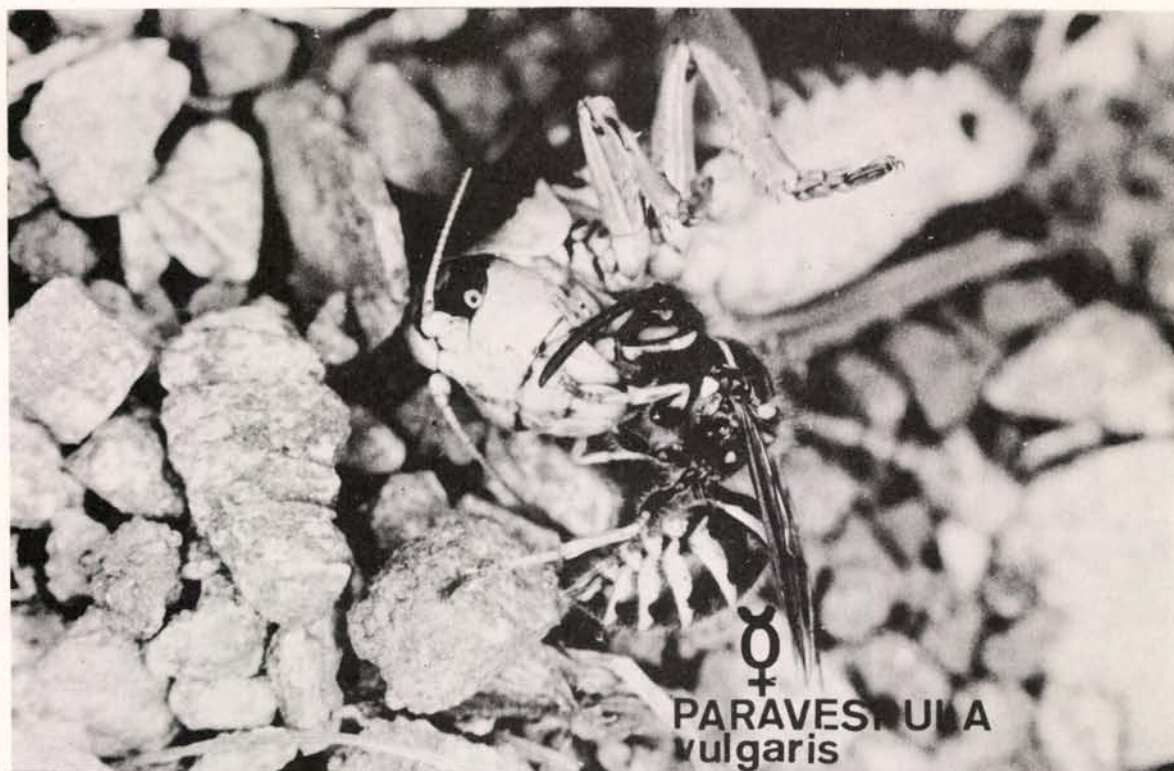


**SECTION FRANÇAISE DE L'UNION INTERNATIONALE**

**POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX**



**ASSEMBLEE GENERALE**

**13-14 Octobre 1972**

**C. N. R. S. PARIS**

**BULLETIN INTERIEUR**

**1972 n° 2**

## " LE POLYMORPHISME SOCIAL CHEZ LES FOURMIS "

Définition : Le polymorphisme social est le phénomène de l'existence au sein d'une même société unispécifique, de deux ou plusieurs formes distinctes par leurs fonctions (physiologie et comportement) et le plus souvent aussi par leur morphologie. Chacune de ces formes est une caste, éventuellement une sous-caste.

Ceci convient aux Hyménoptères, moins bien aux Isoptères, chez lesquels certaines castes sont constituées d'individus non parvenus au terme de leurs métamorphoses.

Dans cette perspective, les mâles d'Hyménoptères sociaux constituent un sexe non différencié en castes, ces dernières n'existant que chez les femelles. Même dans les cas exceptionnels où le mâle se présente sous deux formes distinctes, dont une ergatoïde, ces formes ne correspondent pas à des fonctions diversifiées, mais à une seule et même fonction fécondatrice.

I. ETUDE BIOMETRIQUE ET DIFFERENTS TYPES DE POLYMORPHISME

Je reprends la classification des polymorphismes chez les ouvrières élaborée par WILSON (1953), la première qui soit fondée sur des données biométriques. Il importe de bien choisir les grandeurs mesurées.

1) Monomorphisme : les ouvrières varient dans des limites étroites, ou leurs variations sont isométriques (droite d'allométrie à pente  $\alpha = 1$ ), ou elles réalisent à la fois ces deux conditions. L'histogramme de distribution des mesures est unimodal et suit la courbe normale de Gauss. Exemple : Formica exsectoides.

2) Allométrie monophasique : les ouvrières varient dans des limites plus larges et de façon allométrique sur un organe au moins (coefficient d'allométrie  $\alpha \neq 1$ ), la droite d'allométrie formant un segment unique, de pente constante. Cette allométrie peut être faible, avec histogramme unimodal (Lasius fuliginosus), ou forte, avec histogramme bimodal (Camponotus castaneus).

3) Allométrie diphasique : les variations, très étendues et allométriques sur un organe au moins, définissent deux coefficients d'allométrie différents, selon la taille des ouvrières ; la droite d'allométrie est brisée en deux segments de pentes différentes  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$ . La pente du segment inférieur est souvent proche de un, celle du segment supérieur montrant une forte allométrie. L'histogramme présente un mode fortement déplacé vers les petites tailles, parfois un autre

mode, à peine indiqué, vers les grandes tailles. Exemples : Atta texana, Anomma nigricans. Il s'agit là d'espèces à polymorphisme très étendu et très complexe, du fait du polyéthisme qui s'y superpose. WILSON voit dans ce type une transition de la monophasie à la triphasie. Je préfère le considérer comme une voie divergente, le passage de la mono à la triphasie se réalisant directement, par deux brisures concomitantes de la droite d'allométrie.

