

PSEUDOGYNES (= SÉCRÉTERGATES) ET RÉPARTITION
DES INDIVIDUS A L'INTÉRIEUR D'UNE FOURMILIÈRE
DE *FORMICA LUGUBRIS* ZETT
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Daniel CHERIX

Musée zoologique, Pl. Riponne, 6, CH-1005 Lausanne

Reçu le 8 avril 1982.

Accepté le 24 mai 1982.

RESUME

Suite à la découverte de nombreuses ouvrières pseudogynes (= secrétergates) dans une colonie polycalique de *Formica lugubris* Zett, l'auteur aborde le problème de la distribution qualitative et quantitative des individus à l'intérieur de la fourmilière.

Les ouvrières sont distribuées en trois groupes, le premier (21 %) pourrait être celui des fourrageuses (« *Aussendiensttiere* ») se tenant dans la partie apicale du nid, il est caractérisé par un faible pourcentage de secrétergates (1 %); les deux autres groupes contenant essentiellement des ouvrières du service intérieur (« *Innendiensttiere* »). Les reines occupent deux zones (intermédiaire et profonde). On constate une augmentation du pourcentage de secrétergates en fonction de la profondeur dans la fourmilière. D'autre part, des mesures de la taille des ouvrières normales et des secrétergates montrent que ces dernières sont significativement plus petites.

SUMMARY

**Pseudogynes (= secretergates) and distribution of individuals inside a nest
of *Formica lugubris* Zett (Hymenoptera, Formicidae)**

Following the discovery of numerous pseudogynes (= secretergates) in a polycalic colony of *Formica lugubris* Zett, the author describes the qualitative and quantitative aspects of the distribution of individuals inside the nest.

Workers are distributed in three clusters, the first (21 %) could consist of foragers, living in the upper part of the nest, and is distinguished by a low percentage of secretergates (1 %). The two others contain mainly domestic workers. Queens inhabit two areas (intermediate and deep). The percentage of secretergates increases with depth in the nest. Measurements of normal workers and secretergates show that the latter are significantly smaller.

INTRODUCTION

La découverte de nombreuses ouvrières pseudogynes parmi les ouvrières de *Formica lugubris* Zett, dans le cadre plus général de l'étude d'une super-colonie de fourmis rousses dans le Jura vaudois (voir GRIS et CHERIX, 1977 ; CHERIX, 1980, 1981 ; CHERIX et BOURNE, 1980), nous a incité à orienter une partie de nos recherches dans cette direction. D'autre part il nous a semblé intéressant d'aborder par la même occasion la répartition des individus à l'intérieur de la fourmilière. Si les travaux de GÖSSWALD (1951) donnent quelques indications sur la répartition des individus à l'intérieur du nid, nous ne possédons guère d'informations quantitatives.

L'existence de pseudogynes chez les fourmis est un phénomène connu depuis fort longtemps (HUBER, 1810 ; FOREL, 1874 ; WHEELER, 1907 ; WASMANN, 1920) et présent chez un grand nombre d'espèces de fourmis. Plus récemment plusieurs travaux ont porté sur les espèces du genre *Formica* (NOVAK, 1948 ; BAUSENWEIN, 1960 ; RONCHETTI, 1961 ; ELTON, 1975, 1977 ; ROSENGREN, 1979).

Considérées par les anciens auteurs (FOREL, loc. cit. ; WHEELER, loc. cit. ; WASMANN, loc. cit.) comme des intercastes entre femelle et ouvrière (d'où leur nom de pseudogynes), ces auteurs supposaient qu'il y avait une relation entre la présence de Coléoptères symphiles (*Lomechusa* sp.) et l'existence de pseudogynes. Le travail de NOVAK (1948) a montré qu'il ne s'agissait pas d'intercastes, mais d'ouvrières possédant des glandes labiales hypertrophiées. Ces glandes paires, situées dans le thorax, augmentent de volume pendant le stade nymphal, alors que le tégument est encore mou et extensible. Le résultat est alors caractérisé par la déformation du mésonotum (voir photos). C'est la raison pour laquelle NOVAK (loc. cit.) suggère d'appeler ces individus *sécrétergates*. Il supposait d'autre part que ce phénomène devait aussi se trouver chez les mâles et les femelles, ce qui fut prouvé par la suite par BAUSENWEIN (1960) chez *F. polyctena* Forst. et *F. rufa* L. (forme polygyne). ELTON (1975) a montré que ces femelles avaient une spermathèque pleine et que leur descendance était formée en grande partie d'ouvrières normales et sécrétergates.

