

# SECTION FRANÇAISE DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX

*assemblée  
générale*

*Besançon  
1-2 décembre 1978*



RENÉ-ANTOINE FERCHAULT  
ÉCVYER  
SEIGNEUR DE RÉAUMVR  
DES ANGLÉS ET DE LA BERMONDIÈRE

COMMANDANT ET INTENDANT  
DE L'ORDRE ROYAL MILITAIRE DE SAINT-LOUIS  
MEMBRE DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE FRANCE  
DE PRUSSE, DE RUSSIE, DE SVÈDE,  
DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE GRANDE-BRETAGNE  
ET DE L'INSTITVT DE BOLOGNE

**bulletin intérieur 1978**

## LES OEUFS PREORIENTES DES FOURMIS : UN EXEMPLE DE DETERMINISME PRECOCE DES CASTES.

L. PASSERA

Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier,  
118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cedex.

Lorsque les myrmécologues expérimentateurs succédèrent aux morphologistes du début du siècle, la théorie de l'épigenèse pris le pas sur celle de la prédétermination. Mais en même temps, on modifia sensiblement le sens des définitions.

Si par trophogenèse on entend toujours comme EMERY (1894, 1921) orientation des larves sous l'influence de la nourriture (ce qui implique l'existence d'une seule catégorie d'oeufs), le sens de blastogenèse s'est considérablement modifié : pour WEISMANN (1892), WHEELER (1926) et les autres partisans de cette théorie comme FOREL (1921) chaque caste est contrôlée par une série de déterminants génétiques. Chaque individu de la société possède chaque collection de déterminants mais une seule est activée pour un individu donné. A cette blastogenèse génétique a succédé une blastogenèse impliquant une détermination embryonnaire : il existe alors des oeufs différents mais cette fois au niveau du cytoplasme et non du noyau. C'est ce sens-là que l'on trouve dans les ouvrages de BRIAN (1957) ou de WILSON (1971).

Pour éviter la confusion il nous semble préférable de suivre MICHENER (1961) et d'utiliser l'expression de détermination autogénique pour désigner l'existence de facteurs nutritionnels qui affectent l'oeuf à travers l'ovogenèse royale.

### 1. - Blastogenèse

En dépit du nombre élevé de ses partisans avant 1940 l'idée de l'intervention du matériel génétique dans le déterminisme des castes a été progressivement abandonnée. Il faut dire qu'elle a reposé surtout sur des considérations morphologiques et théoriques.

Parmi les considérations morphologiques le travail de WHEELER (1937) est le plus connu. Dans une colonie d'*Acromyrmex octospinosus* il découvre

164 individus anormaux. Certains d'entre eux étaient des gynandromorphes à caractères ♂ et ♀ mélangés mais il y avait surtout 46 gynergates : le corps était celui d'un soldat alors que la tête présentait une mosaïque de caractères de soldats et de reines. Ces gynergates pouvaient bien sûr être comparés à des gynandromorphes dont on sait qu'ils proviennent d'anomalies nucléaires lors des divisions dans l'oeuf. C'était donc là la preuve d'un déterminisme génétique. Mais dès 1938 WHITTING se basant sur le fait que l'anomalie est limitée à la tête alors que chez les vrais gynandromorphes tels qu'on les connaît chez les Hyménoptères la mosaïque concerne le corps entier, estime qu'il s'agit en fait d'intercastes. Cette opinion est partagée par GRASSE (*in* BERNARD, 1952). Au niveau théorique le déterminisme blastogénique a fait l'objet de nouvelles propositions par SOULIE (1961) ; se fondant sur une éventuelle parthénogenèse deutérotroque des ouvrières de *Crematogaster scutellaris* il établit l'hypothèse suivante : les ouvrières pondent 2 sortes d'oeufs par parthénogenèse deutérotroque : les uns résultant d'une maturation complète des ovules sont à  $n$  chromosomes : ils sont à l'origine des ♂ de la société : les autres résultent d'une ovogenèse incomplète dépourvue de division réductionnelle : ils sont émis à  $2n$  chromosomes et donneraient naissance aux femelles ailées. Les reines pour leur part sont fécondées et produisent des oeufs à  $2n$  chromosomes à l'origine des ouvrières.

SOULIE ajoute que la différenciation entre ouvrières et reines s'explique de la façon suivante : l'oeuf pondu par l'ouvrière et qui est à l'origine des reines reçoit un stock chromosomique complet de l'ouvrière mère ; il est donc issu d'une lignée pure et doit donc présenter des caractères de primitivité d'où son orientation en reine.