4) Allométrie triphasique : la droite d'allométrie est brisée en deux points, formant ainsi trois segments. Les segments extrêmes présentent des pentes souvent voisines de un, le segment intermédiaire manifestant une très forte allométrie, correspondant aux ouvrières media. L'histogramme présente deux modes (minor et major) relativement symétriques par rapport aux media, bien que souvent inégaux. Exemples : Oecophylla smaragdina, nombreux Camponotus, dont C. cruentatus.

5) Dimorphisme complet : le segment médian du cas précédent disparaît. Ne demeurent que les minor et major, suivant des segments proches de l'isométrie, mais non alignés, du fait d'un décalage qui montre que le phénomène dérive de l'allométrie triphasique. Exemples : Pheidole, Camponotus (Colobopsis).

6) La sous-caste major peut disparaître, la minor présentant à elle seule, un monomorphisme secondaire. Il peut être difficile de savoir si un monomorphisme est primaire ou secondaire. La comparaison reines-ouvrières peut y aider.

7) Evolution du polymorphisme social : je classe ces polymorphismes en deux voies progressives distinctes (et une troisième plus douteuse), ayant en commun une première étape : le passage du monomorphisme primaire à l'allométrie monophasique. A ce stade, les deux voies se dessinent :

a) Chez Camponotus, l'histogramme des tailles présente une bimodalité "symétrique" (comme deux courbes de Gauss côte à côte), chaque mode correspondant à l'une des sous-castes major et minor ; l'instauration d'une triphasie va de pair avec un creusement du fossé séparant major et minor (écartement, ou amincissement, des deux courbes de Gauss), par raréfaction des media. Ce processus se continue dans le dimorphisme, puis, par disparition des major, dans un monomorphisme secondaire.

b) Chez Messor, la distribution des tailles est unimodale, à mode fortement déplacé vers les minor, l'histogramme étant très dissymétrique (même si une esquisse de second mode tend à apparaître vers les major). Ce modèle peut devenir diphasique, une phase

minor se distinguant du reste. Mais ce reste est loin d'être simple, comprenant des individus encore très variables, dont certains se distinguent par un polyéthisme ou un polymorphisme qualitatif sans brisure nette de la droite d'allométrie (Atta, Eciton, Anomma). Il peut se réaliser une triphasie, mais sans raréfaction des media (au reste complexes), et même une tétraphasie (Anomma). La disparition hypothétique de tout ce qui ne serait pas minor pourrait aboutir à un monomorphisme secondaire.

Evidemment, ces deux voies, Camponotus et Messor, ne définissent en aucune façon des phylogénies, mais simplement deux processus différents, jalonnés par des exemples de positions systématiques diverses. Mais ces deux voies semblent confirmées par le fait que le genre Camponotus marque plusieurs étapes de l'une et l'ensemble Messor-Atta des étapes de l'autre.

Une troisième voie, très hypothétique, pourrait mener directement d'un monomorphisme primaire à un monomorphisme à grand écart reine-ouvrière sans élaboration ni perte d'intermédiaires.

8) Passage reine-ouvrière : Il reste ici beaucoup à faire, d'autant plus que la majorité des Fourmis sont parvenues à un complet dimorphisme reine-ouvrière, les intercastes étant très rares ou absents. Cependant, l'étude d'un très grand nombre d'individus permet parfois d'observer tous les intermédiaires, intercastes inférieurs, moyens et supérieurs, chez certaines espèces (Leptothorax nylanderii). L'ensemble reines-intercastes-ouvrières présente une allométrie triphasique très marquée, où les intercastes remplacent les media dans une phase régressive quant à la largeur de la tête. Des vestiges d'une semblable triphasie semblent exister dans divers genres (Messor, Camponotus) où très peu d'intercastes sont encore connus.

Par une étude attentive, on devrait découvrir plus d'intercastes que l'on n'en connaît actuellement, particulièrement là où la reine et l'ouvrière sont de tailles peu différentes. C'est le cas de bien des espèces primitives à polymorphisme faible et d'espèces parasites, dont certaines reines ergatoïdes font penser à des intercastes féconds.

## II. ASPECTS PHYSIOLOGIQUES DU POLYMORPHISME SOCIAL

### 1) Essaimage et fécondation :

Les reines sont fécondables, possèdent une spermathèque et manifestent un comportement de vol nuptial. Généralement, tout cela manque aux ouvrières. Cependant quelques espèces possèdent des ouvrières fécondables pourvues de spermathèque (Ponera eduardi, Techno-

myrmex). Ces grandes ouvrières sont à rapprocher des intercastes ou des reines ergatoïdes.

2) Ponte et reproduction :

Les ovaires d'ouvrières sont souvent réduits à un ovariole, ceux des reines en comprenant plusieurs, les intercastes manifestant tous les états intermédiaires. Lorsqu'il y a quelques ovarioles chez l'ouvrière, il en existe un grand nombre chez la reine. L'unique ovariole est stérile chez les ouvrières de diverses espèces (Tetramorium, Solenopsis, etc). D'autres ouvrières ne pondent bien qu'en l'absence de reine (Plagiolepis, Dolichoderus, Messor, Camponotus, etc). D'autres enfin pondent en présence de la reine, mais moins qu'en son absence (Myrmica, Leptothorax). Parfois cette ponte des ouvrières se limite à quelques individus produisant des oeufs d'alimentation à l'usage de la reine (Atta). Les reines fécondées sont toujours des reproductrices prolifiques, les non fécondées pondant parfois bien (Leptothorax), plus souvent mal ou aucunement.

La reine non fécondée et l'ouvrière ne produisent que des descendants haploïdes et mâles. Les quelques travaux qui leur prêtent une descendance femelle ne me paraissent pas convaincants.

