abeille (LENSKY et coll., 1978 ; HAGENGUTH et REMBOLD, 1978 ; REMBOLD et HAGENGUTH, 1981). Malgré des divergences ces auteurs notent lors de certaines étapes du développement mais bien après le stade critique des valeurs plus élevées chez la reine que chez l'ouvrière. Par contre nous-même nous avons montré chez *Plagiolepis* des résultats opposés (SUZZONI et coll., 1981).

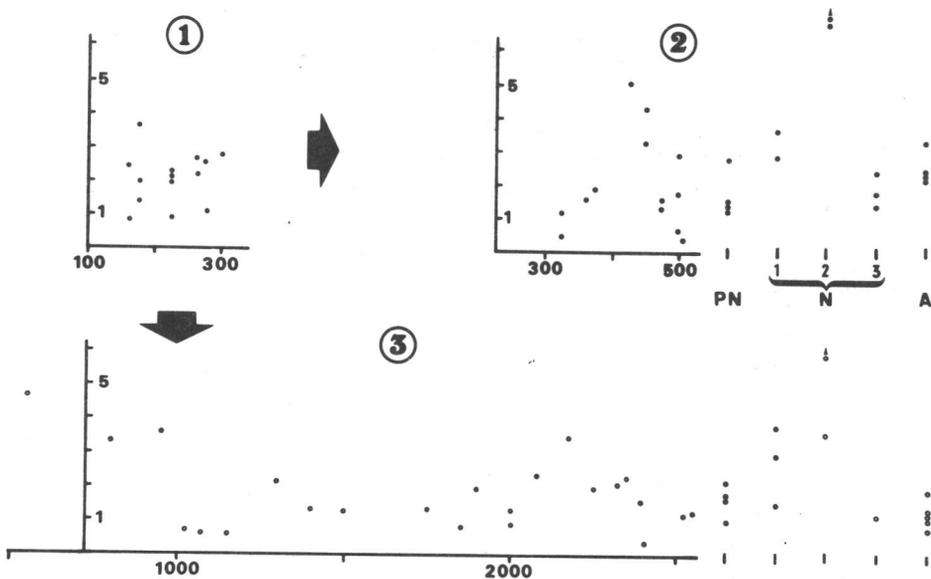


Figure 5 : Dosage des ecdystéroïdes lors de la différenciation des sous-castes ouvrière et soldat. (1) période indifférenciée ; (2) caste ouvrière ; (3) caste soldat. Chaque point correspond à un dosage. En abscisses, le poids en  $\mu\text{g}$  ou le stade ; en ordonnées, les ecdystéroïdes en picomoles/mg d'ecdystérone-équivalent. Les abréviations sont les mêmes que pour la figure 2. A : Adulte.

## V. - CONCLUSION

L'étude des disques imaginaux alaires confirme la place intermédiaire qu'occupe le soldat entre la reine et l'ouvrière. Curieusement une seule paire de disques est visible alors que chez plusieurs espèces les ouvrières en montrent deux paires.

La "soldatisation", comme la sexualisation, est sensible à la JH qui la favorise. La comparaison avec d'autres espèces de *Pheidole* montre des différences dans les modalités d'action qui, pour l'instant, restent inconnues.

Du point de vue hormonal, les ecdystéroïdes montrent des différences au moment de la divergence : la sous-caste ouvrière s'accompagne de valeurs faibles alors que la sous-caste soldat est caractérisée par des valeurs élevées.

## Bibliographie :

- GREGG R.E., 1942. - The origin of castes in ants with special reference to *Pheidole morrisi* Forel. *Ecol.*, 23, 295-308.
- HAGENGUTH H. et REMBOLD H., 1978. - Kastenspezifische Modulation des Ecdysteroid - Titters bei der Honigbiene. *Mitt. dtsh. Ges. Allg. angew. Ent. Giessen*, 1, 938-943.
- LENSKY Y., BAEHR J.C. et PORCHERON P., 1978. - Dosages radio-immunologiques des ecdysones et des hormones juvéniles au cours du développement post-embryonnaire chez les ouvrières et les reines d'Abeille (*Apis mellifica* L. var. *ligustica*). *C. R. Acad. Sci., Paris, D*, 287, 821-824.
- NAKAO S.I., 1973. - Colony development of *Pheidole nodus* Smith in artificial nest (Hymenoptera, Formicidae). *Mushi*, 47, 19-29.
- PASSERA L., 1973. - Origine des soldats dans les sociétés de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Proc. VII Congr. I.U.S.S.I.*, London, 305-309. 1974. - Différenciation des soldats chez la Fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Ins. soc.*, 21, 71-86. 1977. - Production des soldats dans les sociétés sortant d'hibernation chez la Fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Ins. soc.*, 24, 131-146.
- PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1979. - Le rôle de la reine de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae) dans la sexualisation du couvain après traitement par l'hormone juvénile. *Ins. soc.*, 26, 343-353.
- REGGI M. DE, HIRN M. et DELAAGE M., 1975. - Radioimmunoassay of ecdysone ; an application to *Drosophila* larvae and pupae. *Biochem. biophys. Res. Commun.*, 66, 1307-1315.
- REMBOLD H. et HAGENGUTH H., 1981. - Modulation of hormone pools during postembryonic development of the female honey bee castes. Regulation of insect development and behaviour. *Tech. Univ. of Wroclaw Ed.*, vol. 1, 427-440.
- SUZZONI J.P., PASSERA L. et STRAMBI A., 1981. - Corps allates et ecdystéroïdes au cours de la différenciation de la caste chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea*. *Bull. sect. franç. U.I.E.I.S.*, Toulouse, 117-120.
- WHEELER D.E. et NIJHOUT H.F., 1981a. - Imaginal wing discs in larvae of the soldier caste of *Pheidole bicarinata vinelandica* Forel (Hymenoptera : Formicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 10, 131-139. 1981b. - Soldier determination in ants : new role for juvenile hormone. *Science*, 213, 361-363.