Cette hypothèse n'a jamais été vérifiée par l'expérimentation. Par contre, les récents travaux de BUSCHINGER (1975, 1978) basés eux sur l'expérimentation sont beaucoup plus crédibles. Il étudie l'origine des castes chez la fourmi esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis* et en particulier l'origine des 2 castes reines rencontrées chez cette espèce : des reines d'aspect normal, ailées, très rares dans la nature, et des reines à aspect ouvrière, appelées reines ergatoïdes. BUSCHINGER croise des reines des 2 types avec des mâles récoltés dans des colonies à reines ailées et à reines ergatoïdes. 184 jeunes colonies sont ainsi suivies au moins jusqu'à la production du 3ème couvain. Il démontre ainsi l'existence d'un mécanisme génétique très simple responsable du dimorphisme de la caste royale. La présence d'un allèle dominant E empêche qu'une larve femelle se transforme en reine ailée : elle donnera une reine ergatoïde ou une ouvrière. Par contre une larve homozygote pour l'allèle récessif e peut donner une ouvrière-

re, un ergatoïde ou une reine ailée.

## 2. - Autogénèse

Les premiers travaux effectués dans cette direction pèchent eux aussi par le manque d'expérimentation. Il s'agit des recherches menées par FLANDERS (1945, 1952, 1953, 1957, 1962, 1970). Lors de ses premières publications, l'auteur part d'observations réalisées chez des Hyménoptères non sociaux tels que les *Coccophagus* où le sexe est conditionné par la richesse en vitellus. FLANDERS établit un raisonnement analogue pour les Hyménoptères sociaux : les oeufs riches en vitellus sont à l'origine des reines, les oeufs pauvres évoluent en larves d'ouvrières. La richesse en vitellus dépend des phénomènes d'ovisorption eux-mêmes liés à la vitesse de ponte ; si l'oeuf est pondu rapidement il n'y a pas de résorption, s'il séjourne plus longtemps dans les voies génitales de la reine il y a résorption. Selon cette hypothèse la caste est déterminée par la vitesse de ponte : une ponte rapide produit des oeufs riches en vitellus qui évolueront en larves de reines ; une ponte lente, caractérisée par une rétention de l'oeuf et des phénomènes de résorption conduit à la ponte d'oeufs pauvres en vitellus qui évolueront en larves d'ouvrières. Parallèlement aux premiers travaux de FLANDERS les recherches de BRIAN (1954, 1955a, 1955b) sur *Myrmica rubra* et celles de GOSSWALD et BIER (1953a, 1953b) sur les *Formica* du groupe *rufa* révélèrent l'importance désormais croissante du déterminisme trophogénique. FLANDERS (1957) est amené à modifier son hypothèse : il estime que les espèces chez lesquelles la reine possède de nombreux ovarioles pondent une seule catégorie d'oeufs tous à préorientation ouvrière. Ces oeufs résultent d'une sous-alimentation pendant l'ovogénèse. Certaines larves qui en résultent reçoivent une alimentation très riche qualitativement et quantitativement et évoluent vers la caste royale. En 1970 FLANDERS revient à l'origine double des oeufs : les uns sont à préorientation ouvrière, les autres à préorientation royale. Se basant sur des observations faites par PEACOCK *et al.* (1954) chez *Monomorium pharaonis* selon lesquelles des groupes d'ouvrières prélevées avec des oeufs dans une société mère élèvent des reines et des mâles alors que ces derniers n'apparaissent pas dans la société mère, il en conclut que dans la société mère les oeufs mâles et ceux préorientés en reines sont mangés. Désormais il nie le déterminisme trophogénique des larves ; selon lui le surcroît de nourriture reçu par les larves de reines est destiné à procurer au futur adulte le maximum de fécondité et non à le sexualiser.

De l'ensemble de ces hypothèses successives et parfois contradictoires la partie la plus solide pourrait être celle qui a trait à l'importance de la vitesse de ponte sur la richesse en vitellus et partant sur la caste ; c'est d'ailleurs l'opinion de BRIAN (1965). Nous verrons toutefois qu'elle est loin de résister à l'épreuve de l'expérimentation. Cette expérimentation a été conduite chez 4 espèces seulement : *Formica polyctena*, *Myrmica rubra*, *Monomorium pharaonis* et *Pheidole pallidula*.

a) *Formica polyctena*

La découverte d'oeufs préorientés chez *F. polyctena* repose sur l'observation biologique suivante (GOSSWALD et BIER, 1953a, 1953b) : au début du printemps, lorsque la température s'élève dans la fourmilière, la reine gagne les couches supérieures et chaudes du nid et pond des oeufs de grande taille (0,73 mm de long pour un poids de 0,059 mg). Pour une température comprise entre 17 et 21°, les reines émettent en 7 à 10 jours 500 oeufs avec des pointes de 100 oeufs par jour. Ces oeufs résultent d'une ovogenèse préparée depuis l'automne et l'hiver précédents ; aussi seront-ils appelés oeufs d'hiver. Au laboratoire comme dans la nature les oeufs d'hiver pour peu qu'ils soient convenablement soignés sont à l'origine de larves sexuées.