3) Effet de groupe :

Les ouvrières de beaucoup d'espèces (Myrmica, Dolichoderus, etc) ne pondent que si leur effectif dépasse un certain seuil. D'autres espèces (Leptothorax) pondent peu dans l'isolement, beaucoup en groupe. Les reines d'espèces polygynes (Plagiolepis) pondent plus en groupe qu'en isolement. Les reines d'espèces monogynes pondent parfois davantage en groupe de deux (Camponotus), parfois moins ou pas davantage (Lasius, Leptothorax).

4) Interaction entre les castes :

L'influence de la reine sur les ouvrières est très différente de celle des ouvrières sur la reine : stimulation de la ponte de la reine par les ouvrières, inhibition de celle des ouvrières par la reine, etc. La reine non fécondée n'exerce pas d'inhibition sur les ouvrières (Myrmica, Leptothorax), ce qui la rapproche de l'ouvrière.

5) Polyéthisme : Il désigne la diversité du comportement des ouvrières entre lesquelles les tâches de la colonie sont réparties. En cas de monomorphisme, la répartition de ces tâches est souvent orientée par l'âge des ouvrières, les plus jeunes étant davantage occupées aux travaux intérieurs, les plus vieilles aux tâches extérieures (Myrmica), sans que ce soit exclusif. En cas d'allométrie ou de dimorphisme, les tâches sont plus souvent réparties suivant les sous-castes

différentes, soit préférentiellement (major de pheidole mauvaises nourrices, meilleures pourvoyeuses), soit de façon rigoureuse (soldat portier de Colobopsis, jardinière-minor et soldat d'Atta). Les castes reine et ouvrière sont totalement différentes par leurs fonctions (polyéthisme rigoureux), celles-ci étant complémentaires et nécessaires à la vie de la société.

### III. FACTEURS DU DETERMINISME DES CASTES

1) Espèces à diapause larvaire hivernale : elles appartiennent à des genres souvent très éloignés les uns des autres : Formicidae (Lasius, Plagiolepis), Myrmicidae (Aphaenogaster, Messor, Tetramorium, Solenopsis, Myrmica, Leptothorax). On connaît relativement bien le cas de plusieurs Leptothorax, Myrmica, Plagiolepis, présentant beaucoup de points communs.

Le cycle annuel de Leptothorax nylanderi est tel que le nid contient habituellement, outre la reine fondatrice, des individus de trois "générations" - ou couvées - successives. La couvée de rang n commence avec les oeufs du printemps, dont il éclot bientôt des larves; les premières de ces larves constituent un couvain rapide donnant, à la fin de l'été, des ouvrières (éclosion imaginale tard en saison), tandis que les autres - plus nombreuses - deviennent hivernantes. La couvée de rang n-1 comprend au départ ces larves sortant d'hivernage, qui évoluent en adultes mâles, reines et ouvrières. La couvée de rang n-2 est constituée des ouvrières qui sortent d'hivernage, mélangées à quelques ouvrières survivantes de rang plus ancien. Tout au long de ce cycle sont recensés les facteurs pouvant intervenir dans le déterminisme des castes.

Le facteur W (influence de la constitution cytoplasmique de l'oeuf) n'a pas été observé chez L. nylanderi. La croissance préhivernale des larves hivernantes (C) favorise leur évolution ultérieure en reine (début de détermination trophique) : parmi les larves ayant atteint le 3e stade, les plus grandes deviennent reines plus facilement que les autres. La diapause - ou dormance - obligatoire (D), qui se manifeste avant l'hivernage, affecte simultanément les larves et les ouvrières ; elle rend les larves aptes à réaliser une croissance de reine après environ 2 mois de diapause ; elle rend les ouvrières aptes à amener ces larves à l'état de reine, mais après un hivernage plus long (4 à 5 mois, de préférence). L'hivernage (H) prépare le réveil printanier, en favorisant le déroulement bénéfique de la diapause et coordonne les états des larves et ouvrières. La correspondance des états physiologiques (Φ) des larves et ouvrières est habituellement réalisée dans la nature, mais l'expérience démontre sa nécessité.

puis intervient un déterminisme trophique, reposant sur l'activité nourricière des ouvrières (O), activité variant avec l'âge de celles-ci et modulée par les influences de la reine (R), du rapport numérique ouvrières/larves et de la nature des larves (L), de la température (θ) qui intervient aussi directement sur les larves (en réglant les vitesses de développement et de croissance).

Au regard de ces facteurs, Leptothorax nylanderi, Myrmica rubra et Plagiolepis pygmaea se ressemblent ou diffèrent entre elles. Chez P.p. (méridionale), le nombre de reines élevées augmente avec la température entre 15 et 27°C. Chez L.n. et M.r. (nordiques), le nombre de larves reines diminue quand la température d'élevage (constante) passe respectivement de 15 à 24°C et de 18 à 25°C.

La nature de l'oeuf joue un rôle certain chez Myrmica : les petits oeufs, pondus à cadence rapide, donnent plus facilement des ouvrières que des reines. Le couvain rapide de Myrmica est beaucoup plus important que celui de Leptothorax (et contient des mâles).

La croissance préhivernale des larves du stade 3 est favorable à l'évolution des larves en reines chez Myrmica, L. nylanderi, L. parvulus. Par contre, chez L. affinis, cette croissance est rare et ce sont les petites larves du 3e stade qui donnent des reines après hivernage. A l'inverse, les larves reines de Tetramorium caespitum deviennent géantes avant l'hivernage, leur orientation paraissant dès alors irréversible.

La correspondance des états physiologiques des larves et ouvrières, préparée par l'hivernage en commun, est nécessaire chez Myrmica, Leptothorax et Plagiolepis pygmaea. On n'obtient que l'élevagée d'ouvrières en utilisant expérimentalement des larves, ou des ouvrières, en état non hivernal. Chez L. nylanderi, les ouvrières, placées à 24°C après hivernage, montrent une évolution de leur aptitude à élever des reines, au cours des semaines successives de leur cycle : aptitude nulle à la première semaine, augmentant de la 2e à la 4e semaine, nulle aux 5e et 6e semaines. Cependant, l'élevage demeure plus rapide par les ouvrières en 5e et 6e semaine que par des ouvrières témoins déroulant leur cycle sans changement de couvain.

