

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

OBSERVATION DE LA DESCENDANCE DE REINES DE FOURMIS
LEPTOTHORAX NYLANDERI PARASITEES PAR UN CESTODE.

Luc PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution, 105 boulevard Raspail, 75006 PARIS, FRANCE.

RESUME: Les Fourmis *Leptothorax nylanderi* parasitées par des larves cysticercoïdes du Cestode *Anomotaenia brevis* sont réputées stériles ou presque stériles. Cela est vrai pour les ouvrières, mais les reines se montrent capables de pondre, bien qu'incapables d'élever leur descendance elles-mêmes. Afin de bien identifier cette descendance, on a fait accompagner deux reines parasitées de *nylanderi* par des ouvrières de *L. parvulus*. Des larves ainsi obtenues se sont développées après hivernage en devenant des adultes normaux de *nylanderi*: huit mâles et une ouvrière. Les reines parasitées ont donc pondu et leur descendance a accaparé l'activité d'élevage des *parvulus* (aucune larve n'a donné de mâle *parvulus*). L'une des deux reines parasitées de *nylanderi* était probablement fécondée (au moins partiellement), mais n'avait pas montré de comportement de fondatrice solitaire.

MOTS CLES: Adoption de couvain, fertilité, Fourmis, inhibition, parasitisme.

SUMMARY: Observation of the progeny of queens of ants *Leptothorax nylanderi* parasitized by a Cestoda. The ants *Leptothorax nylanderi* parasitized by cysticercoïd larvae of the Cestoda *Anomotaenia brevis* are known to be sterile or nearly sterile. This is sure for workers, but queens appear to be able to lay eggs, even if they are unable to rear their offspring by themselves. In order to identify surely their offspring, two parasitized queens of *nylanderi* have been grouped with workers of *L. parvulus*. Some of the larvae thus obtained developed after overwintering into normal adults of *nylanderi*: eight males and one worker. The parasitized queens have consequently laid eggs and their offspring has taken up the rearing activity of *parvulus* (no larva developed into a male of *parvulus*). One of the two parasitized queens of *nylanderi* was probably fecundated (at least in part), but did not show any behaviour of solitary foundress.

KEY WORDS: Adoption of brood, ants, fertility, inhibition, parasitism.

INTRODUCTION

Les Fourmis *Leptothorax nylanderi* peuvent être parasitées par des larves cysticercoïdes du Cestode *Anomotaenia brevis* et montrer alors une couleur jaune d'or (PLATEAUX, 1972). Ces Fourmis adultes parasitées manifestent un comportement fortement modifié: elles sollicitent fréquemment de la nourriture régurgitée; elles ne nourrissent pas les larves, mais peuvent les transporter; elles sont très sédentaires et se maintiennent habituellement sur le couvain, ne sortant que rarement du nid.

Les ouvrières parasitées semblent inaptes à la reproduction: leurs ovaires ne contiennent en général que des ovocytes de taille relativement petite. Lorsque ces Fourmis parasitées sont privées de la compagnie de Fourmis normales, on n'observe aucun oeuf au nid. Cependant, on a observé une fois la ponte, par une ouvrière parasitée, d'un oeuf très petit (GABRION et Coll., 1976) de dimensions à peine moitié des dimensions normales (soit au plus 1/8 du volume normal), oeuf non viable très probablement. Cette ouvrière était accompagnée d'ouvrières normales.

Les reines ont un poids triple de celui des ouvrières (1,4 à 1,5 mg. pour 0,4 à 0,5 mg.) et peuvent ainsi être moins affectées que celles-ci par la présence d'un ou deux parasites. Cependant, les reines parasitées sont peu fréquentes, car la présence du parasite tend à réduire la croissance larvaire (PERU, 1982); ainsi, la fréquence des intercastes parmi les Fourmis parasitées augmente aux dépens de celle des jeunes reines. Il s'agit donc de savoir si ces reines peuvent se reproduire et de quelle nature peut être leur descendance.

MATERIEL ET METHODES

La récolte d'une société de *L. nylanderi* en forêt de Fontainebleau le 13 février 1986 rend possible cette étude. Avec une centaine d'ouvrières normales et plus de 200 larves, cette société contient 10 individus parasités, soit 5 ouvrières, 3 grands intercastes et 2 reines (une désailée et une ailée qui est ensuite débarrassée de ses ailes).

Un groupe est séparé de la société et contient les 10 Fourmis parasitées avec quelques ouvrières normales et quelques larves. En six jours, ce groupe produit 8 oeufs. Les parasitées sont alors isolées de toute Fourmi normale et de tout couvain durant dix jours: aucun oeuf n'apparaît dans leur nid. Leur inaptitude à la reproduction semble totale, du moins dans cette situation.