Après la vague de ponte des oeufs d'hiver, on note une interruption de plusieurs jours ou de plusieurs semaines. La reine regagne alors les couches plus profondes et plus fraîches de la fourmilière. La ponte reprend alors mais à un rythme plus lent puisqu'on ne compte que 10 à 13 oeufs par jour ; ces oeufs sont de petite taille (0,062 mm de long pour un poids de 0,046 mg). La température à laquelle est soumise la reine oscille entre 13 et 22° (GOSSWALD et BIER, 1957). La ponte persiste jusqu'à la mi-juillet ou début août. De tels oeufs dont l'ovogenèse se déroule donc en été sont appelés les oeufs d'été. Quelles que soient les conditions de l'élevage ils sont toujours à l'origine de larves d'ouvrières.

Les reines de *F. polyctena* sont donc à l'origine d'oeufs préorientés. Toutefois il faut noter que la caste ne sera définitivement fixée que 72 heures (à 27°) après la ponte, à la fin du 1er stade larvaire (GOSSWALD et BIER, 1954) ; tout va dépendre en effet des conditions d'élevage : si les oeufs d'hiver sont élevés par plus de 1 000 ouvrières ils se développent en larves sexuées ; s'il y a moins de 1 000 ouvrières on obtient des larves ouvrières. Les facteurs trophiques introduits par les ouvrières sont donc de première im-

portance ; on peut d'ailleurs en jouant sur le nombre des ouvrières nourrices obtenir une série continue d'intercastes.

Il n'est pas possible de modifier la destinée des oeufs d'été chez *Formica polyctena*. Par contre chez *F. pratensis* on peut obtenir des sexués à partir de ces oeufs en les faisant élever par de nombreuses ouvrières sortant d'hibernation.

Ainsi la caste chez les fourmis des bois résulte de la superposition de 2 phénomènes : la prédisposition de l'oeuf corrigée par la potentialité des ouvrières. Cette préorientation des oeufs d'été et d'hiver a fait l'objet de recherches d'abord histologiques puis métaboliques.

### Recherches histologiques

#### 1. - Les oeufs d'hiver

BIER (1953, 1954) et BIER et GOSSWALD (1954) remarquent que le pôle postérieur de l'oeuf d'hiver présente des particularités intéressantes : peu avant le dépôt du vitellus on remarque ce que les auteurs appellent un plasma polaire ; cette structure basophile est 8 fois plus importante dans les oeufs d'hiver que dans les oeufs d'été. Elle est séparée du restant du cytoplasme par un liseré non colorable. A l'intérieur du plasma polaire il existe une sphère peu basophile. L'ensemble forme une vésicule saillante en contact avec le blastème germinale.

Ce plasma polaire est riche en ARN provenant des trophocytes. Or, on remarque que c'est juste avant la constitution du plasma polaire que les noyaux des trophocytes atteignent leur plus grand diamètre : c'est là pour BIER et GOSSWALD l'indice d'une intense activité de synthèse ; les trophocytes qui atteignent leur taille maximum sont le siège d'une intense activité de synthèse d'ARN.

#### 2. - Les oeufs d'été

Dans les oeufs d'été le plasma polaire est fortement réduit puisqu'il ne forme au pôle postérieur de l'oeuf qu'une étroite lisière basophile souvent fusionnée au blastème germinale. En même temps on constate une chute brutale du volume des noyaux des trophocytes qui diminue d'environ moitié.

Il existe ainsi un dimorphisme saisonnier de l'ovogenèse couplé avec la détermination des castes.

### Recherches métaboliques

SCHMIDT (1969 a et b, 1974, 1977) a voulu associer le dimorphisme histologique à un dimorphisme métabolique des ovaires et des oeufs. Il s'est attaché à étudier le cycle de certains pigments (ptéridines) par des techniques faisant appel à la chromatographie et à la fluorescence.

#### 1. - Dans l'ovaire

On remarque que l'hiver il y a davantage de dérivés de la riboflavine et davantage de riboflavine ; l'été par contre apparaissent des substances à fluorescence bleue non encore identifiées ; ces substances font leur apparition à la mi-avril presque après exactement la fin de la ponte des oeufs d'hiver, atteignent leur maximum pendant l'été puis diminuent à partir de l'automne.

#### 2. - Dans l'oeuf

L'oeuf d'hiver est bien plus riche en ptéridines que l'oeuf d'été ; il possède en grande quantité des composés de la riboflavine, de la lumazine alors que la riboflavine libre est au contraire en moins grande quantité que l'été. Mais surtout l'oeuf d'hiver possède de l'isoxanthoptérine qui est absente à la fois de l'oeuf d'été mais aussi des 2 types d'ovaires. Ces substances jouent sûrement un rôle dans le déterminisme final de la caste car elles sont présentes dans l'oeuf mais aussi dans la larve du premier stade jusqu'au moment où la détermination devient irréversible. Après cette détermination, l'isoxanthoptérine disparaît instantanément.