L'influence de la reine est générale mais non uniforme. Le plus souvent la présence de la reine (ou des reines chez les polygynes) amenuise ou annule l'élevage de reines (Myrmica, Leptothorax, Plagiolepis pygmaea) ; mais parfois il semble que la présence de la reine soit nécessaire à tout bon élevage (Tetramorium). Les reines non fécondées sont sans effet chez Myrmica et Plagiolepis, avec effet particulier chez Leptothorax (stimulation de l'élevage de reines si la reine non

fécondée est bien intégrée au groupe d'éleveuses). Cette influence varie au cours du cycle, étant beaucoup plus marquée dans les premiers jours suivant l'hivernage : les 10 à 15 premiers jours chez L. nylanderi (à 24°C), les 9 premiers jours chez P. pygmaea. La reine parasite de P. grassei inhibe l'élevage de reine de pygmaea et non de grassei.

Le nombre de larves par ouvrière éleveuse : Chez Plagiolepis pygmaea, le meilleur élevage de reines est obtenu pour une larve par 20 ouvrière, avec des résultats moindres s'il y a plus de larves. Chez Myrmica, il n'y a plus d'élevage de reines au delà de 3 larves par ouvrière. Chez Leptothorax nylanderi, on peut obtenir des reines avec 6 larves par ouvrière (et même davantage), mais l'optimum donnant le plus de reines varie d'une colonie à l'autre (de une à 4 larves par ouvrière).

La nature des ouvrières éleveuses : les vieilles ouvrières sont surtout pourvoyeuses, les jeunes nourrices (Myrmica). Les vieilles élèvent moins de reines que les jeunes (Leptothorax). Il y a de bonnes et de mauvaises éleveuses de reines (Leptothorax) : les bonnes éleveuses accordent plus de soins aux grosses larves qu'aux petites, à l'inverse des mauvaises éleveuses (gabarit préférentiel).

2) Espèces sans diapause larvaire : Il s'agit d'espèces qui hivernent sans couvain (Formica, Dolichoderus, Pheidole) et de nombreuses fourmis tropicales ou subtropicales (Monomorium, Oecophylla, etc).

Les ouvrières de Formica nigricans ont une grande aptitude à élever des reines à deux périodes de l'année : mars-avril et août. Le reste de l'année, elles ne sont aptes qu'à élever des ouvrières. Un facteur cytoplasmique de l'oeuf (variant avec la saison) prédispose partiellement celui-ci à devenir reine ou ouvrière. La reine inhibe fortement l'élevage de reines : pour obtenir cet élevage, il faut 30 ouvrières en absence de reine, 600 ouvrières en présence de reine.

F. polyctena est soumise à certains de ces facteurs suivant des valeurs différentes : faible inhibition de la reine et fort dimorphisme saisonnier des oeufs avec déterminant cytoplasmique formé en vitellogénèse et jouant le rôle majeur ; oeufs hiémaux, gros et riches en ADN, donnant des reines quand les conditions d'élevage sont moyennes ; oeufs estivaux, petits et pauvres en ADN, donnant des ouvrières dans ces mêmes conditions. Une nourriture appauvrie (peu d'ouvrières nourrices ou beaucoup de reines inhibitrices) fait évoluer en ouvrières les larves reines présomptives. Une nourriture enrichie (élevage par des nigricans en phase d'élevage de reine) fait évoluer en reines les larves issues d'oeufs estivaux.



Les deux facteurs, nourriture et inhibition de la reine, se retrouvent chez Dolichoderus quadripunctatus et Monomorium pharaonis. Chez cette dernière, le régime alimentaire des larves diverge en deux voies, celles-ci étant âgées de 9 à 10 jours. On retrouve le rôle de la nourriture chez Pheidole, avec une hypothétique influence limitative des "soldats" (major) sur l'élevage de soldats. Les reines et ouvrières d'Oecophylla sont issues des mêmes petits oeufs et déterminées par la nourriture, avec inhibition de la reine sur l'élevage de reines. Le couvain de sexués des Dorylides est attractif comme la reine et provoque la division de la colonie, dont une partie demeure avec la reine, l'autre avec ce couvain (dont il ne survivra qu'une seule reine).

#### IV. CONCLUSION

Les idées de WHEELER sur le déterminisme génétique des castes de Fourmis doivent être abandonnées, mais ce déterminisme demeure complexe : on observe les mêmes types de polymorphisme et de déterminisme des castes chez des espèces très éloignées, tandis que des espèces plus voisines présentent des modèles très différents.

Il reste beaucoup à faire pour éclairer l'ensemble de ce problème : reconnaissance de séries évolutives sur des groupes restreints (Cf. Camponotus), étude du passage reine-ouvrière surtout chez les Fourmis primitives (évolution de la divergence entre les premières castes), nature des sexués de remplacement (ouvrières pondeuses principales ?), actions de phéromones, déterminisme des castes chez beaucoup d'espèces, etc.

#### DISCUSSION

NOIROT : De l'exposé de PLATEAUX, j'ai retenu, entre autres, 2 possibilités de discussion : (1) Je constate la différence de point de vue, de langage, d'attitude d'esprit, entre Termitologues et Myrmécologues. On se demande parfois si on parle des mêmes problèmes.

(2) Je note que chez les Fourmis, les phénomènes trophiques jouent un rôle important dans le déterminisme des castes. Mais je suis resté sur ma faim. S'agit-il de phénomènes qualitatifs (connaît-on les sécrétions spécifiques que tel ou tel type d'ouvrière donnerait à tel ou tel type de larve) ? Y a-t-il simplement des phénomènes quantitatifs ? L'influence des reines se ferait-elle par modification du comportement trophique des ouvrières ? etc... voilà le genre de questions auxquels pense celui qui n'a jamais travaillé sur les Fourmis.

