

RÔLE DE LA GLANDE DE DUFOUR EN FONCTION DE LA
STRATIFICATION CHEZ *Formica sanguinea* LATREILLE
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

JOHAN BILLEN ⁽¹⁾

Limburgs Universitair Centrum,
Departement SBM, B-3610 Diepenbeek
Lab.Syst. en Ecologie K.U.Leuven,
Naamsestraat 59, B-3000 Leuven

Mots-clés: *Formica sanguinea*, glande de Dufour, phéromones, stratification.

Résumé

Le pillage des nids étrangers par l'espèce esclavagiste *Formica sanguinea* est entrepris par les vieilles fourrageuses qui d'ailleurs sont plus agressives que leurs congénères restant dans l'intérieur du nid. Pendant le pillage des cocons, les phéromones d'alarme de la glande de Dufour sont très importantes par leur pouvoir désorganisateur de l'espèce esclave. Des analyses chimiques du contenu de cette glande n'ont pourtant révélé aucune différence, ni entre les fourrageuses et les ouvrières dans l'intérieur, ni par rapport à l'âge des ouvrières. Cette absence de différences chimiques pourrait s'expliquer par l'existence d'un "système alarme-défense" où le comportement d'agressivité ne représente que la réponse à une concentration chimique correspondante. En supposant donc que les mêmes substances chimiques causent des comportements différents selon leur concentration, il semblerait que l'existence d'un mécanis-

(¹) : aspirant du F.N.R.S. belge

me de fermeture de la glande en question soit la condition la plus importante afin de régler précisément la quantité de phéromones nécessaires.

Summary

The raids of the slave-making ant *Formica sanguinea* mainly involve old foraging workers as they are more aggressive than their nestmates inside the nest. During the attack of slave nests, the Dufour gland alarm pheromones are supposed to bring about a chemical disarming of the slave species. Chemical analyses, however, did not reveal any difference neither between foragers and inside workers, nor in relation with the workers' age. The absence of any chemical difference, on the other hand, probably is due to the existence of an "alarm-defense system", in which aggressive behaviour merely represents the answer to a corresponding chemical concentration. Thus assuming that the same compounds elicit a different behaviour according to their concentration, the most important condition probably is the existence of a precisely working closing apparatus for regulating the subtle discharging activity of the glands involved.

Introduction

L'Esclavagisme est un phénomène qui se rencontre assez souvent chez les fourmis. Pour assurer l'efficacité de leurs pillages des nids esclaves, les espèces esclavagistes d'une part peuvent posséder des adaptations morphologiques comme des mandibules pointues (*Polyergus*, *Strongylognathus*...); d'autre part il y a la stratégie chimique des phéromones comme on la trouve chez les membres du groupe *Raptiformica sanguinea* (REGNIER et WILSON, 1971). Dans ce cas, des sécrétions des glandes exocrines sont émises par les fourmis ravisseuses pour brouiller et désorienter le comportement de l'espèce esclave. Chez les re-

présentants du groupe *sanguinea*, la glande de Dufour est la source des phéromones qui jouent un rôle principal pendant le pillage des cocons (REGNIER et WILSON, 1971). L'Analyse chimique de cette glande chez l'espèce européenne *F. sanguinea* Latreille a montré que le contenu se compose d'une série d'hydrocarbures ainsi que le décyl, l'undécyl et le dodécyl acétate (BERGSTROM et LÖFQVIST, 1968). Chez les espèces voisines des Etats-Unis *F. subintegra* Emery et *F. pergandei* Emery, REGNIER et WILSON (1971) ont démontré que ce sont les acétates qui ont le pouvoir désorganisateur pour les esclaves.

La stratégie éthologique du pillage a été discutée d'une manière détaillée par DOBRZAŃSKI (1961): essentiellement, il n'y a pas d'expéditions spéciales de *sanguinea* pour trouver des nids esclaves, mais (p. 67) "le pillage est accompli par les mêmes individus qui patûrent constamment et qui apportent au nid toute sorte de butin", donc par les fourrageuses. D'ailleurs, comme ce sont les fourrageuses qui se comportent beaucoup plus agressivement que leurs congénères dans l'intérieur du nid (DOBRZAŃSKA, 1959), il n'est pas du tout surprenant que ce soient précisément elles qui vont pénétrer dans les nids étrangers pour y dérober les cocons.