SCHMIDT estime que l'existence de plusieurs "patterns" photoactifs dans les 2 types d'oeufs reflète des activités métaboliques différentes. Il attache beaucoup d'importance au fait que l'isoxanthoptérine est impliquée dans la synthèse de l'ARN (FORREST, 1969) et peut ainsi contrôler l'expression des gènes.

b) Myrmica rubra

Chez *Myrmica rubra* le déterminisme des castes se produit au cours du 3ème et dernier stade larvaire. Certaines larves qui ont atteint ce stade continuent leur développement, se nymphosent et donnent obligatoirement des ouvrières. En d'autres termes, les ouvrières sont issues d'un couvain rapide. Les autres larves entrent en diapause. A l'issue de cette diapause, elles peuvent se nymphoser en reines bien qu'une partie appréciable de ce couvain puisse donner encore des ouvrières. BRIAN s'est préoccupé de l'origine des larves du 3ème stade et il a montré que pour partie leur aptitude à se nymphoser ou non trouvait son origine dans l'oeuf.

1. - Cycle annuel

12 sociétés formées chacune d'une reine et d'ouvrières sont élevées à 20° à la sortie de l'hibernation (BRIAN, 1962, 1965, 1969, BRIAN et HIBBLE 1964). Chaque semaine les oeufs des reines sont dénombrés, pesés puis confiés à des ouvrières nourrices sorties elles-mêmes récemment d'hibernation. BRIAN et HIBBLE constatent que les oeufs à l'origine du couvain rapide à destinée ouvrière (oeufs à préorientation ouvrière) sont pondus principalement les 3ème et 4ème semaines. Au contraire en tout début de ponte ou à l'inverse en fin de ponte les oeufs sont bipotentiels.

Si l'on représente sur un graphique le nombre d'oeufs pondus hebdomadairement ainsi que le poids de ces oeufs on constate que les oeufs préorientés en ouvrières sont des oeufs émis quand la vitesse de ponte s'approche du maximum ; leur taille est proche du minimum. Quant aux oeufs qui sont à l'origine de larves diapausantes, ce sont soit les gros oeufs du début de ponte soit les petits oeufs de la fin de ponte.

2. - Influence de l'âge des reines

Des reines fondatrices capturées pendant l'été sont maintenues à basse température jusqu'en décembre ; à cette date elles sont élevées à 20° et leurs oeufs sont confiés à des lots d'ouvrières (BRIAN, 1967) dans des conditions semblables aux précédentes (BRIAN et HIBBLE, 1964). Pendant les 8 premières semaines plus de 75 % du couvain est du couvain rapide à destinée ouvrière. Il faut attendre la 10ème semaine pour voir apparaître en abondance du cou-

vain diapasant. Ceci montre que les jeunes reines pondent des oeufs à préorientation ouvrière. Ce n'est qu'après plusieurs mois qu'elles émettent des oeufs bipotentiels.

### 3. - Influence de la température pendant l'ovogenèse

Dans cette série de travaux (BRIAN et KELLY, 1967 ; BRIAN, 1967) on compare la descendance de reines élevées les unes à 20°, les autres à 25°. Les oeufs recueillis chaque semaine sont ensuite élevés tous à la même température de 22° par des ouvrières sortant d'hibernation. Dans le premier cas (reines élevées à 20°) on obtient 751 nymphes ouvrières et 1 501 larves diapausantes, soit 33,3 % d'ouvrières. Dans le deuxième cas (reines élevées à 25°) on obtient 397 nymphes ouvrières et 1 439 larves diapausantes, soit seulement 21,6 % de nymphes ouvrières. Il semble donc qu'une ovogenèse à température élevée favorise la ponte d'oeufs bipotentiels. Or à température élevée la vitesse de ponte est accélérée et les oeufs sont plus gros. Il y a, quant à la vitesse de ponte, une contradiction avec les expériences précédentes puisque à basse température les oeufs préorientés en reines sont justement ceux qui sont pondus à la cadence minimale. Il faut noter également que la préorientation des oeufs peut être radicalement modifiée par les conditions d'élevage des larves. Elle n'est donc pas définitive.

### 4. - Influence de la nourriture et de la photopériode pendant l'ovogenèse

Dans ces expériences (BRIAN et KELLY, 1967) les auteurs élèvent les reines pondeuses à 20° sous une photopériode de 8 heures ou de 18 heures d'une part, avec un régime alimentaire déficient en sucre ou en protéines d'autre part. Malgré des différences enregistrées dans les résultats bruts, l'étude statistique amène les auteurs à estimer que ces deux paramètres sont sans résultats sur l'orientation des oeufs.

