

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux
Section française

VOL. 4 – COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,

PAIMPONT 17-19 Sept. 1987



Charles Fernal
1899

CARACTERES MORPHO-PHYSIOLOGIQUES DU
FOURRAGEMENT DE MESSOR SANCTUS (FOREL)

par

Annie CARIOU

*Lab. de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier
118 route de Narbonne, Toulouse (France)*

mois-clés: polymorphisme, polyéthisme, fourragement, développement ovarien, système glandulaire.

résumé: Sur le terrain, on observe chez les fourrageuses de Messor sanctus deux types d'individus : ceux qui ramènent des "proies" au nid et ceux qui reviennent à vide. Des mesures biométriques en laboratoire ont permis de mettre en évidence des différences morpho-physiologiques entre ces deux catégories : celles qui transportent sont de petits individus de faible poids pourvus de petites mandibules alors que la deuxième catégorie concerne des individus de poids supérieur pourvus de larges mandibules. Il existe également des différences morpho-physiologiques entre fourrageuses et résidentes : les résidentes ont un poids supérieur à celui des fourrageuses chargées, une glande de Dufour moins développée que celle des fourrageuses (revenant chargées ou non). Par contre leur glande à venin est aussi développée que celle des fourrageuses.

Le polyéthisme traduit donc des différences morpho-physiologiques inter-individuelles ("service intérieur" - "service extérieur") et des sous-spécialisations (fourrageuses qui transportent et celles qui effectuent une tâche plus particulière (découpage des épis ou patrouilles)).

Morpho-physiological characters of the foragement
of Messor sanctus (Forel).

key-words: polymorphism, polyethism, foragement, ovarian development, glandular system.

summary: In the field, we observe in the foragers of Messor sanctus, two types of individuals: those which bring back "prey" to the nest and those which return without load. Biometrical measures in the laboratory showed clearly some morphological differences between these two types: the carriers are small individuals with low weight and small mandibles while the second type are individuals with higher weight and larger mandibles.

Morphological and physiological differences also exist between foragers and residents; residents have a higher weight than that of the charged foragers, a less developed Dufour's gland than that of the foragers (charged or not). On the other hand, their poison gland is as well developed as that of the foragers.

Polyethism then expresses morpho-physiological differences among individuals and sub specialisations (foragers which carry and those which execute a more specialised task (cutting of grain or patrolling)).

Introduction :

Au cours d'observations effectuées sur le terrain à Port-Leucate (région de Perpignan), nous avons pu remarquer qu'il existait chez une fourmi granivore, *Messor sanctus* (Forel), deux types de fourrageuses : celles revenant au nid chargées et celles rentrant à vide. Ce phénomène avait déjà été observé chez *Messor barbara* par Moggridge (1887) qui remarqua que 10% des individus ne ramènent que des cailloux ou des coquilles vides.

Cette variabilité individuelle du point de vue du rendement nous amène à aborder le problème du polymorphisme et du polyéthisme. Pour Delage (1974), chez *Messor*, les individus de grande taille ramèneraient les graines les plus dures à récolter et aideraient à décortiquer les graines les plus coriaces tandis que les plus petits individus seraient principalement affectés au rôle de nourrice, les individus de taille moyenne s'occuperaient de patrouiller aux alentours du nid.

De même les travaux de Tilles et Wood (1986) sur *Camponotus modoc* ont montré que ce sont les petits individus qui fréquentaient le plus les aphides et s'occupaient plus du transport des aliments solides que les gros individus.

Ce polyéthisme traduit un état physiologique précis : ainsi chez de nombreuses espèces de fourmis, le marquage des pistes vers la source de nourriture s'effectue grâce à la sécrétion de phéromones provenant de glandes abdominales variables selon les genres telles la glande à poison, la glande de Dufour, de Pavan,...