En considérant ces différences d'agressivité chez *F. sanguinea* ainsi que la fonction attribuée à la glande de Dufour pendant les pillages d'autres nids, nous avons essayé dans ce travail de mieux comprendre le rôle de cette glande par rapport à la fonction et la position des ouvrières dans le nid. Nous avons dès lors étudié la stratification des ouvrières dans le nid espérant d'obtenir une interprétation corrélative des analyses morphologiques et chimiques de cette glande.

Matériel et méthodes

Plusieurs nids de *F. sanguinea* ont été ramassés dans la réserve naturelle "Het Leudal" dans le sud-est des Pays-Bas et transportés dans des nids artificiels à l'université de Lou-

vain. Des analyses chimiques (MORGAN et WADHAMS, 1972) de la glande de Dufour des ouvrières des zones différentes du nid étaient effectuées à l'université de Keele en Angleterre. Pour l'étude histologique, la glande de Dufour ou des abdomens complets étaient fixés dans 2% glutaraldéhyde tamponné dans du cacodylate de sodium 0.05M additionné de saccharose 0.15M et postfixés par le tétroxyde d'osmium à 2%. Après déshydratation dans l'acétone et inclusion à l'Araldite, des coupes fines sont obtenues avec un microtome "Reichert-Ultracut" et étudiées dans un microscope électronique Philips EM 400. Des coupes sémi-fines sont employées pour la microscopie optique.

Résultats

1. STRATIFICATION DES OUVRIERES DANS LE NID

En observant les déplacements des ouvrières d'âge connu dans des nids artificiels, l'on peut constater l'existence d'un cycle bien précis de migrations qui se répète plusieurs fois (BILLEN, 1981). La phase finale de chaque cycle est caractérisée par l'apparition d'une partie des ouvrières dans le monde extérieur du nid comme fourrageuses. Par conséquent, dans des conditions naturelles où il y a une production de couvain pendant une période prolongée, la population des fourrageuses se compose d'une variété d'ouvrières âgées qui ont déjà parcouru au moins un cycle de migrations.

2. ANALYSE CHIMIQUE DE LA GLANDE DE DUFOUR

L'analyse chimique de la glande de Dufour par chromatographie en phase gazeuse révèle plusieurs pics bien séparés (figure 1, tableau I). La détermination des produits différents se faisait en comparant les temps de rétention à ceux des standards et par l'analyse des spectres de masse pris au sommet de

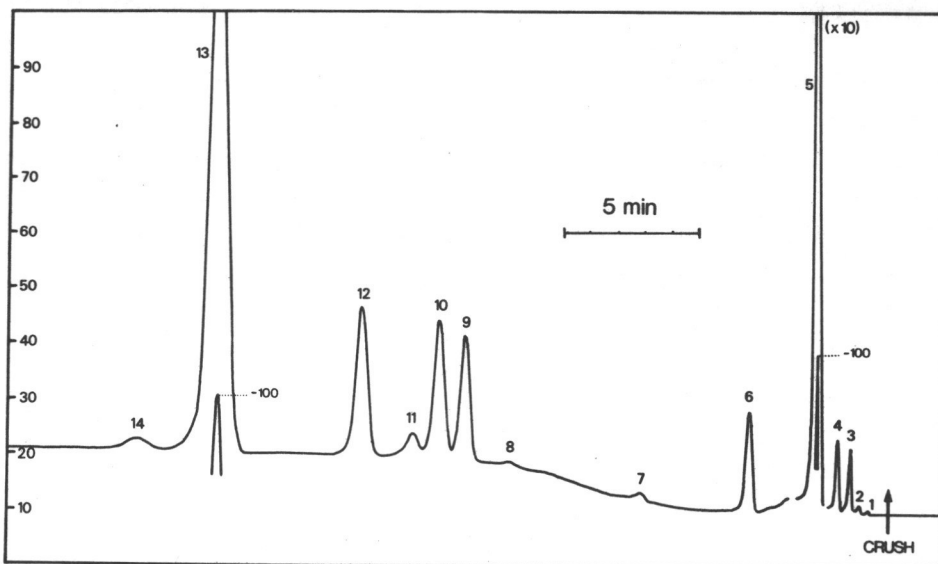


Figure 1. - Chromatogramme du contenu de la glande de Dufour chez l'ouvrière de *F. sanguinea*. Conditions chromatographiques : colonne PEG a, température programmée de 95 à 155°C (5°C/min.).