Ensuite, ces parasitées sont remises en compagnie de 5 ouvrières normales et de 27 nymphes ouvrières destinées au renouvellement des ouvrières normales. Trois semaines plus tard, j'observe une reine parasitée en posture de ponte: elle émet un oeuf d'aspect et de taille normaux. La production d'oeufs par une reine parasitée est donc possible. Lorsque le groupe atteint l'état préhivernal (activité réduite, ni oeuf, ni nymphe), il contient les 10 Fourmis parasitées, 23 ouvrières normales et une centaine de jeunes larves.

Après un premier hivernage de six mois (189 jours achevés le 3 décembre 1986), il reste 9 Fourmis parasitées (un intercaste est mort) et 21 ouvrières normales. Le développement des larves aboutit à l'é-

clasion de 40 mâles *nylanderi* normaux, tandis que 20 vieilles larves ne se métamorphosent pas, auxquelles s'ajoutent de nouvelles larves jeunes. Il est impossible de savoir si ces mâles sont descendants d'ouvrières normales ou de reines parasitées. Cependant, on ne peut se passer d'ouvrières normales, dont la présence est nécessaire à l'élevage des larves, et apparemment aussi à la ponte des reines parasitées.

Il est possible de distinguer les descendants de Fourmis parasitées de ceux des ouvrières, en associant aux Fourmis parasitées des ouvrières d'une autre espèce; on peut réaliser cette association sans combat, en introduisant des nymphes ouvrières de l'autre espèce. Je remanie donc le groupe de Fourmis, mettant à part - pour un autre usage - les ouvrières parasitées et normales. Je ne conserve dans le groupe étudié que les 2 reines et les 2 intercastes parasités avec les 20 vieilles larves, à quoi j'ajoute 25 nymphes ouvrières de *L. parvulus*. Après quelques pertes, le groupe des parasitées atteint l'état préhivernal avec les 4 Fourmis parasitées, 19 ouvrières de *parvulus* et 18 larves.

Un second hivernage de cinq mois (153 jours achevés le 22 juillet 1987) se termine avec 17 *parvulus*, 18 vieilles larves et les 4 Fourmis parasitées. Les vieilles larves sont laissées au nid durant quelques semaines, afin de stimuler la ponte des Fourmis; l'une de ces larves se développe en mâle de *nylanderi* normal, puis les autres sont détruites, car seules les nouvelles larves sont intéressantes: celles-ci sont en effet filles soit de *parvulus*, soit de *nylanderi* parasitées. L'état préhivernal est ainsi atteint avec 17 ouvrières *parvulus*, 2 reines et 2 intercastes *nylanderi* parasités et 32 nouvelles larves à identifier par l'élevage. Ces larves sont présumées mâles et censées exiger un nouvel hivernage pour achever leur développement.

RESULTATS

Les résultats sont résumés par le tableau 1. Après un troisième hivernage de cinq mois (146 jours achevés le 23 février 1988), il reste dans le nid 15 ouvrières *parvulus*, 2 reines et 2 intercastes *nylanderi* parasités et 23 larves à identifier. Le groupe produit des oeufs et de nouvelles jeunes larves, mais les vieilles larves ne progressent guère durant cinq semaines. Afin d'accélérer leur développement, elles sont confiées à un groupe *auxiliaire* de 20 ouvrières *nylanderi* normales sortant d'hivernage, tandis que le groupe des parasitées (+ *parvulus*) continue à produire un nouveau couvain à identifier.