Chez les Termites, on peut suivre de très près les étapes du développement postembryonnaire des individus ; chez les Fourmis, c'est plus difficile. En revanche, chez les Fourmis, on peut suivre facilement le comportement trophique des individus, mais c'est plus difficile chez les Termites, surtout le comportement des ouvrières-nourrices.

LE MASNE : Je pense que NOIROT a raison. Mais, on pourrait peut-être pour le moment laisser le premier point de côté. Ne pourrait-on d'abord demander à PLATEAUX de répondre sur ce qu'il entend par une bonne ou mauvaise nourrice ?

PLATEAUX : Sur certains points, j'ai pu distinguer les ouvrières qui étaient bonnes ou mauvaises nourrices ; les vieilles ouvrières sont en effet plutôt mauvaises nourrices et les jeunes plutôt bonnes. Mais beaucoup de choses ne sont pas claires. Par exemple, j'ai eu des colonies d'ouvrières de Leptothorax qui n'ont jamais été capables d'élever une seule reine, malgré toutes les expériences. D'autres en élèvent avec une grande facilité, même en présence de la reine, avec toutefois un pourcentage plus faible qu'en l'absence de la reine. S'agit-il là d'un facteur génétique ou autre ? Pour l'instant, je n'en sais rien. Une autre question se pose : l'importance de la qualité de la nourriture. Les expériences de BRIAN montrent que chez les Myrmica la quantité d'aliments protéiques absorbés est plus grande pour produire une larve de reine qu'une larve d'ouvrière. Il y a donc au moins un certain rapport entre l'aliment protéique et l'alimentation sucrée. Il y a vraisemblablement aussi des productions de glandes salivaires, mais la question n'est pas très avancée. Madame DARCHEN qui travaille sur Messor doit pouvoir en dire quelque chose.

Madame DARCHEN : Du point de vue quantitatif, c'est difficile. Je pense utiliser des éléments marqués pour étudier ce problème : GOSSWALD a étudié cela, mais peut-être pas toujours de façon satisfaisante. Il pense que les glandes pharyngiennes des ouvrières influenceraient le déterminisme des castes dans le "sens reine". Mais il n'y a pas d'expériences vraiment concluantes.

Madame BONAVIDA : Divers travaux utilisant des radioisotopes ont permis de montrer que chez Formica les larves de sexués sont davantage nourries avec des sécrétions de glandes que les larves d'ouvrières (GOSSWALD et KLOFF - 1960). D'autre part, le polyéthisme chez les ouvrières s'accompagne de modifications anatomiques. Certaines glandes sont

beaucoup plus développées chez l'ouvrière nourrice que chez la récolteuse âgée. D'autres modifications existent au niveau des ovaires.

PASSERA : A propos de la nourriture protéique, vous avez cité fort justement BRIAN. Il pense que les larves de sexués reçoivent plus de protides que les larves d'ouvrières. Chez Plagiolepis, j'ai établi les protéinogrammes des larves de sexués et des larves de non sexués. J'ai obtenu un résultat curieux : il y a moins de bandes (de fractions protéiques) chez les larves de sexués que chez les larves d'ouvrières. Mais il n'y a peut-être pas de rapport direct entre le nombre de fractions de l'hémolymphe et la quantité de protéines reçues par la larve.

DELYE : Est-ce que l'influence de la reine en tant que productrice d'oeufs a été examinée ? Vous avez parlé de sociétés qui produisaient facilement des sexués, d'autres qui n'en produisaient pas. A-t-on étudié cela du point de vue de l'oeuf ? Y aurait-il un déterminant génétique ?

PLATEAUX : Ceci a été étudié par BRIAN chez Myrmica. En ce qui me concerne, je n'ai pas étudié l'influence de l'oeuf. Chez Leptothorax, les seuls oeufs qui ont des chances de se développer directement en ouvrières sans donner de larves hivernantes sont les premiers pondus. Je ne pense pas qu'on puisse dire qu'ils se développent mieux parce qu'ils sont un peu plus gros que les suivants. Mais ils sont pondus dans un contexte différent. Il est difficile de dire pourquoi ils évoluent directement et, eux seuls, en ouvrières. Pour le reste, je n'ai étudié que des larves sortant d'hivernage, donc la causalité qui pouvait remonter à l'oeuf m'échappe complètement. L'hivernage est une nécessité : la diapause se déclare spontanément au sein d'une colonie maintenue au chaud (c'est prouvé chez de nombreuses Fourmis). HOLLDOBLER l'a montré chez Camponotus, PASSERA chez les Plagiolepis. Donc l'hivernage est une nécessité, mais ça m'éloigne de l'origine.

Madame DARCHEN : A propos du problème de l'alimentation des larves, on a parlé de protides et de glucides, mais pas de lipides. Or il est bien connu que les glandes pharyngiennes des ouvrières contiennent une substance huileuse riche en stérols, qui sont des substances de haut métabolisme pour les Insectes. On peut alors penser que les glandes auraient un rôle trophique, mais à l'échelle oligodynamique plutôt qu'à l'échelle quantitative.

PASSERA : Je voudrais revenir au problème de l'oeuf. Vous avez cité tout à l'heure des travaux sur Pheidole pallidula et vous dites que le déterminisme trophique semble être bien établi. Vous faisiez allusion à quels travaux ?

PLATEAUX : A GOETSCH et GREGG. Mais GREGG a surtout insisté sur une éventuelle inhibition du soldat sur l'élevage de soldats. Je ne crois pas beaucoup à cette inhibition. Je penserais plutôt que les soldats sont de très mauvaises nourrices.