Si les données concernant ces formes particulières sont nombreuses, nous ne connaissons actuellement pas l'origine de ce que certains auteurs considèrent comme une « maladie ». PONSEN (*in* ELTON, 1977) a montré que cette « maladie » n'était pas due à une bactérie, ni à un champignon ou un protozoaire. L'agent pourrait être un virus, mais les preuves formelles manquent toujours à l'heure actuelle.

La durée de vie des sécrétergates est beaucoup plus courte que celle des ouvrières normales chez *F. rufa* et *F. polyctena* (ELTON, 1977) et la grande majorité disparaît peu après l'éclosion. ROSENGREN (1979) a d'autre part

montré que les secrétergates sont beaucoup moins actives en tant que fourrageuses à l'extérieur de la fourmilière (1).

MATERIEL ET METHODES

Répartition des individus à l'intérieur de la fourmilière

Notre choix s'est porté sur une fourmilière secondaire (voir CHERIX, 1980) dont les dimensions étaient les suivantes : hauteur 80 cm (au-dessus du niveau du sol) et — 50 cm (sous le niveau du sol), rayon à la base 60 cm, volume épigé approximatif 890 dm³. En ce qui concerne la structure de la fourmilière, on se reportera au travail de CHERIX (1982). Le démontage de la fourmilière a eu lieu le 9 juin 1979 et il a débuté à 4 h du matin pour les raisons suivantes : les températures nocturnes au début juin dans le Jura sont encore basses (inférieures à 5° C), ce qui a pour conséquence de réduire l'activité des ouvrières hors de la fourmilière. Afin de connaître la répartition des individus à l'intérieur du nid, nous prélevons pour chaque tranche de 10 cm de la fourmilière un échantillon de 2 litres contenant matériel et fourmis ; soit au total 13 échantillons (80 cm + 50 cm = 130 cm, profondeur du nid). Ces échantillons ont été soigneusement analysés : comptages des individus et observations sous binoculaire afin de déterminer les secrétergates.

Récolte des fourrageuses et mesure des individus

Une série de pots de capture ("pitfall traps", CHERIX et BOURNE, 1980) disposés sur le territoire de la super-colonie (prairie et forêt) nous ont permis de récolter plus de 6 600 ouvrières au cours de la saison d'activité en 1979 (juin à décembre). Parmi ces échantillons, 2 groupes de 80 ouvrières (normales et secrétergates) chacun ont été prélevés et mesurés (largeur de la tête et longueur du scape) à l'aide d'un measuroscope Nikon (précision 1/1 000 mm). Les figures 1A et 1B au microscope à balayage ont été réalisées au Centre de Microscopie électronique de l'Université de Lausanne sur un appareil Jeol SEM 35.

RESULTATS

Distribution des individus à l'intérieur de la fourmilière

La distribution des individus à l'intérieur de la fourmilière (13 échantillons) se trouve dans le *tableau 1* et la *figure 2*. Nous remarquons trois pics pour les ouvrières ; le premier situé près du sommet entre 60 et 70 cm (16 % de l'ensemble des échantillons), le deuxième entre 10 et 20 cm (15,5 %), et le troisième sous la surface du sol entre — 20 et — 30 cm (23 %). En ce qui concerne la répartition des reines, nous ne trouvons que deux pics correspondant aux deux derniers pics observés pour les ouvrières. Il est important

(1) Lors de la rédaction de ce travail, nous n'avions pas encore connaissance du travail d'ESPADALER et RIASOL. ESPADALER GELABERT X. et RIASOL BOIXART J.M., 1981 : *Rev. Ibérica Parasitol.*, 41, 539-549.