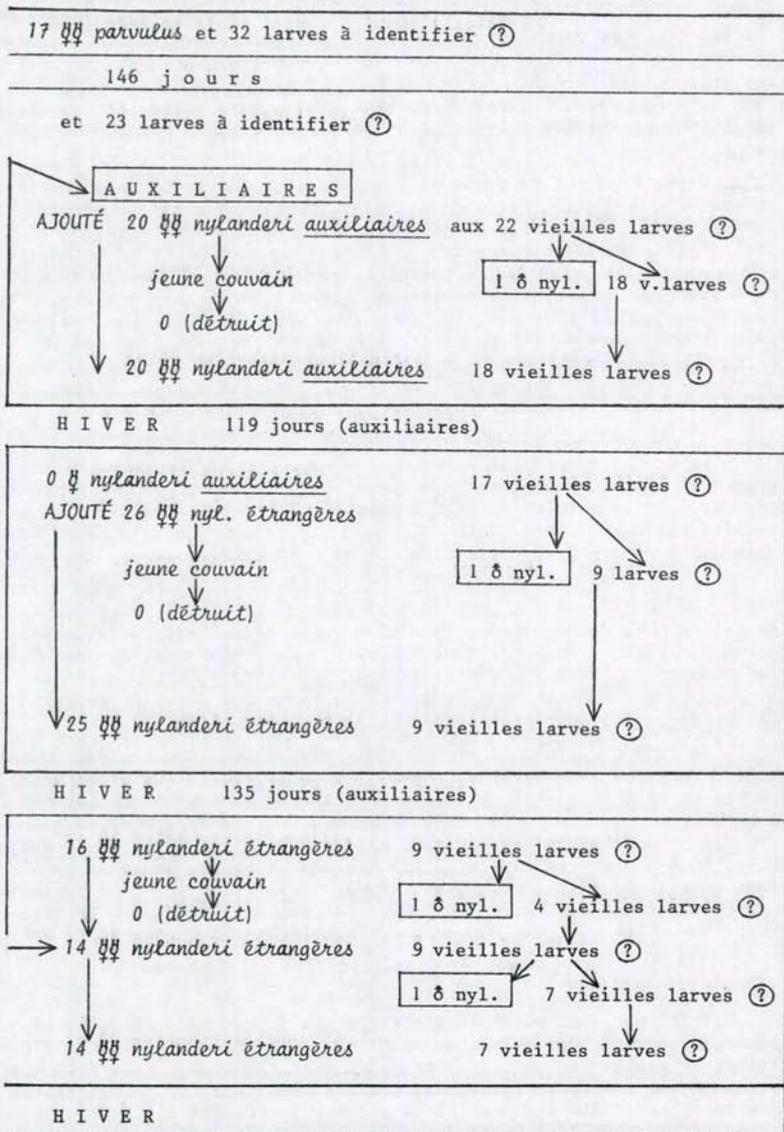
L'élevage par les *auxiliaires* des vieilles larves à identifier est lent, la première nymphe mâle ne se formant qu'après 70 jours. Le mâle issu de cette nymphe est un *nylanderi* normal. Les ouvrières *auxiliaires* produisent un jeune couvain que l'on détruit à deux reprises (8 semaines et 13 semaines après la sortie d'hivernage). Le groupe *auxiliaire* atteint l'état préhivernal avec 20 ouvrières et 18 larves à identifier. Le groupe des parasitées (+ *parvulus*) atteint le même état avec 15 ouvrières *parvulus*, 2 reines et 2 intercastes parasités, et 14 nouvelles larves à identifier.

Le quatrième hivernage dure quatre mois, jusqu'au 24 octobre 1988 (119 jours pour les *auxiliaires*, 125 jours pour les parasitées).

TABLEAU 1: Evolution sur plusieurs années des effectifs de Fourmi pa-
TABLE 1: Evolution extended to several years of effectives of parasiti-

2 ♀♀ <u>parasitées</u> nylanderi + 2 intercastes <u>parasités</u> nylanderi avec		
23 février 1988	3ème HIVER	
nylanderi <u>parasitées</u> = 2 ♀♀ + 2 intercastes, avec 15 ♂♂ parvulus		
30 mars.....	
	PARASITEES ←	
	2 ♀♀ + 2 inter. nyl. <u>parasités</u> avec 15 ♂♂ parvulus	
	jeune couvain à identifier (?)	
	14 jeunes larves à identifier (?)	
2 ♀♀ + 2 inter. nyl. <u>paras.</u>	15 ♂♂ parvulus	14 larves (?)
125 jours (<u>parasitées</u>)		
24 octobre 1988	4ème	
1 ♀ + 1 inter. nyl. <u>paras.</u>	13 larves (?)	0 ♂ parvulus
0 ♀ 1 int. nyl. <u>paras.</u>	13 larv. (?)	AJOUTÉ 18 ♂♂ nyl. étrangères
1 ♂ nyl. 4 ♂♂ nyl.	3 nymph. ♂♂, 5 lar. (?)	jeune couvain
		0 (détruit)
		AJOUTÉ 9 nymphes ♂♂ unifasciatus
		(ENLEVÉ 18 ♂♂ nyland. étrangères)
1 inter. nyl. <u>paras.</u>	7 ♂♂ unifasciatus	5 v. larv. (?) 1 j. lar. nyl.
153 jours (<u>parasitées</u>)		
8 juin 1989	5ème	
1 inter. nyl. <u>paras.</u>	7 ♂♂ unifasciatus, 5 v. larv. (?)	1 j. lar. nyl.
		1 prénymphe
26 juillet 1989.....5 v. larves (?)	
Fin: 1 inter. nyl. <u>paras.</u>	7 ♂♂ unifasciatus	5 oeufs
6ème		

rasitées, de larves à identifier (?) et d'ouvrières éleveuses ♀♀.
 tized ants, larvae to identify (?) and rearing workers ♀♀.