En conclusion la préorientation partielle des oeufs de *Myrmica rubra* tient surtout à 2 facteurs :

- l'âge des reines : seules les reines âgées sont aptes à produire du couvain diapausant ;
- l'action de la température pendant l'ovogenèse : une température relativement basse de 20° amène les reines à produire davantage d'oeufs à préorientation ouvrière.

c) Monomorium pharaonis

Cette espèce présente la particularité de posséder des reines dont la vie est très brève : généralement, moins de 200 jours (PETERSEN-BRAUN, 1975) ; aussi pour assurer la survie de l'espèce y-a-t-il un cycle très régulier d'élevage des sexués. Cet élevage des sexués est marqué par la superposition de facteurs de deux types : facteurs trophogéniques et facteurs autogéniques.

La reine de *Monomorium* présente trois phases pendant sa vie : une phase juvénile qui dure environ 4 semaines, une phase fertile qui dure environ 2 à 3 mois et enfin une phase sénile (PETERSEN-BRAUN, 1975, 1977a, 1977b).

Pendant la phase juvénile, la reine pond des oeufs qui, en dépit des meilleures conditions d'élevage (orphelinage, grand nombre d'ouvrières nourrices, etc.) donnent toujours des larves ouvrières. Par contre cette période est caractérisée par l'élevage de sexués à partir de larves préexistantes, les reines juvéniles n'étant pas inhibitrices.

Pendant la phase fertile, les oeufs pondus par la reine deviennent bipotentiels : selon les conditions trophiques de l'élevage ils pourront donner naissance plus tard soit à des larves ouvrières, soit à des larves de sexués. Les reines sont alors totalement inhibitrices et empêchent tout élevage de sexués.

Les 2 catégories d'oeufs précitées diffèrent fortement par leur taille : les oeufs à potentialité uniquement ouvrière pondus pendant la période juvénile sont nettement plus gros que ceux pondus plus tard qui sont bipotentiels : 0,012 mm<sup>3</sup> contre 0,0009 mm<sup>3</sup>. Tous ces élevages se déroulant dans des conditions climatiques constantes au laboratoire la température ne semble pouvoir être mise en cause. Par contre l'alimentation des reines présente des variations importantes : les reines juvéniles sont nourries d'un mélange de sécrétions glandulaires et d'aliments bruts tels que miel et viande (BUSCHINGER et KLOFT, 1973) alors que les reines plus âgées reçoivent seulement des sécrétions glandulaires élaborées. De plus la ponte des reines juvéniles est indépendante du nombre des

ouvrières nourrices ; elle est spontanée alors que les reines de la phase fertile sont étroitement soumises au nombre des ouvrières. Enfin il faut évoquer l'évolution d'un jabot thoracique (PETERSEN-BRAUN et BUSCHINGER, 1975) inexistant chez les reines vierges puis se développant progressivement ; sa capacité maximum est atteinte lors de la ponte des oeufs bipotentiels. Tout ceci concourt à produire des variations dans l'alimentation des reines en fonction de leur âge ; peut-être faut-il voir là l'origine des deux catégories d'oeufs.

d) *Pheidole pallidula*

Cette espèce nous a semblé intéressante car elle ne possède pas de couvain hivernant ce qui limitant le cycle du couvain à la période d'activité permet de mieux suivre son évolution.

Des observations faites sur des centaines de sociétés naturelles nous ont appris que le couvain sexué apparaît très tôt après la fin de l'hibernation ainsi que l'avait déjà signalé DELAGE-DARCHEN (1977) : les nymphes mâles et reines sont visibles en même temps que les premières nymphes ouvrières en mai/juin.

L'essaimage a lieu vers le 15 juillet. Il n'y a qu'un seul cycle annuel de production de sexués alors que les ouvrières sont produites de manière continue jusqu'à l'automne.

Au laboratoire les larves sexuées se reconnaissent très tôt en raison de leur morphologie particulière (PASSERA, SUZZONI, 1978a) ; lorsqu'elle atteint 0,8 à 1 mm la larve de sexué devient piriforme alors que celle d'ouvrière reste allongée ; elle devient ensuite presque sphérique pour s'ovaliser à nouveau à l'approche de la nymphose.

