

A PROPOS DE LA PHÉROMONE INHIBITRICE DÉCOUVERTE CHEZ  
LA FOURMI DE FEU (*Solenopsis invicta* BUREN) (HYMENOPTERA,  
FORMICIDAE)

DANIEL CHERIX (1), DAVE J.C. FLETCHER (2) et MURRAY S. BLUM (2)

(1) Musée de Zoologie, Pl. Riponne 6, CH-1005 Lausanne, Suisse.

(2) Department of Entomology, University of Georgia,  
Athens GA 30602, U.S.A.

Mots-clés: fourmis, *Solenopsis invicta*, phéromone inhibitrice,  
reine.

SUMMARY

We present here a summary of the work of FLETCHER and BLUM about the inhibitory pheromone produced by queens of fire ant (*Solenopsis invicta* BUREN). This primer pheromone inhibits dealation and oogenesis in sexually mature virgin alates within the nest. The following problems are, at present, being investigated: factors influencing dealation among virgin queens the pheromonal basis of queen execution by workers and the eggs of the different "types" of queens.

RÉSUMÉ

Nous présentons ici un résumé des travaux de FLETCHER et BLUM sur la phéromone inhibitrice produite par les reines de la fourmi de feu (*Solenopsis invicta* BUREN). Cette phéromone modificatrice inhibe la déa<sup>l</sup>ation et l'ovogenèse chez les sexués femelles vierges matures dans le nid. Les problèmes suivants sont actuellement en cours d'étude: facteurs influençant la déa<sup>l</sup>ation chez les femelles vierges, bases phéromonales de l'exécution des reines par les ouvrières et les oeufs produits par les différents "types" de reines.

L'importance des phéromones dans la régulation de la vie sociale chez les insectes est un phénomène reconnu et étudié de manière intensive depuis une trentaine d'années. Cependant la plupart des travaux ont porté sur les *phéromones incitatrices* (releasers) car nombre d'entre elles ont pu être analysées sous l'angle du comportement et de la structure chimique. Les *phéromones modificatrices* (primers) sont beaucoup plus difficiles à tester vu leur mode d'action parfois fort complexe.

En dépit de leur importance biologique une seule phéromone modificatrice a été identifiée chimiquement, il s'agit de l'*acide céto-9 décène-2-transoïque* et de l'*acide hydroxy-9 décène-2-transoïque* responsables de l'inhibition du fonctionnement de l'ovaire des ouvrières et de la construction des cellules royales chez l'abeille.

En ce qui concerne les fourmis, PASSERA (1980) présente en résumé la situation actuelle ainsi que bon nombre d'évidences sur l'existence d'une phéromone inhibitrice secrétée par les reines de *Plagiolepis pygmaea* LATR.. Cette phéromone exercerait son pouvoir inhibiteur dans deux voies:

- la ponte des ouvrières est empêchée
- la différenciation des larves de sexués femelles est inhibée.

Revenons à ce problème avec les fourmis de feu (*Solenopsis invicta* BUREN) qui font l'objet de nombreuses recherches aux Etats-Unis vu leur statut (LOFGREN et al., 1975). Pour commencer, il est important de relever que les ouvrières de *Solenopsis invicta* sont complètement stériles (TSCHINKEL et HOWARD, 1978). Par conséquent la question du contrôle par la reine de l'oviposition chez les ouvrières n'entre pas en question ici. Cependant FLETCHER et BLUM (1981 a) ont découvert que la reine inhibe l'oviposition chez les sexués femelles matures, tant qu'ils demeurent dans le nid parental avant le vol nuptial. Lorsque des colonies contenant des se-

xués femelles sont divisés en 5 parties égales (l'une des parties avec la reine), aucun sexué ne perd ses ailes dans le lot avec la reine, alors qu'un bon nombre le font dans les autres lots et que un ou plusieurs de ces sexués se mettent à pondre en quelques jours. Le taux de perte des ailes en fonction du temps est indiqué dans la figure 1.