FIG. 1 A

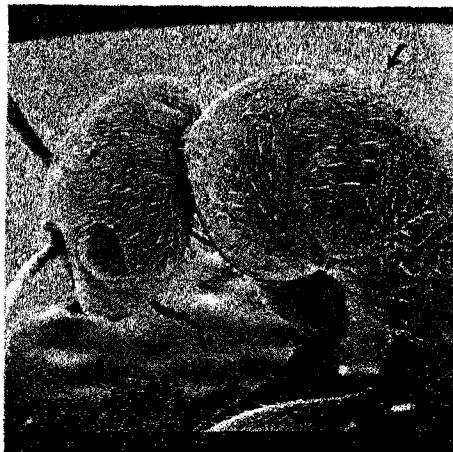


FIG. 1 B

Fig. 1 A et 1 B. — Photos en microscopie électronique à balayage du thorax d'une ouvrière normale et d'une sécrétergater de *Formica lugubris* (60 x).

Fig. 1 A and 1 B. — Scanning electron microscopy of the thorax of a normal worker and a secretergater of *Formica lugubris* (60 x).

de remarquer (*tableau 1*) que nous n'avons trouvé des œufs qu'au niveau du premier pic des reines (10 à 20 cm). Précisons que ces œufs sont des œufs de sexués car à cette époque, dans le Jura (début juin), la production d'ouvrières n'a pas encore débuté (voir phénologie de *F. lugubris*, CHERIX, 1980). Si l'on considère maintenant le pourcentage de sécrétergates, nous remarquons qu'il représente 10 % environ du nombre total d'ouvrières recensées, mais le point important réside dans l'augmentation de la proportion de sécrétergates en fonction de la profondeur.

Pourcentage de sécrétergates parmi les fourrageuses

Le pourcentage de sécrétergates trouvées parmi les échantillons récoltés dans les pots de capture (huit échantillons) ne dépasse guère 1 % pendant la période d'activité maximale (juin à août) et diminue en fin de saison. D'autre part il n'y a pas de différence significative entre les pourcentages de sécrétergates récoltées en prairie ou en forêt.

Taille des individus

Les mesures effectuées sur les ouvrières normales et les sécrétergates ont été reportées dans la *figure 3*. Les tests de *t* et de *F* permettent de confirmer l'impression qui se dégage de cette figure : les *sécrétergates* ont une taille significativement *inférieure* à celle des ouvrières normales.

Tableau I. — Répartition de la population à l'intérieur de la fourmilière d'après l'analyse des échantillons de 2 l prélevés tous les 10 cm.

Table I. — Distribution of the population inside the nest according to the analysis of the 2 l samples collected every 10 cm.

Echan- tillon N°	Profon- deur (en cm)	Nbre total d'ou- vrières	%	Nbre total de pseudo- gynes	%	Nbre de reines	Pré- sence d'œufs
1	80 - 70	38	0,2	—	—	—	—
2	70 - 60	2 745	15,9	32	1,2	—	—
3	60 - 50	872	5,1	12	1,4	—	—
4	50 - 40	909	5,3	22	2,4	2	+
5	40 - 30	569	3,3	35	6,3	4	—
6	30 - 20	324	1,9	30	9,3	6	+
7	20 - 10	2 837	16,5	237	9,1	85	++++
8	10 - 0	1 113	6,5	137	12,3	5	+
9	0 - — 10	531	3,1	94	17,7	4	—
10	— 10 - — 20	925	5,4	179	19,4	8	—
11	— 20 - — 30	3 939	22,9	642	16,3	46	—
12	— 30 - — 40	759	4,4	99	13,0	26	—
13	— 40 - — 50	1 635	9,5	213	13,0	26	—
Totaux	-	17 196	100,0	1 732	10,0	212	—

DISCUSSION

Bien que les résultats relatifs à la répartition des individus dans la fourmilière ne se rapportent qu'à une seule fourmilière et représentent la situation à une époque particulière (début juin), ils permettent toutefois d'apporter, dans le cas particulier de *F. lugubris*, quelques informations utiles. On peut se demander si les 30 premiers centimètres de la partie apicale du nid, contenant environ 21 % du nombre total d'ouvrières récoltées, ne seraient pas constitués par les fourrageuses. Tout d'abord, à l'appui de cette hypothèse, ces échantillons ne contiennent pas de reines ni de couvain (à cette époque uniquement des œufs). D'autre part la structure particulière du nid (CHERIX, 1982) n'autorise la sortie des fourrageuses que dans la partie supérieure. En effet nous avons pu mettre en évidence une couronne de tourbe débutant à 50 cm et se terminant sous la surface du sol ; cette tourbe compacte assurant une protection mécanique et thermique n'est pas parcourue de galeries, ni de sorties, ceci obligeant les ouvrières à sortir dans la partie apicale de la fourmilière. On peut penser dès lors, que la forte concentration d'ouvrières