1. - Mise en évidence d'une préorientation

Le 12 avril, à la fin de l'hibernation 12 sociétés avec reines sont récoltées avant la ponte. Elevés à 26° ces sociétés pondent dans un délai très bref. Une partie des oeufs est élevée sur place, les autres sont confiés à des sociétés orphelines présentant des caractéristiques très différentes : elles sont sorties d'hibernation depuis 0 jour jusqu'à 19 jours, certaines ayant même déjà élevé du couvain ouvrière ou sexué, elles possèdent de 59 à 135 ouvrières plus environ 5 % de soldats. On remarque que tous les lots d'oeufs pondus par une même reine se comportent de façon identique quant à leur destinée : ou tous produisent des larves sexuées ou tous ne produisent que du couvain ouvrière. Les

caractéristiques de l'élevage receveur d'oeufs sont donc sans effet sur la destinée des oeufs. C'est ainsi que des élevages de 1 000 ou 2 500 ouvrières malgré leur puissance trophique échouent dans l'élevage des sexués dès lors que l'élevage donneur a aussi échoué, alors que des sociétés réduites à 59 ouvrières y parviennent comme l'élevage donneur. De même des ouvrières sorties d'hibernation depuis une vingtaine de jours et qui ont déjà entrepris un cycle d'élevage de couvain ouvrière ou même sexué y parviennent de nouveau pour peu que les oeufs viennent d'élevages éleveurs de sexués. On sait pourtant dans le cas d'espèces à déterminisme trophogénique combien l'obligation pour les ouvrières éleveuses de sortir elles-mêmes d'hibernation est impérative (PASSERA, 1969 ; PLATEAUX, 1971).

Toujours pour étudier l'impact de l'alimentation sur le déterminisme de la caste, nous avons constitué des sociétés dont le pourcentage des soldats varie de 0 à 100 % ; il s'agit bien sûr de sociétés sortant d'hibernation : on remarque que même des sociétés formées uniquement de soldats dont on connaît les mauvaises qualités de nourrices sont capables d'entreprendre un élevage de sexués.

On peut conclure de cet ensemble d'expériences que seule l'origine des oeufs est en cause : en sortie d'hibernation, les reines de *Pheidole pallidula* produisent des oeufs préorientés soit dans le sens ouvrière soit dans le sens reine.

## 2. - Evolution saisonnière de la préorientation

Nous avons déjà dit que dans la nature il n'y a qu'un seul cycle d'élevage de couvain sexué par an. Cette observation est confirmée au laboratoire ; des centaines d'élevages entrepris après le mois de juin ne produisent que des larves ouvrières en dépit des conditions les plus favorables (absence de la reine, nombreuses ouvrières, alimentation très riche). Nous avons d'ailleurs vérifié la disparition des oeufs à préorientation sexuée de la manière suivante : 5 sociétés complètes sont récoltées le 29 avril avant le début de la ponte. Elles sont divisées en élevages de 285 ouvrières plus 15 soldats maintenus à 13°. Au début de l'expérience les 5 élevages avec reine sont placés à 26°. 15 jours plus tard chaque reine est transférée dans une deuxième élevage sortant à son tour d'hibernation ; la même opération est réalisée le 30ème jour, le 45ème jour et le 60ème jour. On a ainsi des lots d'ouvrières et soldats sortant d'hibernation et élevant une reine pondeuse sortie elle-même d'hibernation depuis

0, 15, 30, 45 et 60 jours. Les résultats sont les suivants : en sortie d'hibernation, 4 élevages sur 5 ont produit des larves sexuées. Par contre, passés 15 jours aucune larve sexuée n'apparaît. Afin de mieux cerner la limite de production d'oeufs à préorientation sexuée, une expérience analogue a été entreprise mais cette fois la reine est transférée le 5ème jour, le 7ème jour, le 10ème jour et le 14ème jour. On note que des sexués sont produits dans chaque cas. Donc il semble qu'en élevage à 26°, la reine de *Pheidole pallidula* produise des oeufs préorientés en sexués pendant environ 15 jours. Passé ce délai tous les oeufs se développent en larves d'ouvrières ou de soldats. Le phénomène est comparable dans la nature mais il est sans doute plus étalé dans le temps en raison de la température qui est bien sûr très inférieure à 26° au printemps.

### 3. - Taille des oeufs et vitesse de ponte

3 sociétés formées d'une reine + 475 ouvrières + 25 soldats récoltées à la fin de l'hibernation sont élevées à 26°. Chaque semaine les oeufs sont enlevés, dénombrés et mesurés. On constate que les oeufs à préorientation sexuée pondus les 15 premiers jours sont aussi les plus volumineux et qu'ils correspondent à la vitesse de ponte la plus élevée.

### 4. - Action hormonale

Il est possible (PASSERA et SUZZONI, 1978a) d'obtenir du couvain sexué en dehors de la période de sortie d'hibernation en offrant aux sociétés un analogue de la JH mélangé à la nourriture (vers de farine). Des expériences complémentaires ont montré que des applications topiques de JH sur les reines à des doses variant de 1 à 0,01 ug (PASSERA et SUZZONI, 1978b, 1979) amenaient l'apparition de nombreuses larves sexuées. Il est encore possible d'obtenir des sexués en traitant les oeufs. Par contre le traitement des larves de tous stades et le traitement des ouvrières sont sans effet. La JH agit donc seulement pendant l'ovogenèse et l'embryogenèse. La conclusion provisoire que l'on semble pouvoir adopter pour *Pheidole pallidula* est que la caste est déterminée dès l'oeuf et qu'elle est fonction du taux d'hormone juvénile de la reine pendant l'ovogenèse.