Or chez *Myrmica rubra*, la taille de la glande à poison, de la glande de Dufour augmente avec l'âge de l'individu : la réserve de la glande à poison est vide chez les ouvrières sans expérience ; ces dernières sont moins sensibles aux sécrétions que les plus vieilles (Cammaerts et Trioot (1974); Cammaerts, Trioot et Verhaeghe (1974)). Enfin les expériences de Hansen et Viik (1980) (in Passera 1984) effectuées sur *Formica aquilonia* démontrent que les jeunes ouvrières du service intérieur pondent (les ovaires sont donc développés) tandis que les ouvrières du service extérieur, plus âgées ont des ovaires régressés. Ceci concorde avec les résultats des travaux de Minkenbergh et Petit (1983) sur *Myrmica rubra linnaeus*.

Ces différents travaux nous ont donné l'idée d'établir chez *Messor sanctus*, le profil morpho-physiologique des résidentes (ouvrières du service intérieur) et des fourrageuses (ouvrières du service extérieur) et parmi celles-ci de distinguer celles qui reviennent à vide de celles qui sont chargées.

A-Présentation de l'espèce étudiée.

Messor sanctus est une espèce strictement méditerranéenne dominante sur les plages littorales. Faisant partie de la famille des Myrmicines, elle présente un polymorphisme des ouvrières parmi lesquelles on distingue :

- * les individus minor qui mesurent environ 4 millimètres.
- * les individus media de taille intermédiaire.
- * les individus major dont la tête peut en dimensions dépasser celle d'une ouvrière minor. (Bernard 1968).

Terricole, elle peut creuser son nid à plus de deux mètres de profondeur : sa partie superficielle servant d'entrepôt à grains. L'approvisionnement s'effectue par la formation de colonnes d'individus guidés par les sécrétions issues des glandes à venin et de Dufour, permettant ainsi de tracer une piste jusqu'à la source de nourriture.

B-Caractéristiques morphologiques des fourrageuses et des résidentes.

1-méthodes.

Sur le terrain, nous avons prélevé sur la piste les fourrageuses chargées ou non et rentrant au nid individualisées dans des microtubes type Eppendorf. Les excavations du nid ont parfois permis de faire un prélèvement de résidentes (récoltes des 3 et 20 mai 1987).

Au total de la fin mars à la fin juillet 1987 (soit deux fois par mois), on a ainsi pu récolter :
 - 157 fourrageuses chargées; 117 fourrageuses rentrant à vide; 55 résidentes.
 Nous avons mesuré chez ces individus les caractères morphologiques suivants :

* poids de l'animal en milligrammes.

Le poids a été mesuré avec une balance de précision (réf. Mettler ME30).

* la largeur de tête en millimètres.

Elle a été mesurée à la loupe binoculaire (25 x2) à l'aide d'une échelle micrométrique et dont la valeur donnée en unités micrométriques est convertie en millimètres.

* la largeur des mandibules en millimètres.

Elle a été mesurée comme le montre le dessin ci-dessous :

La = largeur de mandibule; h = hauteur de la plus grosse dent.



Figure 1 : Schéma de mesure de largeur de mandibule de *Messor sanctus*.

Cette largeur de mandibule a été mesurée uniquement chez les deux types de fourrageuses car elle a un rapport direct avec la charge portée : en effet un test de corrélation par rang de Spearman entre le poids de la charge et la largeur des mandibules de la fourrageuse montre qu'il existe une corrélation positive au seuil $S < 0,001$ entre ces deux caractères :