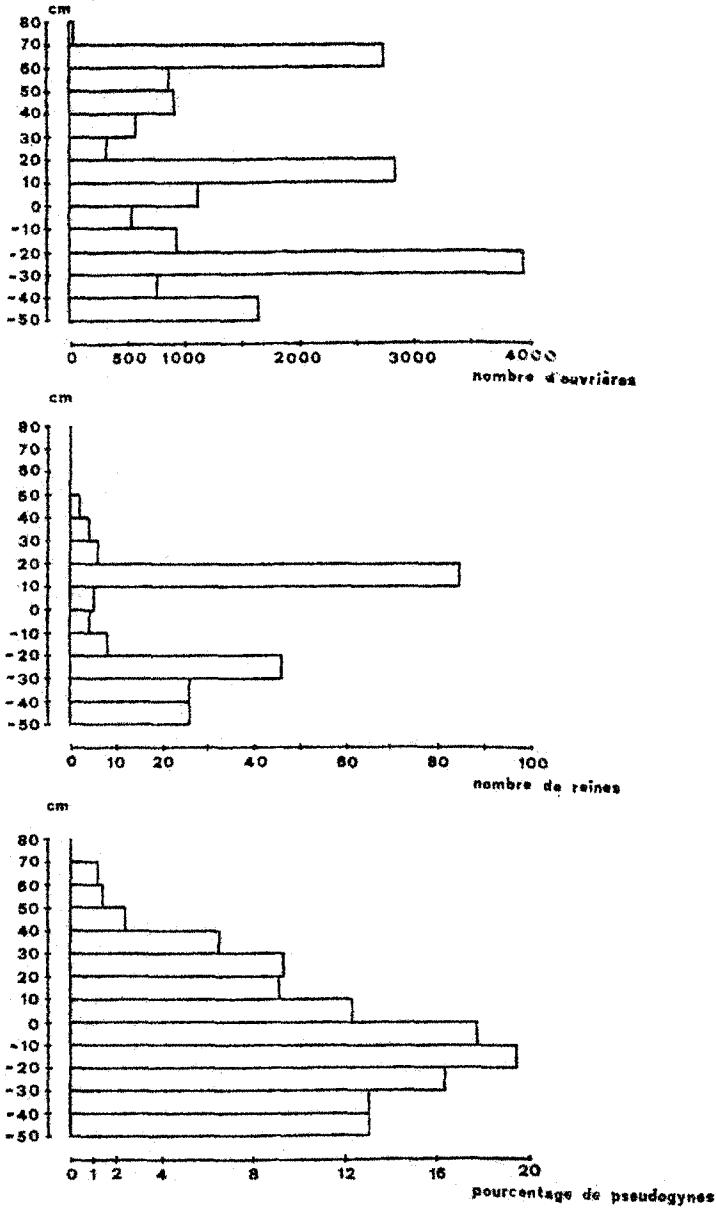


Fig. 2. — Distribution des ouvrières et des reines à l'intérieur de la fourmilière et variations du pourcentage des secrétergates en fonction de la profondeur.

Fig. 2. — Distribution of workers and queens inside the nest and percentage's variations of the secrétergates connected with depth.