Tableau I. - Données quantitatives (valeurs moyennes accompagnées des écarts-types) des substances de la glande de Dufour chez les ouvrières du nid intérieur et des fourrageuses, ainsi que la composition chimique chez une ouvrière fraîchement éclos (quantités en ng ; t = trace, < 20 ng).

substances	ouvrières du nid intérieur (n=12)	fourrageuses (n=8)	ouvrière fraîchement éclos
1. heptane (?)	t	t	t
2. octane (?)	t	t	t
3. nonane	35 ± 24	t	20
4. décane	53 ± 28	42 ± 24	38
5. undécane	6648 ± 3354	8524 ± 5226	4878
6. tridécane	130 ± 65	254 ± 114	85
7. pentadécane	t	24 ± 10	t
8. heptadécane	t	19 ± 8	t
9. décyl acétate	153 ± 142	139 ± 299	79
10. α-farnésène	237 ± 96	517 ± 197	216
11. "2° farnésène"	71 ± 38	106 ± 53	85
12. undécyl acétate	323 ± 135	210 ± 249	339
13. dodécyl acétate	2703 ± 414	2651 ± 2620	1969
14. ?	95 ± 65	70 ± 59	47

chaque pic chromatographique. Les substances les plus abondantes sont l'undécane (66%) et le dodécyl acétate (24%). Parmi les 10% restants, les spectres de masse des pics 1, 2 et 14 ne sont pas suffisamment significatifs à cause de la faible quantité. Les temps de rétention ont suggéré l'heptane (1) et l'octane (2). Le pic 11 présente un spectre de masse assez analogue à celui de l' α -farnésène (10) et constitue donc probablement une deuxième sorte de farnésène.

Le résultat le plus étonnant pourtant est l'absence de différences significatives entre les fourrageuses et les ouvrières de l'intérieur du nid. Ces deux groupes en effet montrent une composition chimique très comparable tant qualitativement que quantitativement. Un trait assez constant que l'on trouve aussi chez d'autres *Formica*, sont les variations individuelles considérables. La substance la plus inconstante semble être le décyl acétate, car nous trouvons des ouvrières qui en possèdent quelques centaines de nanogrammes tandis que chez d'autres ce pic manque complètement.

Même des ouvrières fraîchement écloses présentent un chromatogramme de la glande de Dufour avec des valeurs comparables à celles de leurs congénères plus âgés (Tableau I).

3. MECANISME DE FERMETURE DE LA GLANDE DE DUFOUR

Selon plusieurs auteurs, les sécrétions de la glande de Dufour et la glande à poison sont émises simultanément chez les Formicinae car aucun élément morphologique n'avait été décelé permettant de supposer que ces deux glandes pourraient fonctionner séparément. Nous avons par conséquent étudié en détail le canal excréteur de la glande de Dufour chez *F. sanguinea* ainsi que les éléments adjacents pouvant fonctionner comme mécanisme de fermeture indépendamment de la fermeture de la glande à poison (BILLEN, 1982).

Nous avons trouvé en effet au moins deux groupes de muscles

qui peuvent exercer une influence directe sur le canal éjecteur de la glande de Dufour. Au niveau de l'insertion musculaire sur le ducte, la cuticule couvrant la paroi interne de celui-ci est très épaissie (figure 2A). Les observations ultrastructurales révèlent la présence de faisceaux denses de microtubules dans l'épithélium au niveau de la cuticule épaissie (figures 2B et 2C). Les membranes basales de la glande et des