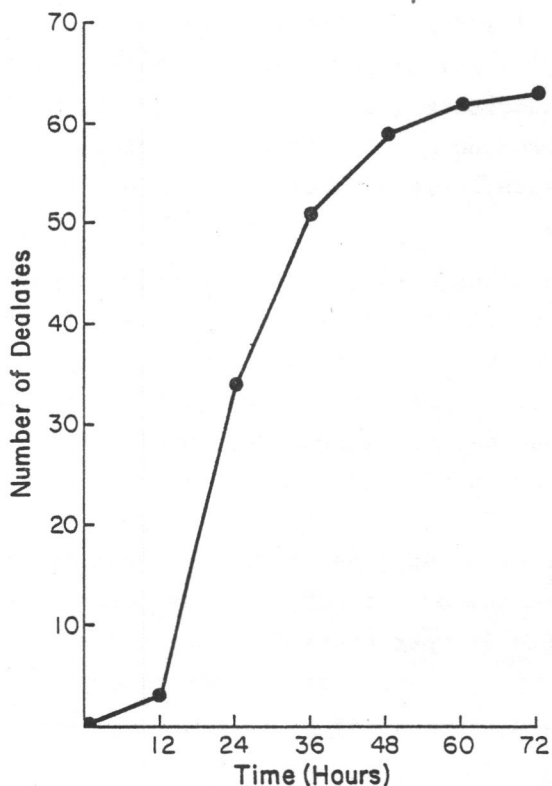


Figure 1.

*Taux de déalation chez les femelles vierges dans les lots sans reines. Le graphique représente les totaux cumulés de 15 lots contenant chacun 5 femelles (d'après FLETCHER et BLUM, 1981 a).*

Dans une autre série d'expériences, le lot contenant la reine est séparé des autres par une double grille à travers laquelle les ouvrières ne peuvent avoir de contacts, les sexués femelles perdent alors leurs ailes dans le lot sans reine. Lorsque les mêmes groupes sont séparés par une simple grille, permettant des contacts limités, le nombre de sexués perdant leurs ailes dans le lot sans reine est significativement inférieur à celui obtenu dans l'expérience précédente. Ces résultats suggèrent que la reine inhibe la déalation au moyen d'une phéromone modificatrice non volatile, pour la distribution de laquelle le contact physique entre les fourmis est nécessaire.

Ces résultats sont fortement supportés par ceux d'une autre série d'expériences (FLETCHER et BLUM, 1981 b) dont les résultats se trouvent au tableau 1. Les reines fécondées sont tuées par congélation et leurs corps sont déposés dans de petites unités avec des ouvrières, du couvain et des sexués femelles ailés. Les ouvrières lèchent avidement le corps de la reine et la perte des ailes est retardée pour une période significativement beaucoup plus longue que dans les témoins sans corps de reine, ou avec un corps de reine lavé à l'acétone. Cette série d'expériences élimine tout stimulus comportemental pouvant provenir de la reine vivante, et démontre que les stimulus tactiles sont inadéquats pour inhiber la déalation.

Bien que la conclusion apparaisse clairement, il faudra attendre cependant l'identification chimique de cette phéromone pour démontrer sa concrète existence.

L'inhibition de la déalation dans de petites unités peut être utilisée comme essai biologique pour tester la phéromone inhibitrice et a été déjà employée pour montrer que la source glandulaire doit probablement se situer dans l'abdomen de la reine (voir table 1). D'autre part, il semble

aussi clair qu'une phéromone de reconnaissance intervienne et masque partiellement les résultats de l'inhibition, lorsque l'on utilise des corps de reines étrangères. Ceci est à mettre en relation avec les travaux de SIMPSON (1979) qui a montré que la reine d'abeille sécrétait deux phéromones bien distinctes (inhibition et reconnaissance), ce qui semble être vraisemblablement le cas chez les fourmis de feu. Enfin certains aspects quantitatifs peuvent aussi influencer les résultats et il en a été tenu compte lors des essais en utilisant des reines de physogastrie équivalente.

Partie du corps de la reine	Nbre moyen de jours avec reine	pour la déalation contrôle	ES	dl	P
<i>Reine fondatrice</i>					
- corps entier	9.9	1.4	1.39	9	0.001
- tête & thorax	2.6	1.2	0.37	9	0.01
- abdomen	8.0	1.2	0.93	9	0.001
<i>Reine étrangère</i>					
- corps entier	5.6	1.3	0.94	9	0.01
<i>Reine "lavée"</i>					
- corps entier	1.3	1.2	0.17	9	NS

test de t.