Un mauvais fonctionnement du réfrigérateur rend cet hivernage éprouvant pour les Fourmis, mais non pour les larves. A l'issue de cette épreuve, le groupe *auxiliaire* contient 17 larves et les cadavres des ouvrières; le groupe des *parasitées* contient 13 larves, aucune *parvulus* vivante, une reine et un intercaste parasités survivants. Le groupe *auxiliaire* est alors renfloué avec 26 ouvrières *nylanderi* étrangères sortant d'hivernage. Le groupe des *parasitées* reçoit 18 ouvrières *nylanderi* également étrangères sortant d'hivernage, mais ici il existe un risque de mauvaise adoption des Fourmis parasitées par ces ouvrières étrangères.

Effectivement, la reine parasitée est bientôt mutilée de trois pattes (et, mourante, fixée dans l'alcool), tandis que l'intercaste survit intact. Les 13 larves de ce groupe donnent ensuite quelques adultes: une ouvrière de *nylanderi* normale, quatre mâles de *nylanderi* normaux, trois nymphes mâles détruites en métamorphose et un reliquat de 5 vieilles larves. Les ouvrières *nylanderi* étrangères produisent un jeune couvain que l'on détruit. Pour remplacer ces ouvrières, on introduit 9 nymphes ouvrières de *Leptothorax unifasciatus*, dont 2 sont détruites, tandis que 7 deviennent des ouvrières. On élimine alors les ouvrières *nylanderi* étrangères. Le groupe *parasité* atteint l'état pré-hivernal avec 1 intercaste parasité, 7 ouvrières *unifasciatus*, 5 vieilles larves à identifier et une jeune larve épargnée.

Le groupe *auxiliaire* élève moins bien: ses 17 larves se réduisent à 10, dont une seule devient nymphe mâle au bout de onze semaines pour devenir un mâle de *nylanderi* normal. Le groupe atteint l'état pré-hivernal avec 25 ouvrières *nylanderi* étrangères (dont le jeune couvain a été détruit) et 9 vieilles larves à identifier.

Le cinquième hivernage dure près de cinq mois, jusqu'au 8 juin 1989 (135 jours pour les *auxiliaires*, 153 jours pour le groupe de la *parasitée*). Ce dernier groupe n'a rien perdu de son effectif (intercaste parasité, 7 *unifasciatus*, 6 larves). Il évolue mal, donnant une prénymphe dévorée et 5 vieilles larves à identifier, avec seulement 5 oeufs pondus au bout de 7 semaines. Il est alors éliminé, excepté ses 5 larves qui sont replacées dans le groupe *auxiliaire*.

Ce groupe *auxiliaire* achève l'hivernage avec 16 ouvrières *nylanderi* étrangères et 9 vieilles larves à identifier. Celles-ci donnent encore un mâle *nylanderi* normal et un reliquat de 4 vieilles larves, auxquelles on ajoute les 5 vieilles larves restant dans l'autre groupe. Cela constitue un dernier ensemble de 9 vieilles larves à identifier, dont une meurt, tandis qu'une autre devient un 8ème mâle *nylanderi* normal. Il reste 7 vieilles larves à identifier qui sont remises en hivernage (15 septembre 1989) avec 14 ouvrières *nylanderi* étrangères.

DISCUSSION

1) Il est donc possible d'obtenir une descendance de reine parasitée. Cependant, ces reines ne semblent pas pondre en l'absence d'ouvrière et seules des ouvrières normales sont capables d'élever la descendance des individus parasités. Cette situation a rendu nécessaires des artifices d'élevage destinés à prouver la réalité d'une descendance de reine parasitée. Cette descendance apparaît extérieurement semblable à celle de *nylanderi* normales. Il ne semble pas exister d'effet maternel qui transmette à court terme une quelconque modification.

Cependant, les observations ne concernent que l'aspect morphologique externe.