### 3. - Conclusion

Le nombre élevé d'espèces chez lesquelles le déterminisme de la caste est dû à une action trophogénique pendant la vie larvaire ne doit pas dispenser de rechercher de nouveaux exemples d'un déterminisme plus précoce en particulier d'un déterminisme autogénique. Les 4 espèces chez lesquelles un tel déterminisme est connu constituent en effet un échantillon trop étroit pour que

l'on puisse en tirer des conclusions communes ; cela apparaît dans le tableau I ; les deux espèces qui présentent le plus d'analogies sont *Pheidole pallidula* et *Formica polyctena* en particulier en ce qui concerne la présence d'oeufs sexués en tout début de cycle de ponte, quand la fécondité est à son maximum et quand les oeufs sont très volumineux. Pour le reste les approches des 4 équipes de chercheurs sont trop diverses pour que l'on puisse en tirer d'autres conclusions.

Facteurs favorisant la ponte d'oeufs sexués \ Espèces	<i>Myrmica rubra</i>	<i>Formica polyctena</i>	<i>Monomorium pharaonis</i>	<i>Pheidole pallidula</i>
Température de l'élevage	élevée	élevée	sans effet	?
Production d'oeufs sexués par rapport au cycle de ponte	tout début ou fin de ponte	tout début	milieu	tout début
Vitesse de ponte	minimum puis moyenne	maximum	?	maximum
Taille des oeufs sexués	les plus gros et les plus petits	les plus gros	les plus petits	les plus gros
Age de la reine	âgée de plusieurs mois	?	âgée de plusieurs semaines	âgée de plusieurs mois
Dimorphisme de l'ovogenèse	?	oui	?	?
Nourrissage spécial de la reine	non	?	oui	?
Action de la JH	?	?	?	oui

REFERENCES

- BERNARD, F. (1952) : Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Fourmis. *Coll. Int. CNRS* 34, 123-140
- BIER, K. (1953) : Beziehungen zwischen Nährzellkerngröße und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. *Verh. Dt. Zool. Ges. Freiburg. Zool. Anz. Suppl.* 16, 369-374. - (1954) : Über den Saisondimorphismus der Oogenese von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und dessen Bedeutung für die Kastendetermination. *Biol. Ztbl.* 73, 170-190.
- BRIAN, M.V. (1954) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 1. The growth of queen and males. *Insectes soc.* 1, 101-122. - (1955a) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 2. The growth of workers and intercastes. *Insectes soc.* 2, 1-34. - (1955b) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation. *Insectes soc.*, 2, 85-114. - (1957) : Caste determination in social insects. *Ann. Rev. Ent.* 2, 107-120. - (1962) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 5. Social conditions affecting early larval differentiation. *Insectes soc.* 9, 295-310. - (1965) : Caste differentiation in social insects. *Symp. Zool. Soc. London* 14, 13-38. - (1967) : Regulation of sexual production in an ant society. *Coll. Int. CNRS* 173, 61-76. - (1969) : Egg formation in social Hymenoptera. *Coll. Int. CNRS* 189, 113-127.
- BRIAN, M.V. et HIBBLE, J. (1964) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 7. Caste bias, queen age and influence. *Insectes soc.* 11, 223-238.
- BRIAN, M.V. et KELLY, A.F. (1967) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 9. Maternal environment and the caste bias of larvae. *Insectes soc.* 14, 13-24.
- BUSCHINGER, A. (1975) : Eine genetische Komponente im Polymorphismus der dulotischen Ameise *Harpagoxenus sublaevis*. *Naturw.* 62, 239. - (1978) : Genetische Bedingte entstehung geflügelter Weibchen bei der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) (Hym. Form.). *Insectes soc.* 25, 163-172.