moyenne du poids de la charge (poids C1): $x_1 = 1,87 \text{ mg} \pm 0,23$

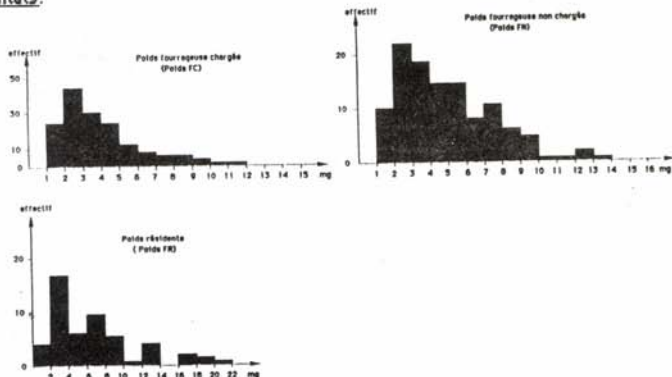
moyenne de la largeur de mandibule (La MC1): $x_2 = 45,62 \text{ mm} \pm 0,68$

RS = 0,46 ; T de Student = 6,50 ; N = 157

On mesure la plus grande largeur des mandibules et on retient la valeur moyenne des deux mandibules pour chaque individu.

Chaque critère morphologique a pu ainsi être découpé arbitrairement en intervalles de classe de dimension constante; cet intervalle de classe a été conservé pour chaque type d'individu (fourrageuse chargée ou non ou résidente) afin de pouvoir suivre et comparer cette distribution des effectifs.

2-résultats.



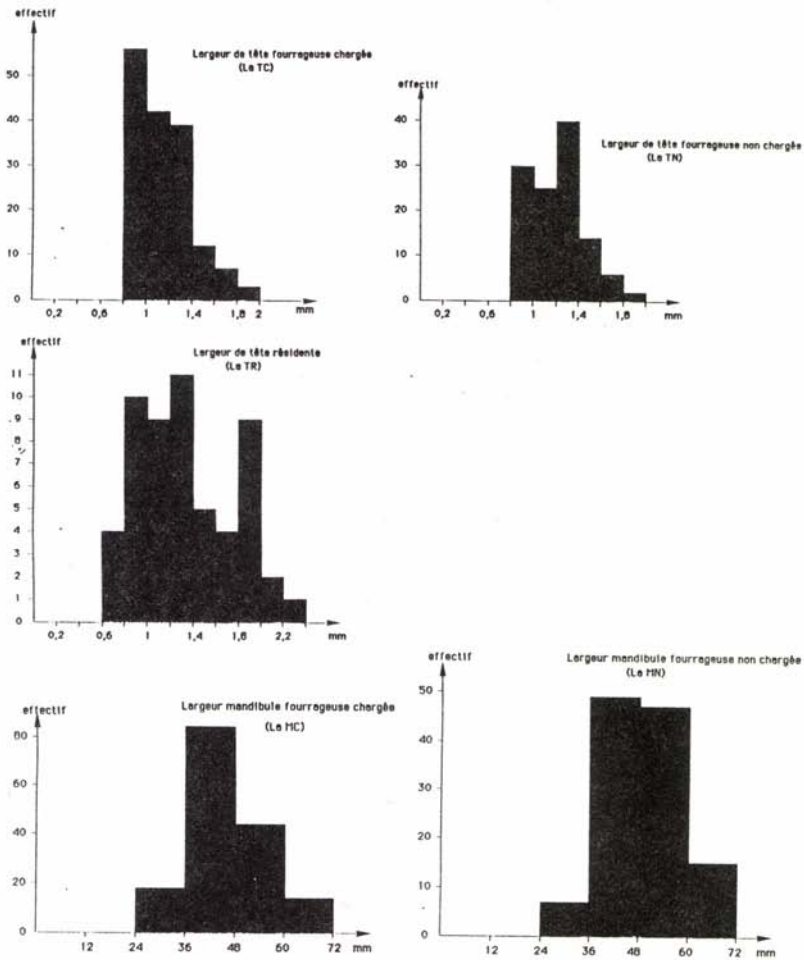


Figure 2 : Répartition des effectifs des trois types d'individus pour les trois critères morphologiques.