Tableau 1.

*Efficacité du corps (ou partie) de la reine dans le contrôle de la déalation chez les sexués femelles vierges matures. Chaque unité d'essai consiste en 2 cm<sup>3</sup> d'ouvrières, 0.5 cm<sup>3</sup> de couvain et 2 femelles vierges ailées. On tient compte pour la déalation du temps mis par la première femelle vierge. Il y a 3 unités de contrôle pour chaque expérience (d'après FLETCHER et BLUM, 1981 b).*

Deux avantages majeurs apparaissent lors de l'emploi de ce type d'essai biologique: 1. la déalation se produit ou ne se produit pas; 2. les résultats s'obtiennent en trois jours en moyenne, ce qui est très rapide lorsque l'on teste une phéromone modificatrice.

Il convient encore d'aborder ici un aspect concernant les femelles vierges ayant perdu leurs ailes. Il est facile d'obtenir ce type d'individus en retirant la reine fondatrice pendant quelques jours d'une société possédant des sexués ailés, on assiste alors assez rapidement à la perte des ailes chez un certain nombre de sexués qui se mettent à pondre (FLETCHER et BLUM, 1981 a). Ces individus sont attractifs pour les ouvrières, et il a pu être montré, par l'emploi du test avec la grille simple ou la double grille, que ces sexués désailés produisaient une phéromone inhibitrice similaire à celle produite par la reine fondatrice. Si l'on suit le devenir de ces colonies sans reine fondatrice, après quelques jours, les ouvrières se mettent à exécuter ces sexués désailés, ce qui peut durer plusieurs semaines, jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'un ou parfois deux sexués désailés (appelé sexué de remplacement). Comme ces individus sont proches génétiquement (produits au sein de la même colonie, par une même reine, les populations utilisées étant monogynes), il est difficilement pensable que les ouvrières les exécutent sur la base d'odeurs différentes. Par conséquent les hypothèses suivantes peuvent être proposées:

- la quantité de la phéromone de la reine circulant dans la colonie est maintenue à un niveau optimum, et toute modification cause une réaction de la part des ouvrières qui tendent à restaurer l'équilibre.
- la présence d'individus reproductivement actifs dans une colonie originellement monogyne élève la quantité de la phéromone à un niveau supérieur au niveau de tolérance pour

les ouvrières, ce qui rend ces dernières agressives.

Les reines sont reconnues au moyen de phéromones secrétées seulement par les individus reproducteurs (*effet qualitatif*). La production de la phéromone de chaque reine est positivement corrélée avec son niveau d'activité reproductrice; comme la production d'oeufs, qui va permettre une reconnaissance de la part des ouvrières (*effet quantitatif*). La sélection des reines pour leur exécution par les ouvrières est basée sur leur position dans la hiérarchie de la phéromone, les plus "pauvres" étant attaquées les premières, la plus productive restant intacte.

En résumé, un des facteurs réglant la monogynie chez les fourmis pourrait être lié à un effet quantitatif de phéromones sur les ouvrières. L'idée d'un effet phéromonal d'ordre quantitatif dans les sociétés d'insectes sociaux n'est pas nouvelle. Ainsi certains travaux ont porté sur le déficit en phéromone de reine agissant sur le comportement des ouvrières. Un exemple classique est l'élevage de sexués de remplacement chez les abeilles orphelines, en réponse à la déprivation de la phéromone de la reine, ceci étant un cas extrême.

Pour revenir à cet effet quantitatif chez les fourmis, si la production de la phéromone est liée à la fécondité, la production d'oeufs de chaque reine dans les sociétés doit être substantiellement réduite par rapport aux reines des sociétés monogynes. Une telle relation a pu être mise en évidence chez *S. invicta* (FLETCHER et al., 1980) et existe aussi chez d'autres insectes sociaux (MICHENER, 1964).

Actuellement les problèmes suivants sont en cours d'étude ou sous presse: facteurs influençant la déalation chez les sexués femelles vierges, bases phéromonales de l'exécution des reines par les ouvrières et enfin les oeufs produits par les différents types de sexués.