PASSERA : J'ai refait des travaux sur une autre espèce (Pheidole pallidula) - GREGG avait travaillé sur un Pheidole américain (Pheidole morrisi). Je retrouve les mêmes résultats que GREGG. En revanche, en ce qui concerne les travaux de GOETSCH sur Pheidole pallidula, je trouve des résultats tout à fait opposés : je n'ai pas l'impression que le déterminisme soit trophique. J'ai plutôt l'impression qu'il y a un composant cytoplasmique dans l'oeuf qui joue un rôle très important. Ce sont les oeufs pondus en tout premier dans la saison (de l'ordre de quelques jours) qui semblent se développer en larves de sexués. Il faut surveiller la colonie jour après jour après l'hibernation et attraper la reine lorsqu'elle monte à la surface et ça n'est pas facile chez les Pheidole.

PLATEAUX : Est-ce qu'il a été possible de faire élever ces oeufs par des ouvrières qui n'étaient pas au même stade saisonnier ?

PASSERA : Oui ! J'ai fait élever des oeufs pondus par une reine sortant d'hivernation, par des ouvrières sorties d'hivernation depuis 3 mois ou même 10 mois. J'ai obtenu des sexués. Je me pose donc un problème : il y a certainement quelque chose qui se passe au niveau de l'ovaire de la reine.

PLATEAUX : Je ne pense pas que ça puisse être génétique. Je penserais plutôt que ça peut être cytoplasmique. Génétique, ça suppose que les premiers oeufs aient une certaine constitution génétique, et on ne voit pas très bien comment ça pourrait se faire. Le hasard de la fécondation ne permet pas cette hypothèse. En revanche, cytoplasmique oui, je suis d'accord.

PASSERA : Oui, il doit certainement se passer quelque chose pendant l'hiver. Il faudra certainement faire d'autres expériences en faisant varier les conditions d'hivernation, pour voir si les premiers oeufs pondus donnent toujours des larves de sexués.

LE MASNE : Est-ce que la discussion est terminée sur le problème des oeufs et de la détermination germinale ? Pouvons nous aborder l'autre problème, celui d'un langage différent, de concepts différents entre Myrmécologues et Termitologues ? Je pense qu'en réalité, ce sont les

problèmes qui sont différents. Je pense que pour les Myrmécologues, nous avons des problèmes univoques, centrés, dont l'analyse expérimentale a commencé. En revanche, il semble que chez les Termites, les problèmes soient beaucoup plus multiformes. Par exemple, chez certaines espèces, les soldats et les ouvriers sont tous du même sexe, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre ; chez d'autres espèces, il y a des neutres des 2 sexes. L'analyse expérimentale des facteurs est-elle allée loin chez les Termitologues ?

NOIROT : LA discussion qui vient de se terminer sur le rôle trophique de la nourriture m'a déçu. Il me semble en effet que, chez les Fourmis, selon les espèces, la part respective d'aliment brut ou simplement régurgité, donné aux larves, et la part des sécrétions glandulaires des ouvrières varient beaucoup. Chez les Termites, c'est moins variable, il y a beaucoup moins de variations dans le type de nourriture que reçoivent les différents individus de la société. Chez les Termites supérieurs, à part les soldats (et encore pas toujours), toutes les castes, tous les stades qui en dépendent, sont nourris uniquement de sécrétions. On parle d'habitude de sécrétions salivaires, parce que les glandes salivaires sont les seules glandes vraiment très développées qui morphologiquement peuvent jouer un rôle trophique quantitatif essentiel. Ça ne veut pas dire que d'autres glandes ne jouent pas un rôle qualitatif plus discret. Je pense donc que le problème trophique se pose de façon plus simple chez les Termites que chez les Fourmis, ce qui pourrait vouloir dire que le rôle différentiel de la nourriture est moins important chez les Termites que chez les Fourmis. Mais c'est seulement une impression.

Voici ce que je voulais dire par langage différent : je pensais surtout au diagramme projeté par PLATEAUX sur les relations d'allométrie entre les ouvrières de Fourmis. Ces études sont intéressantes et nécessaires. Mais j'ai l'impression qu'on s'en tient là. A mon avis, c'est une analyse nécessaire, mais formelle. Ce qui m'intéresserait, par rapport à ce qui se fait chez les Termites, mais je sais que c'est très différent chez les Fourmis, c'est comment se réalise la dispersion plus ou moins grande des imagos au cours du développement. Qu'entend-on d'un point de vue ontogénique, quand on dit que dans telle ou telle espèce de Fourmis, les media ont disparu ? On a alors 2 groupes d'ouvrières : les major et les minor, mais que se passe-t-il au cours du développement ? Est-ce une catégorie de larves qui a disparu, ou plutôt est-ce que la divergence s'est accrue ? Je souhaiterais donc que ces diagrammes, tout à fait nécessaires, soient revus en termes d'ontogénèse.

PLATEAUX : Le problème est le suivant : les diagrammes permettent d'observer statistiquement un état de chose et de mettre en séries cet état de chose, suivant un certain nombre de groupes. Mais ceci ne peut nous donner aucune indication sur la manière dont se réalisent les castes. Je dois reconnaître que nous n'en sommes pas encore à pouvoir faire des schémas récapitulatifs. Nous y parvenons à peu près pour classer les résultats, mais pour le classement des modalités, nous ne savons rien. On en est simplement à envisager différents types : cas où les larves hivernent, - d'autres où elles n'hivernent pas, etc...

RICHARD : On pose un peu trop à mon sens le problème du polymorphisme en problème de courbes exprimant des mesures corporelles ou de physiologie alimentaire individuelle. N'y a-t-il pas d'autres problèmes ? N'y a-t-il pas de relations entre la forme des ouvrières qui nourrissent et la forme des larves qui reçoivent la nourriture ? ou entre les formes exprimées ontogénétiquement par les différents individus et la nourriture échangée au cours de la trophallacie ? N'y a-t-il de nombreuses modalités à décrire des comportements trophallactiques et des polymorphismes qui y sont attachés. Après tout, PLATEAUX disait que certaines ouvrières soignaient de façon brutale et d'autres de façon moins brutale. Je repense à tout ce que SCHNEIRLA écrivait sur les Eciton à propos des interactions demandes larvaires → nourrissages au cours des cycles, à propos des successions réciproques de phase stationnaire à phase nomadique. Je crois qu'il faudrait étudier très soigneusement tous ces problèmes.