Si on dresse le tableau général des effectifs des trois critères pour chaque type d'individu, on obtient :

classe	poids FC	poids FN	poids FR
$1 \leq x < 5$ mg	76,4%	56,4%	43,6%
$5 \leq x < 10$	20,4%	39,3%	34,5%
$10 \leq x$	3,2%	4,2%	21,8%
effectif total	157	117	55
moyenne +/- erreur standard	4,04 +/- 0,18	5,00 +/- 0,46	7,06 +/- 0,68

Tableau 1 : Répartition des effectifs de poids pour les trois types d'individus.

classe	Le TC	Le TN	Le TR
$0,6 \leq x < 1,2$ mm	62,4%	47%	41,8%
$1,2 \leq x < 1,6$	32,5%	46%	29,1%
$1,6 \leq x < 2,8$	5,1%	7%	29,1%
effectif total	157	117	55
moyenne +/- erreur standard	1,15 +/- 0,09	1,21 +/- 0,02	1,33 +/- 0,05

Tableau 2 : Répartition des effectifs de largeur de tête pour les trois types d'individus.

classe	Le MC	Le MN
24-36 mm	10,8%	5,1%
36-48	53,5%	41,9%
48-60	27,4%	40%
60-72	8,3%	12,8%
effectif total	157	117
moyenne +/- erreur standard	45,62 +/- 0,68	49,15 +/- 0,80

Tableau 3 : Répartition des effectifs de largeur de mandibule pour les trois types d'individus.

En utilisant le test de Mann-Whitney, nous avons comparé les poids d'une part entre les deux types de fourrageuses, d'autre part entre les fourrageuses et les résidentes.

On obtient ainsi :

Poids FC = poids de la fourmi chargée
Poids FN = poids de la fourmi rentrant à vide
Poids FR = poids de la fourmi résidente.

poids FC	poids FN	poids FR	poids FC	poids FR	poids FN
U=11 299,5 Z=3,259 N=157	U=7 069,5 N=117	U=2 708 Z=-4,111 N=55	U=5 927 N=157	U=2 628 Z=-1,935 N=55	U=3 807 N=117
P<0,01 **		P<0,01 **		P>0,05 NS	

Tableau 4 : Test de Mann-Whitney entre les poids des deux types d'individus.

Un test de corrélation par rang de Spearman effectué entre la largeur de la tête et le poids de la fourmi donne une corrélation positive au seuil $S<0,001$.

Le test de Mann-Whitney effectué sur les largeurs de mandibules des deux types de fourrageuses nous donne :

Lo MC	Lo MN
U=11 383,5 Z=3,389	U=6 985,5
P<0,002 ***	

Tableau 5 : Test de Mann-Whitney entre les largeurs de mandibules des deux types d'individus.

3-discussion.

Les mesures des caractères morphologiques montrent que les fourrageuses rentrant au nid chargées ont un poids inférieur à celui des fourrageuses rentrant à vide. Ce caractère est corrélé à la taille (largeur de tête). Elles ont également une largeur de mandibule plus petite que celle des fourrageuses non chargées.

Les fourrageuses effectuant véritablement la récolte sont donc de petits individus ayant en majorité un poids de l'ordre de 1 à 5 mg pour 76,4% des effectifs ($x=4,04 \pm 0,18$) alors que la moyenne des individus non chargés est de 5,00 mg $\pm 0,462$.

Par ailleurs les résidentes sont des individus de poids significativement supérieur à celui des fourrageuses chargées $P<0,01$ alors que cette différence n'est plus significative entre ces résidentes et les fourrageuses rentrant à vide $P>0,05$ (moyenne de poids des résidentes $x=7,06 \pm 0,685$) : les résidentes sont donc des individus de taille et de poids supérieur à celui des approvisionnementnes.

C- Caractéristiques physiologiques des résidentes et des fourrageuses.

1-méthodes.

Lors des différents échantillonnages, nous avons recueilli des résidentes et des fourrageuses (chargées et non chargées confondues).