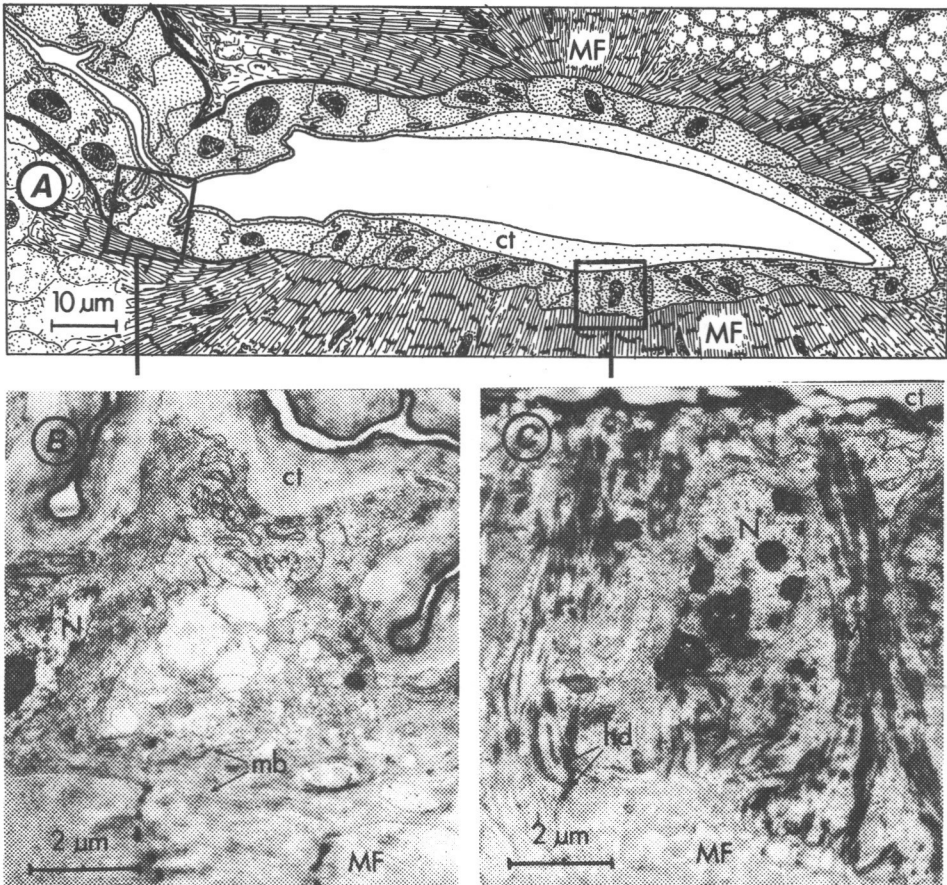


Figure 2. - A. Dessin d'une section longitudinale de la région postérieure du canal excréteur de la glande de Dufour. B, C. Ultrastructure de l'épithélium devant (B) et à la hauteur (C) de l'insertion des muscles sur le ducte. ct : cuticule, hd : hémidesmosomes, mb : membrane basale, MF : myofibrilles, N : noyau.

fibres musculaires ont perdu leur aspect individuel et forment une seule couche confluyente assez tortueuse. Nous y trouvons des deux côtés de nombreuses hémidesmosomes où s'insèrent tant les myofibrilles que les microtubules.

Discussion

Les fourrageuses constituent un groupe de fourmis bien défini : ce sont des ouvrières qui se trouvent à la fin d'un cycle précis de migrations dans le nid (BILLEN, 1981) et elles sont beaucoup plus agressives que leurs congénères de l'intérieur du nid (DOBRZAŃSKA, 1959). Plus particulièrement chez *F. sanguinea* ce sont elles qui vont piller les nids étrangers pour y dérober les cocons (DOBRZAŃSKI, 1961). Malgré le rôle que jouent les substances d'alarme de la glande de Dufour pendant ce pillage (REGNIER et WILSON, 1971), nous n'avons pas trouvé des différences chimiques notables qui pourraient distinguer les fourrageuses des autres ouvrières. A première vue l'absence de telles différences semble surprenante lorsque l'on considère les différences d'agressivité qui au contraire sont nettes.

Pourtant, les phéromones d'alarme sont les substances chimiques par excellence qui fonctionnent en "système" pour minimiser la variété de produits autrement trop étendue (BLUM et BRAND, 1972). Le système le plus renommé est le "système alarme défense" (REGNIER et WILSON, 1968), dont les différents comportements correspondent à des concentrations différentes de la même substance d'alarme. La série de comportements selon la concentration (par exemple, attraction → alarme → attaque → panique) peut être la même chez des espèces voisines qui disposent des mêmes substances d'alarme. Néanmoins un déplacement des valeurs de concentration entre les espèces peut avoir lieu.