PLATEAUX : Je crois qu'on touche là aux différences de langage entre Termitologues et Myrmécologues. Un Termitologue pense plus facilement à l'individu qui est influencé au sein de la colonie et éventuellement aux neurosécrétions de cet individu. Le Myrmécologue pense plus volontiers à ce que fait l'ouvrière nourrice. Il y a des exceptions : WEIR par exemple a étudié les neurosécrétions des larves de Myrmica et a constaté que la dormance correspondait à un certain état. Mais ça ne va pas très loin. Très souvent les larves de Fourmis sont très pauvres en comportement et en perception. On a tendance, probablement à tort, à les considérer comme des sacs dans lesquels les ouvrières mettent ce qu'il faut, selon leur comportement, et il est certain que c'est le comportement des ouvrières qui est le plus riche. Chez les Termites, c'est tout à fait différent.

LE MASNE : Il y a quand même des éléments de comportement étudiés par les Myrmécologues. Dans des travaux récents, BRIAN décrit des ouvrières qui font des blessures à certaines larves. Par ailleurs, SCHNEIRLA n'a pas analysé avec précision les facteurs éthologiques dans les mécanismes qu'il a décrits.

MONTAGNER : Je suis tout à fait de l'avis de RICHARD. Je crois qu'il y a toute une étude de comportement à faire sur les relations entre les imagos et les larves pour approcher encore plus précisément le déterminisme des castes. Chez les Guêpes par exemple, nous avons vu il y a quelques années que les larves d'ouvrières et les larves de fondatrices filles ne reçoivent pas le même approvisionnement des ouvrières nourrices : les larves de fondatrices filles reçoivent davantage de nourriture sucrée et protéique que les larves d'ouvrières. La nourriture qui est donnée aux larves de fondatrices-filles comporte aussi des sécrétions des glandes mandibulaires beaucoup plus abondantes que celle qui est fournie aux larves d'ouvrières. Or le comportement des larves de fondatrices n'est pas tout à fait le même que celui des larves d'ouvrières. En effet, si toutes les larves effectuent des rotations dans leur alvéole, les ouvrières sont beaucoup plus attirées par les larves de fondatrices dont les mouvements de rotation sont plus amples que ceux des larves d'ouvrière.

Par ailleurs, on ne peut comprendre le comportement alimentaire d'une ouvrière si on n'a pas suivi toutes ses relations depuis la naissance imaginale aussi bien avec d'autres ouvrières qu'avec des larves. En effet, c'est en sollicitant pour la 1ère fois les larves qu'une ouvrière apprend à faire régurgiter une larve, puis à faire régurgiter une ouvrière. Si par le jeu des rencontres au hasard, elle obtient plusieurs régurgitations tôt après l'éclosion, elle approvisionne tôt les larves. Obtenant de plus en plus de régurgitations des autres ouvrières, son niveau de dominance augmente en même temps. Elle a tendance à se consacrer à l'approvisionnement des larves. Dans le cas contraire, elle cherche à obtenir des régurgitations des ouvrières qu'elle rencontre. Ayant obtenu peu de contacts trophallactiques et subi des agressions des ouvrières sollicitées, elle aura tendance à sortir, à se consacrer à l'approvisionnement global du nid et à ne pas s'occuper des larves. Plusieurs sortes d'ouvrières peuvent donc être distinguées dans les différentes tâches sociales, en particulier dans l'approvisionnement des larves. Seule, l'étude de l'ontogénèse permet de mettre en évidence une telle différence dans le comportement des ouvrières. Comme le disait RICHARD, je crois effectivement qu'il y aurait intérêt à mener une étude ontogénétique serrée des relations

imagos-larves pour comprendre encore mieux les problèmes de polymorphisme et de déterminisme des castes.

PLATEAUX : En ce qui concerne le comportement des ouvrières, il y a effectivement beaucoup à voir. Je reconnais qu'il y a chez les larves des observations très importantes à faire ; On reconnaît par exemple une larve prête à accueillir la nourriture d'une larve bloquée.

LE MASNE : Il est certain que le comportement des larves entre en jeu de façon précise et qu'il n'est pas assez étudié.

PLATEAUX : J'ai d'ailleurs constaté un effet de l'état des larves sur l'activité des ouvrières. Si on donne à des ouvrières en diapause un contingent de larves qui sortent d'hivernage, elles démarrent quand même l'élevage. Elles subissent donc une influence certaine des larves.

PASTEELS : Je voudrais revenir sur ce que NOIROT disait sur les Myrmécologues qui se concentrent essentiellement sur l'adulte et les Termitologues sur les larves. Je voudrais poser une question : Ne peut-on avoir le développement larvaire d'une société de Fourmis ? Ne peut-on savoir combien de stades larvaires existent ? Chez combien d'espèces de Fourmis, connaît-on le nombre des stades larvaires avant d'arriver à l'ouvrière ?

PLATEAUX : On peut généralement identifier les 3 premiers stades, mais au-delà du 3ème, on ne peut dire le plus souvent s'il y a une mue. J'ai vu une fois une mue du stade 2 au stade 3. J'ai vu 3 mues arrêtées aux stades 1 ou 2. Il y a peut-être un 4ème stade.

LE MASNE : Nous ne savons pas voir les mues des larves de Fourmis.

NOIROT : Je sais qu'il est difficile de voir la mue, mais ça doit être possible de faire une analyse soignée de la morphologie d'une larve. On doit trouver des caractères qui permettent de distinguer les différents stades successifs. Il faut regarder de très près.

PLATEAUX : Je n'exclue pas qu'il n'y ait plus de mue à partir du 3e stade, puisqu'on n'en a jamais vu.

NOIROT : Avez-vous des structures sclérifiées chez les larves du 3ème stade ?