Au laboratoire, ovaires et glandes sont examinés à la loupe binoculaire (10x4) puis dessinés à la chambre claire. À l'aide d'un planimètre polaire, nous mesurons la surface projetée des ovocytes et des glandes, puis nous corrigeons cette valeur en tenant compte du grossissement. Nous retenons seulement le plus gros ovocyte.

2-résultats.

Les histogrammes obtenus sont les suivants :

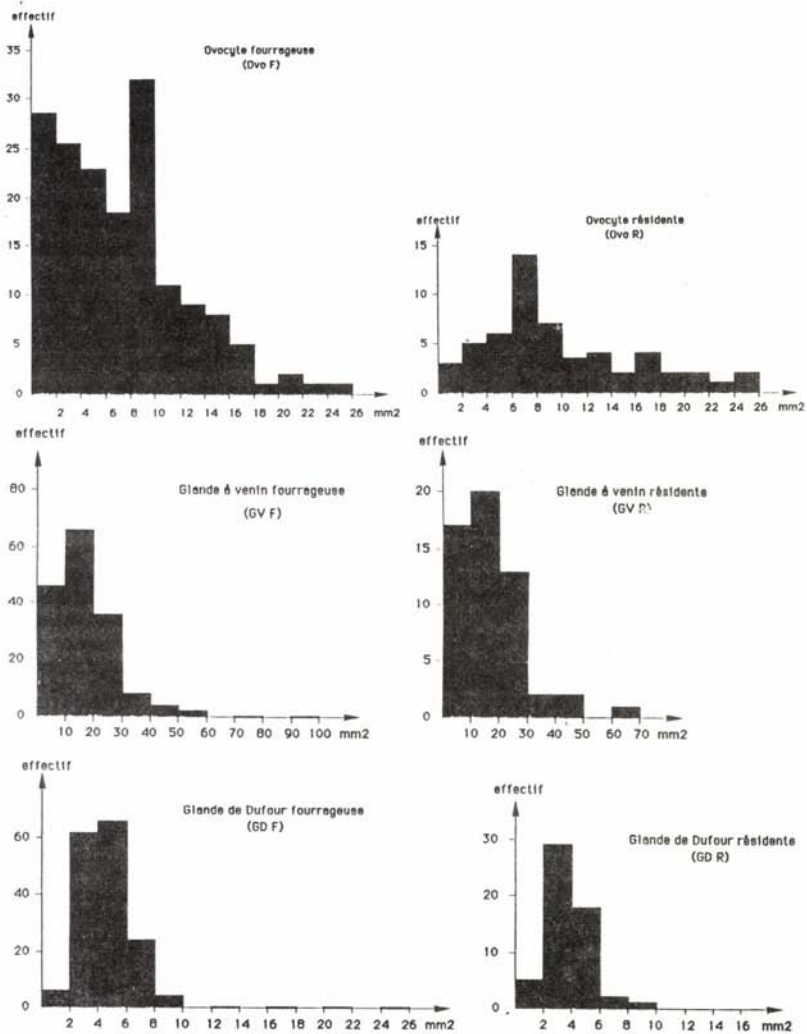


Figure 3 : Répartition des effectifs des trois types d'individus pour les trois critères physiologiques.

De la même manière nous effectuons le découpage des valeurs mesurées en intervalles de classe de dimension constante.

Le tableau général des effectifs pour les trois critères physiologiques nous donne :

- | | |
|---|---|
| OVO F = ovocytes des fourrageuses; | OVO R = ovocytes des résidentes; |
| GV F = glande à venin des fourrageuses; | GV R = glande à venin des résidentes. |
| GD F = glande de Dufour des fourrageuses; | GD R = glande de Dufour des résidentes. |