En ce qui concerne les facteurs influençant la déalation chez les sexués femelles vierges, nous avons pu montrer que les femelles vierges ailées matures, en présence d'ouvrières et de couvain, perdaient beaucoup plus facilement et beaucoup plus rapidement leurs ailes que des sexués femelles vierges isolés. Les recherches entreprises cherchent à connaître la nature du stimulus ainsi que son action.

Grâce à la maniabilité remarquable des colonies de fourmis de feu au laboratoire, nous sommes capables après un orphelinage de 2 à 3 jours d'introduire une reine étrangère qui est, dans environ 9 cas sur 10, acceptée par les ouvrières. Cette particularité nous a permis une série d'expériences servant à savoir sur quelles bases les ouvrières exécutaient une reine, lorsqu'elles sont placées devant un choix comme par exemple reine fondatrice - reine étrangère, reine physogastre - reine non physogastre etc... Nous avons pu montrer qu'après 12 jours passés en compagnie d'une reine étrangère et placées devant le fait de choisir leur propre mère ou cette reine étrangère, dont elles connaissent l'odeur, les ouvrières exécutaient leurs propres mères. Cette expérience démontre l'existence d'un facteur de reconnaissance comme nous l'avions senti précédemment. Bien évidemment lorsque l'on introduit une reine étrangère dans une société possédant sa propre reine fondatrice, les ouvrières exécutent la reine étrangère.

Enfin en ce qui concerne les oeufs produits par les différents types de sexués (reine, reine physogastre, sexué de remplacement, femelle vierge ailée etc...), une petite partie a déjà été présentée récemment (CHERIX et FLETCHER, 1982) relative aux oeufs des reines fondatrices. Ce problème d'apparence secondaire, prend toute son importance lorsque l'on sait qu'il existe une corrélation positive entre le nombre d'oeufs pondus par unité de temps (taux de ponte) et la taille des oeufs (FLETCHER et al., en prép.). Ceci est d'autant plus im-



portant vu que non seulement les sexués de remplacement pondent, mais que VOSS (1981) a montré que les sexués femelles vierges ailés pondent même en présence de la reine, ce qui est le cas chez *Pheidole pallidula* (PASSERA, 1978). Par ce moyen il semble que l'on soit en mesure de caractériser l'état physiologique de chaque type de sexués.

Pour conclure, il semble que les fourmis de feu se prêtent remarquablement bien aux investigations liées à notre problème de base qui est l'existence d'une phéromone modificatrice de type inhibiteur, son mode d'action, sa structure; ce qui devrait nous permettre de comprendre toujours mieux la régulation sociale.

#### Bibliographie

- CHERIX, D. and FLETCHER, D. J. C., 1982. The eggs of founding queens of the imported fire ant. *Proc. IXth Int. Congr. IUSSI*, Boulder (Co) p. 249.
- FLETCHER, D. J. C., BLUM, M. S., WHITT, T. V., TEMPLE, N., 1980. Monogyny and polygyny in the fire ant, *Solenopsis invicta* BUREN. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 73: 658-661.
- FLETCHER, D. J. C. and BLUM, M. S., 1981a. Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science* 212: 73-75.
- FLETCHER, D. J. C. and BLUM, M. S., 1981b. A bioassay technique for an inhibitory primer pheromone of the fire ant *Solenopsis invicta* BUREN. *J. Georgia Entomol. Soc.* 16: 352-356.
- LOFGREN, C. S. BANKS, W. A. and GLANCEY, B. M., 1975. Biology and control of imported fire ants. *Ann. Rev. Entomol.* 20: 1-30.
- MICHENER, C. D., 1964. Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. *Ins. Soc.* 11: 317-341.

- PASSERA, L., 1978. Une nouvelle catégorie d'oeufs alimentaires: les oeufs alimentaires émis par les reines vierges de *Pheidole pallidula* (Nyl.) *Ins. Soc.* 25:117-126.
- PASSERA, L., 1980. La fonction inhibitrice des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* LATR.: rôle des phéromones. *Ins. Soc.* 27: 212-225.
- SIMPSON, J., 1979. The existence and physical properties of pheromones by which worker honeybees recognize queens. *J. Apic. Res.* 18: 233-249.
- TSCHINKEL, W. R. and HOWARD, D. F., 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol* 3: 297-310.
- VOSS, S. H., 1981. Trophic egg production in virgin fire ant queens. *J. Georgia Entomol. Soc.* 16: 437-440.