2) Sur les 9 descendants adultes obtenus, il y a 8 mâles et une ouvrière. Les mâles étaient attendus, car les reines parasitées étaient manifestement écloses juste avant l'hiver de la récolte, puis demeurées au nid faute d'essaimage normal: l'une d'elles était encore ailée, l'autre étant très probablement sa contemporaine. De nombreuses reines non fécondées de *L. nylanderi* m'ont donné - durant des années - des centaines ou des milliers de mâles, mais point d'ouvrière. On est donc fondé à admettre que l'une des reines parasitées était, au moins partiellement, fécondée. La reine qui fut mutilée, puis fixée, a été disséquée: elle contenait un cysticercoïde de Cestode et deux ovaires de quatre ovarioles chacun, comme la majorité des reines de *nylanderi*; sa spermathèque, en mauvais état, n'était pas pleine, mais peut-être partiellement occupée par une fécondation très incomplète; on observe parfois des fécondations partielles chez des reines normales (PLATEAUX, 1978, p. 170). La première reine parasitée, morte en fin d'hivernage, n'a pu être examinée.

3) Il est remarquable que la reine parasitée et en partie fécondée n'ait pas montré un comportement de fondatrice et soit restée au sein d'une société, au lieu de s'isoler. Ceci est à rapprocher du comportement sédentaire engendré par la présence du parasite. Cependant, cette reine a dû effectuer au moins une sortie d'essaimage, indispensable à toute fécondation, même partielle. Il serait intéressant d'observer le comportement d'essaimage de sexués parasités. J'ai remarqué une fois la présence hors du nid d'un mâle parasité de l'espèce *parvulus* au moment de l'essaimage.

4) L'introduction d'ouvrières *parvulus* à l'état nymphal n'a fait aucune difficulté, comme me l'ont déjà montré d'autres expériences; de même, l'introduction de nymphes d'ouvrières *unifasciatus* s'est bien passée. Il est remarquable que le couvain produit dans le groupe des "parasitées + *parvulus*" n'ait jusqu'à présent produit que des adultes *nylanderi*. Il semble ainsi que seule une (ou deux ?) Fourmi parasitée ait pondu, les *parvulus* jouant le rôle d'ouvrières inhibées. Ces *parvulus* sont donc capables d'élever un couvain avec lequel elles n'ont aucune parenté, tout en paraissant inhibées par la reine productrice de ce couvain. Cela pourrait être rapproché de l'affaiblissement de la ponte des ouvrières de *nylanderi* normales mises en présence d'ouvrières parasitées (SALZEMANN et PLATEAUX, 1987) et relèverait d'une particularité des Fourmis parasitées. Toutefois, la preuve n'est pas absolument faite que toutes les larves soient *nylanderi*: il en reste 7 à "identifier" et beaucoup ont été détruites par les éleveuses (3 nymphes mâles et 27 larves sur un total de 46). Certes, tous les adultes descendants de parasitées ont été obtenus grâce aux soins finals d'éleveuses *nylanderi*, qui auraient pu détruire des larves *parvulus*; mais une telle destruction de larves *parvulus* par des ouvrières *nylanderi* est peu vraisemblable; en effet, les ouvrières *parvulus* ont élevé les larves *nylanderi* sans exclusion, alors que d'autres expériences ont montré que l'élevage de larves de l'autre espèce était plus difficile aux petites *parvulus* qu'aux grandes *nylanderi*.

5) Remarquons enfin que les premières larves "à identifier" sont nées en été et automne 1987. Certaines d'entre elles n'ont pas encore achevé leur développement, après avoir hiverné trois fois, puis effec-

tué trois saisons chaudes: elles entament leur quatrième hivernage. Une telle durée de développement n'est pas nouvelle en élevage de *Leptothorax*: je l'ai déjà signalée au sujet d'une larve hybride des espèces *lichtensteini* et *affinis* (PLATEAUX, 1984).

REFERENCES

- GABRION C., PLATEAUX L. et QUENTIN J.C., 1976. - *Anomotaenia brevis* (Clerc, 1902) Fuhrmann, 1908, Cestode Cyclophyllide, parasite de *Leptothorax nylanderi* (Foerster), Hyménoptère Formicidé. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 51 (4) 407-420.
- PLATEAUX L., 1972. - Sur les modifications produites chez une Fourmi par la présence d'un parasite Cestode. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 14 (3) 203-220.
- PLATEAUX L., 1978. - L'essaimage de quelques Fourmis *Leptothorax*: rôles de l'éclaircissement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 20 (2-3) 129-192.
- PLATEAUX L., 1984. - L'isolement reproductif chez les Fourmis *Leptothorax* (Hyménoptères, *Myrmicidae*). *Rev. Fac. Sc. Tunis*, 3, 215-234.
- SALZEMANN A. et PLATEAUX L., 1987. - Reduced egg laying by workers of the ant *Leptothorax nylanderi* in presence of workers parasitized by a Cestoda. *Chemistry and Biology of Social Insects*. Jörg EDER and Heinz REMBOLD Edit., Peperny, München, p. 45.