classe	OVO R	OVO F	GV R	GV F	GD R	GD F
Ov: $0 \leq x < 9 \text{mm}^2$ Gv: $0 \leq x < 25 \text{mm}^2$ Gd: $0 \leq x < 5 \text{mm}^2$	60%	69,7%	81,8%	89,7%	80%	66,1%
Ov: $9 \leq x < 18 \text{mm}^2$ Gv: $25 \leq x < 60 \text{mm}^2$ Gd: $5 \leq x < 10 \text{mm}^2$	27,2%	27,2%	16,3%	9,1%	20%	30,9%
Ov: $18 \leq x < 26 \text{mm}^2$ Gv: $60 \leq x < 95 \text{mm}^2$ Gd: $10 \leq x < 25 \text{mm}^2$	12,7%	3%	1,8%	1,2%	0%	3%
effectif total	55	165	55	165	55	165
moyenne surf. en mm^2	9,72 +/-	7,06 +/-	16,70 +/-	17,64 +/-	3,67 +/-	4,81 +/-
	0,83	0,39	1,55	0,94	0,21	0,22

Tableau 6 : Répartition des effectifs des surfaces ovocytaire et glandulaire pour les deux types d'individus.

Si on effectue un test de corrélation par rang de Spearman entre les moyennes des surfaces ovocytaire et de la glande à venin chez les fourrageuses d'une part et les résidentes d'autre part, on obtient :

OVO F	GV F	OVO R	GV R
$x_1=7,06$ +/-0,393	$x_2=17,64$ +/-0,942	$x_3=9,72$ +/-0,828	$x_4=16,70$ +/-1,558
RS=0,0478 T=0,612 N=165		RS=0,380 T=2,995 N=55	
NS (0,05)		S (0,001)	

Tableau 7 : Test de corrélation par rang de Spearman entre ovocyte et glande à venin pour les types d'individus.

Enfin si on effectue un test de Mann-Whitney entre les moyennes des surfaces ovocytaires et des glandes entre les deux types d'individus, on obtient :

OVO R	OVO F	GV R	GV F	GD R	GD F
U=3 430 Z=-2,709	U=5 645 x2=7,06	U=4 828,5 Z=0,7118	U=4 246,5 x4=17,6	U=5 894 Z=3,318	U=3 181 x6=4,812
+/-0,83	+/-0,39	+/-1,56	+/-0,94	+/-0,21	+/-0,22
S (0,01)		NS (0,05)		S (0,001)	

Tableau 8 : Test de Mann-Whitney des surfaces ovocytaire et glandulaire entre les deux types d'individus.

3-discussion.

Les fourrageuses possèdent donc de petits ovocytes dont la projection est comprise entre 0 et 9mm^2 pour 69,66% des effectifs totaux: ces ovocytes sont plus petits que chez les résidentes (différence significative au seuil S (0,01)) où la moyenne est de $9,72\text{mm}^2 (+/-0,83)$.

Par ailleurs les ouvrières chargées de l'approvisionnement ont une glande de Dufour plus développée que celle des résidentes (différence significative au seuil S (0,001) avec une moyenne de $4,81\text{mm}^2$ contre $3,67\text{mm}^2$ chez les résidentes).

Par contre il n'existe plus de différence significative en ce qui concerne la glande à venin qui n'est pas plus développée chez les fourrageuses que chez les ouvrières restant au nid.

Discussion générale.

Cette étude biométrique a été entreprise à la suite de la mise en évidence sur le terrain d'une différence comportementale entre ouvrières de *Messor sanctus* chargées du ravitaillement de la colonie.

Ce travail a permis de dégager plusieurs points intéressants:

1 - les ouvrières approvisionneuses se divisent en fait en 2 catégories:

- * des individus de faible poids possédant de petites mandibules revenant toujours chargés au nid.

- * des individus plus gros et donc plus lourds, ayant des mandibules plus larges et qui ne ramènent rien.

On peut supposer comme Delage (1974) l'a démontré chez le genre *Messor* que ces individus auraient de par la largeur de leurs mandibules plus imposante, mission de couper les tiges de graminées ou des épis entiers dont les épillets seraient ensuite ramenés par les petits individus ou ils pourraient encore être chargés d'effectuer des patrouilles le long des pistes de récolte afin d'éviter que d'autres espèces compétitrices n'interviennent.