- BUSCHINGER, A. et KLOFT, W. (1973) : Zur Funktion der Königin im sozialen Nahrungshaushalt der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* L. (Hymenoptera, Formicidae). Forschungsbericht des Landes NRW, 2306, 5-34, Westdeutscher Verlag Opladen.
- DELAGE-DARCHEN, B. (1977) : Les régulations sociales chez les Fourmis. *Ann. Biol.* 16, 517-543.
- EMERY, C. (1894) : Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. *Biologisches Centralblatt* 14, 53-59. - (1921) : Quels sont les facteurs du polymorphisme du sexe féminin chez les fourmis ? *Rev. Gén. Sc. Pures et appliquées* 32, 737-741.
- FLANDERS, S.E. (1945) : Is caste differentiation in ants a function of the rate of egg deposition ? *Science* 101, 245-246. - (1952) : Ovisorption as the mechanism causing worker development in ants. *J. econ. Ent.* 45, 37-39. - (1953) : Caste determination in the social Hymenoptera. *Sci. Mon.* 76, 142-148. - (1957) : Regulation of caste in social Hymenoptera. *J.N.Y. ent. Soc.* 65, 97-105. - (1962) : Physiological prerequisites of social reproduction in the Hymenoptera. *Insectes soc.* 9, 375-388. - (1970) : Cannibalistic infanticide in social Hymenoptera related to adult caste ratios. *Canad. Entomol.* 102, 898-905.
- FOREL, A. (1921) : Le monde social des Fourmis. Tome I, p. 15. Genève, Kundig édit.
- FORREST, H.S. (1969) : The effect of isoxanthopterin on nucleic acid synthesis in developing eggs of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Proc. 4th Inter. Symp. on Pteridines*, Toba.
- GOSSWALD, K. et BIER, K. (1953a) : Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. *Naturw.* 40, 38-39. - (1953b) : Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis* (Retz.). *Zool. Anz.* 151, 126-134. - (1954) : Untersuchungen zur Kastendetermination von *Formica rufa rufopratensis minor* Gossw. *Insectes soc.* 1, 229-246. - (1957) : Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 5. Der Einfluss der Temperatur auf die Eiblage und Geschlechtsbestimmung. *Insectes soc.* 4, 335-348.
- MICHENER, C.D. (1961) : Social polymorphism in Hymenoptera. *Symposium of the R. Entomol. Soc. London* 1, 43-56.

- PASSERA, L. (1969) : Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latr. et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis xene* St. (Hym. Formicidae). *Ann. Sci. nat. Zool.*, 12ème série, 11, 327-482.
- PASSERA, L. et SUZZONI, J.P. (1978a) : Sexualisation du couvain de la Fourmi *Pheidole pallidula* (Hymenoptera - Formicidae) après traitement par l'hormone juvénile. *C. R. Acad. Sc.*, 286, D, 615-618. - (1978b) : Traitement des reines par l'hormone juvénile et sexualisation du couvain chez *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera - Formicidae). *C. R. Acad. Sc.*, sous presse. - (1979) : Le rôle de la reine de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera - Formicidae) dans la sexualisation du couvain après traitement par l'hormone juvénile. *Insectes soc.*, envoyé pour publication.
- PEACOCK, A.D., SMITH, I.C., HALL, D.W. et BAXTER, A.T. (1954) : Studies in Pharaoh's Ant *Monomorium pharaonis* (L.). 8. Male production by parthenogenesis. *Ent. mon. Mag.*, 90, 154-158.
- PETERSEN-BRAUN, M. (1975) : Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). 1. Der Brutzyklus und seine Steuerung durch populationseigene Faktoren. *Insectes soc.* 22, 269-292. - (1977a) : Studies on the endogenous breeding cycle in *Monomorium pharaonis* L. (Formicidae). 8<sup>th</sup> Intern. Congr. I.U.S.S.I., 211-212. - (1977b) : Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* L. (Hymenoptera, Formicidae). 2. Die Kastendeterminierung. *Insectes soc.* 24, 303-318.
- PETERSEN-BRAUN, M. et BUSCHINGER, A. (1975) : Entstehung und Funktion eines thorakalen Kropfes bei Formiciden-Königinnen. *Insectes soc.* 22, 51-66.
- PLATEAUX, L. (1971) : Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). 2. Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 12ème série, 13, 1-90.
- SCHMIDT, G.H. (1969a) : Photoaktive Substanzen in verschieden prädisponierten Eiern und Junglarven von *Formica polyctena* Foerst. 8<sup>th</sup> Intern. Congr. I.U.S.S.I., 257-261. - (1969b) : Photoaktive Substanzen in verschieden prädisponierten Eiern und Junglarven von *Formica polyctena* Foerster. Proc. 4<sup>th</sup> Intern. Symp. on Pteridines, Toba,

- 399-404. - (1974) : Steuerung der Kastengliederung und Geschlechtsregulation im Waldameisenstaat. *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. Stuttgart, Schmidt ed., 404-512. - (1977) : Predisposition of eggs and determination of castes in polygynous *Formica* species. 8<sup>th</sup> Intern. Congr. I.U.S.S.I., 313.
- SOULIE, J. (1961) : Des considérations écologiques peuvent-elles apporter une contribution à la connaissance du cycle biologique des colonies de *Cremastogaster* (Hymenoptera - Formicoidea) ? *Insectes soc.* 8, 283-295.
- WEISMANN, A. (1892) : Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, G. Fischer.
- WHEELER, W.M. (1926) : Les sociétés d'Insectes. Leur origine, leur évolution. Paris, G. Douin édit., 468 p. - (1937) : Mosaics and other anomalies among ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 95 pp.
- WHITING, P.W. (1938) : Anomalies and caste determination in ants. *J. Hered.*, 29, 189-193.
- WILSON, E.O. (1971) : The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge Mass., 548 pp.