PLATEAUX : Il y a la capsule céphalique qui est en général sclérifiée, mais modérément, ainsi que les pièces buccales. Il y a aussi les soies. Chez Leptothorax, les soies des grosses larves sont de la même taille que celles des larves en début du 3ème stade. Je n'ai pas vu de différences entre elles.



PASSERA : Il est évident qu'il ne faut pas s'attacher à chercher les mues larvaires chez les Fourmis. Chez Plagiolepis, je n'en ai jamais vu. Vous êtes très en avance sur moi. Mais il y a tout de même des variations morphologiques au niveau de la capsule céphalique, de la répartition et de la forme des sensilles. C'est encore plus net chez pheidole : le nombre de dents des mandibules semble varier en fonction du stade larvaire. Chez Tetramorium, Caespitum, BRUDER et GUPTA (1972) viennent de déterminer les nombre des stades larvaires en examinant les mandibules, les maxilles et les poils du corps.

Madame MASSON : J'ai fait une étude ontogénétique du développement de la chaîne nerveuse chez les Fourmis. Je me suis donc attachée à suivre les stades en même temps que l'évolution du système nerveux. On peut effectivement reconnaître assez nettement au moins 3 stades, en se fondant sur la sclérification des pièces buccales et des soies. On retrouve des sortes de patterns qui correspondent à ce qu'on trouve sur le plan du système nerveux.

PLATEAUX : Avez-vous vu quelque différence au-delà du 3ème stade ?

Madame MASSON : Au-delà du 3ème stade, il y a très peu de variations du système nerveux. Sur le plan extérieur, j'ai vu un renforcement de la sclérification, mais il n'y a pas de grandes modifications externes.

LE MASNE : Il est possible qu'il n'y ait que 3 stades chez les Fourmis et non 5 comme on peut le lire dans les livres.

NOIROT : Je voudrais poser 3 questions aux Myrmécologues

1. Y a-t-il le même nombre de stades larvaires chez les larves de reine et les larves d'ouvrière ?
2. Sait-on à quel moment de la vie larvaire se fait la divergence de développement entre les 2 sortes de larves ?
3. Quand on a des ouvrières bien distinctes, peut-on les reconnaître au stade larvaire et à partir de quand ?

Il me semble que la réponse à ces questions pourrait permettre de mieux comprendre le problème du polymorphisme. En d'autres termes, à quel moment du développement se fait l'orientation visible de l'individu ?

Madame BONAVIDA : Monsieur PLATEAUX a réalisé une expérience dans laquelle il donne à des Fourmis de grande taille des larves de Fourmis normalement petites. Il avait constaté qu'il obtenait des sexués. Cela répond peut-être à la question de l'importance des relations entre larves et adultes : selon la taille de la larve, l'ouvrière pourrait répondre en nourrissant d'une manière ou d'une autre.

PLATEAUX : L'expérience à laquelle vous faites allusion est en un certain sens une aberration, mais qui a marché. Il s'agissait de larves de Leptothorax, hypocéphales, qui ont été données en nourrices à des ouvrières de Myrmica dont les larves sont orthocéphales. Ça a marché quand même. Ce qui tend à prouver finalement que les Myrmica ne sont pas trop difficiles sur les stimulations larvaires. Mais j'ai perdu beaucoup de larves : l'adoption a été fragile. Il y a certainement eu une stimulation des larves vis à vis des ouvrières, puisque les larves ont reçu très souvent une nourriture très abondante. Un fait existe : les ouvrières bonnes éleveuses de larves s'intéressent beaucoup plus aux grosses larves qu'aux petites. Si on introduit une reine dans le groupe au départ, le gabarit préférentiel des larves les mieux nourries est modifié. Je pense essayer des leurres pour préciser tout cela.

LE MASNE : Ce point de la discussion est intéressant : un groupe fait des suggestions à un autre groupe. L'étude des larves doit être faite chez les Fourmis : c'est moins facile pour les Fourmis que chez les Termites, mais nous allons essayer d'aborder ce problème.

PASTEELS : Existe-t-il une étude sur les gonades des larves de Fourmis?

NOIROT : Celle de WEYER

Madame DARCHEN : J'ai étudié récemment des larves de Crematogaster. Je n'ai pu voir que 3 stades larvaires, en mesurant la longueur des mandibules. J'ai regardé aussi la répartition des poils.

Les larves d'ouvrières du stade I sont glabres

"	"	"	II ont des poils avec des crochets
"	"	"	III ont seulement des poils.

Il y a de très nombreuses variations, mais les larves qui donnent des reines sont toujours des larves à poils (elles n'ont jamais de crochets) et correspondent à un stade III.

LE MASNE : Je crois que chez les Ponera, il y a plus de 3 stades larvaires, peut-être 5.

NOIROT : Je voudrais revenir à l'un des points qui sépare le Termitologue du Myrmécologue. Chez les Termites, les études sur les approvisionnements sont beaucoup moins avancées que chez les Fourmis. Mais mon impression est que c'est beaucoup moins varié que chez les Fourmis. Ce qu'on sait tend plutôt à faire penser que la nourriture a un rôle global dans la différenciation des castes plutôt qu'un rôle spécifique (il faut simplement que les animaux soient assez bien nourris).

Ce qui reste mystérieux : pourquoi une larve du 1er stade chez les Termites supérieurs s'engage-t-elle irréversiblement, dès la 1ère mue, dans la voie neutre ou la voie sexuée ? Il ne s'écoule pas beaucoup de temps entre l'éclosion de l'oeuf et le moment où la larve est déterminée. Est-ce avant le 1er stade, ou bien est-ce que ça se passe au cours du 1er stade ? On ne le sait pas.

PASTEELS : Il y a une faille dans les études sur les Termites. Les Termitologues n'ont pas assez étudié les stades dits adultes. Par exemple, considérer chez les Termites supérieurs la caste des ouvrières comme une caste homogène sans variations physiologiques ou éthologiques en fonction de l'âge, serait une grave erreur. Ce problème n'a pas été assez analysé chez les Termites.