Autre hypothèse: ces gros individus pourraient s'être nourris sur place et reviendraient donc au nid l'abdomen plein dont le contenu pourrait être régurgité par la suite...

2 - les résidentes seraient des individus de poids supérieur à celui des fourrageuses (7,06mg), relativement proche des grosses fourrageuses.

3 - les fourrageuses diffèrent également des résidentes du fait qu'elles possèdent de plus petits ovocytes que ces dernières ce qui rejoint les résultats des expériences de Hansen et Viik sur *Formica aquilonia* (1980) mais aussi ceux de Billen (1982) qui démontrent que les ouvrières voient leurs ovaires passer par différents stades de développement: les plus jeunes (ouvrières du service intérieur) ont des ovocytes bien développés tandis que chez les plus âgées (ouvrières du service extérieur), ceux-ci régressent.

4 - enfin en ce qui concerne la glande à venin et la glande de Dufour, impliquées chez les Myrmicines dans le traçage de piste, leur développement peut être également différent selon qu'on ait affaire à une résidente ou à une fourrageuse.

Si le développement de la glande à venin apparaît identique, la glande de Dufour quant à elle apparaît plus développée dans la deuxième catégorie, or on sait que non seulement cette glande intervient dans le traçage de piste mais également sert à produire des phéromones d'alarme, fonction très importante car prédation et compétition sont deux facteurs environnementaux influençant très fortement l'activité de récolte.

La production de phéromone d'alarme sera donc la deuxième fonction assurée par la glande de Dufour des récolteuses.

Le rôle de la glande à venin est donc axé sur la production de la phéromone de piste; or le dépôt de cette phéromone est fonction de la quantité et de la qualité de la nourriture rencontrée (travaux de Butler (1967), travaux de Jaffé (1980)): la quantité et la qualité de la source alimentaire fluctuant au

cours des saisons, la surface moyenne de cette glande apparaîtrait donc globalement identique à celle des résidentes.

Références bibliographiques :

- BERNARD F., 1968. - Les fourmis (Hymenoptera - Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Masson, Paris, 411 pages.*
- BILLEN J., 1982. - Ovariole development in workers of Formica sanguinea Latr. *Insectes soc.*, 29, 86-95.
- BUTLER C.G., 1967. - Insect pheromones. *Biol.Rev.*, 42, 42-87.
- CAMMAERTS M.C. et al., 1974. - Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of Myrmica rubra L. (Formicidae). *Insectes soc.*, 21 (3), 275-282.
- DELAGE-DARCHEN B., 1974. - Polymorphisme in der Ameisengattung Messor und ein Vergleich mit Pheidole. *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, sous la direction de G.H. Schmidt, *Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft Stuttgart*, 590-603.
- JAFFE K., 1980. - Theoretical analysis of the communication system for chemical mass recruitment in ants. *J. theor. Biol.*, 84, 589-609.
- MINKENBERG O.P.J.M. and PETIT M., 1985. - Ovariole development in workers of Myrmica rubra Tinnæus (Hymenoptera: Formicidae) and its relation to age-polyethism. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 115, 1, 29-43, Bruxelles.
- MOGGRIDGE, 1887. - réf. citée par Bernard (1968) dans "Les fourmis" (Hymenoptera-Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale". *Masson, Paris, 411 pages.*
- PASSERA L., 1984. - L'organisation sociale des fourmis. *Ed. Privat, Bios.*
- RACCAUD-SCHOELLER J., 1980. - Les insectes: physiologie-développement. *Masson, Paris.*
- TILLES D.A. and WOOD D.L., 1986. - Foraging behavior of the carpenter ant Camponotus modoc (Hymenoptera-Formicidae), in a giant sequoia forest. *Can. Ent.*, 118: 861-867.