Un tel déplacement est constaté chez les espèces esclavagistes du groupe *sanguinea* où les fourmis esclaves parviennent dans un état de désordre fatal par la même concentration d'acé-

tates qui cause l'assaut chez les ravisseuses (HÖLDOBLER, 1973). Vu que la même substance peut provoquer toute une variété de comportements qui font partie du système de communication général, il n'est pas étonnant que chaque ouvrière dispose de ces substances, indépendamment de son âge ou de sa position dans le nid.

Par conséquent, le pouvoir de sécrétion d'une quantité précise de phéromones est une condition absolue. L'existence d'un tel mécanisme pour régler l'émission des phéromones est démontrée dans le canal excréteur de la glande de Dufour chez *Formica sanguinea* (BILLEN, 1982). L'ouverture du conduit de cette glande est effectuée vraisemblablement par la contraction des muscles dorsaux et ventraux. La fermeture semble être un processus passif dû à la rigidité de la cuticule épaissie lors de la relaxation de ces muscles. Le fonctionnement précis de ce mécanisme se manifeste également par l'organisation ultrastructurale au niveau de l'insertion des muscles sur la cuticule épaissie. Les forces musculaires y sont transmises par des faisceaux de microtubules situés dans l'épithélium. La région de liaison entre les myofibrilles et les microtubules est pourvue de nombreuses hémidesmosomes qui assurent un contact intense.

Un tel mécanisme précis peut régler la quantité des substances émises. Cette fonction n'est pas seulement importante pour les fourrageuses des espèces esclavagistes, mais aussi pour chaque ouvrière d'autres espèces en faveur de son propre système de communication. A cet égard peut s'expliquer la présence d'un mécanisme analogue que nous avons trouvé chez d'autres espèces formicines non-esclavagistes de *Formica*, *Lasius* et *Camponotus*.

Remerciements

Nous tenons à remercier très vivement les professeurs J.K.A. van Boven, E.R. Schockaert et M.C. Van Poucke de leurs conseils qui nous ont aidé dans la réalisation de ce travail. Notre gratitude s'adresse aussi au Dr. E.D. Morgan et à R.P. Evershed de

l'université de Keele pour l'aide pendant nos recherches chimiques, et à Els Plaum et Marc Withofs pour leur assistance technique très appréciée.

Bibliographie

- BERGSTROM G., LÖFQVIST J., 1968.- Odour Similarities between the Slave-Keeping Ants *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens* and their Slaves *Formica fusca* and *Formica cunicularia*. *J. Insect Physiol.*, 14 : 995 - 1011.
- BILLEN J., 1981.- Stratification des Ouvrières dans le nid chez *Formica sanguinea* Latreille. C.R. congrès s.f. U.I.E.I.S. Toulouse, 25 - 28.
- BILLEN J., 1982.- The Dufour Gland Closing Apparatus in *Formica sanguinea* Latreille (Hymenoptera, Formicidae). *Zoomorphology*, 99 : 235 - 244.
- BLUM M.S., BRAND J.M., 1972.- Social Insect Pheromones : Their Chemistry and Function. *Am. Zoologist*, 12 : 553 - 576.
- DOBZJAŃSKA J., 1959.- Studies on the Division of Labour in Ants Genus *Formica*. *Acta Biol. Exper.*, 19 : 57 - 81.
- DOBZJAŃSKI J., 1961.- Sur l'Ethologie Guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptère, Formicidae). *Acta Biol. Exper.* 21 : 53 - 73.
- HÖLLEDOBLER B., 1973.- Zur Ethologie der Chemischen Verständigung bei Ameisen. *Nova Acta Leopoldina*, 37 : 259 - 292.
- MORGAN E.D., WADHAMS L.J., 1972.- Gas Chromatography of Volatile Compounds in Small Samples of Biological Materials. *J. Chromatogr. Sci.*, 10 : 528 - 529.
- REGNIER F.E., WILSON E.O., 1968.- The Alarm-Defence System of the Ant *Acanthomyops claviger*. *J. Insect Physiol.*, 14 : 955 - 970.
- REGNIER F.E., WILSON E.O., 1971.- Chemical Communication and "Propaganda" in Slave-Maker Ants. *Science*, 172 : 267 - 269.