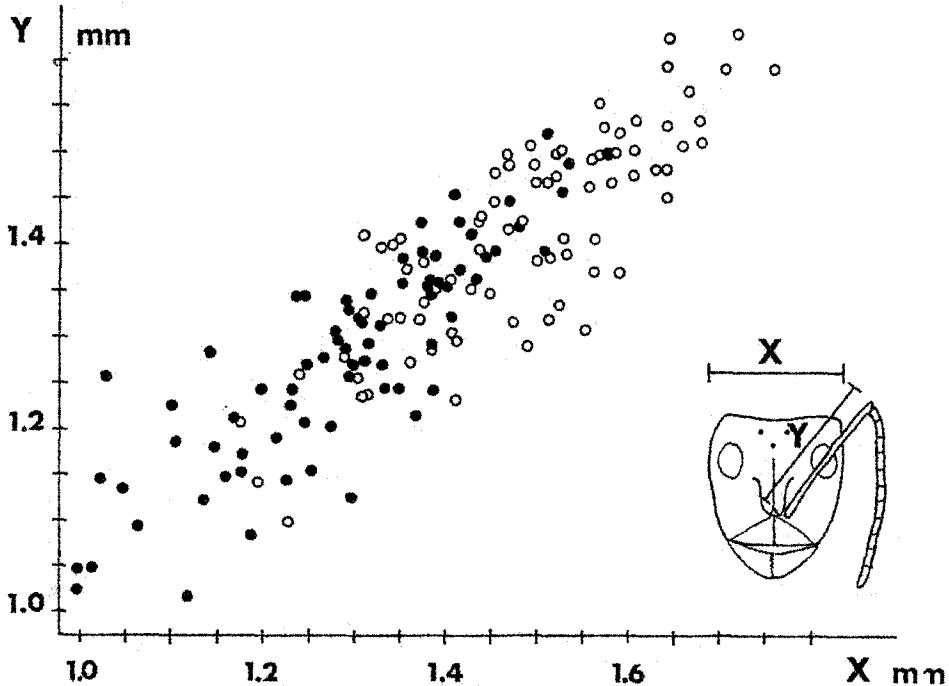


Fig. 3. — Largeur de la tête des ouvrières (X) en fonction de la longueur du scape (Y),
○ ouvrières normales, ● sécrétergates.

Fig. 3. — Width of the head of workers (X) in relation to the length of the scape (Y),
○ normal workers, ● secretergates.

dans cette zone est en relation directe avec les fourrageuses. ZAKHAROV (1976) trouve que les fourrageuses ne représentent guère plus de 13 % chez *Formica exsecta*, *F. rufa* et *Cataglyphis aenescens*. Dans le travail de KRUK-DE-BRYUN *et al.* (1977) basé sur de nombreuses observations en laboratoire et sur le terrain, les auteurs avancent le chiffre de 23% chez *F. polyctena*. Par conséquent nous pouvons penser que le chiffre avancé de 21 % pour *F. lugubris* n'est pas dénué de sens. Nous verrons que ce point pourra être partiellement confirmé lorsque l'on considère les sécrétergates.

Si l'on se penche sur la répartition des reines, plusieurs points importants sont à soulever. Tout d'abord, toutes les reines ne sont pas groupées. De plus lors de l'excavation de la fourmilière nous avons trouvé quelques reines partiellement physogastres dans la première moitié des échantillons (numéros 4 à 8, *tableau 1*). Ceci semble indiquer que toutes les reines ne pondent pas en même temps. Il est d'autant plus frappant de constater que nous n'avons

pas trouvé de reines physogastres dans les zones profondes de la fourmilière, ce qui pourrait faire supposer qu'une partie seulement des reines seraient engagées dans la production des sexués.

Nos données relatives aux sécrétergates montrent que leur présence dans les couches supérieures est faible (1 à 2 %), ce qui est aussi confirmé par ROSENGREN (1979) chez *F. aquilonia*. En effet, dans les échantillons prélevés à la surface, ROSENGREN (loc. cit.) trouve 0,6 à 2,7 % contre 7 à 8 % pour les échantillons provenant du niveau du sol. Dans ce même travail, il montre que les sécrétergates fourragent beaucoup moins que les ouvrières normales. C'est ce que nous avons vérifié indirectement avec les pots de capture où la proportion de sécrétergates ne dépasse guère 1 %. Ainsi nous retrouvons une proportion similaire de sécrétergates parmi les fourrageuses ainsi que dans les zones apicales de la fourmilière considérée, ce qui vient étayer l'hypothèse énoncée précédemment selon laquelle les fourrageuses se tiendraient dans les zones apicales.

Nous ne savons actuellement pas grand-chose de l'influence de l'hypertrophie des glandes labiales sur le comportement des ouvrières, mais la réduction de la taille est un facteur non négligeable. Bien que remise en question par certains auteurs, la taille des ouvrières chez *Formica yessensis* (HIGASHI, 1974) a une nette influence sur le polyéthisme. D'autre part OTTO (1958) et DOBRZANSKA (1959) ont montré l'existence d'un gradient d'activité en relation avec la taille des ouvrières chez *F. polyctena* et *F. sanguinea*. D'une manière générale, les petites ouvrières semblent être le plus souvent nourrices, les grandes étant pourvoyeuses (BRIAN, 1974). Cette corrélation entre taille et type d'activité est très marquée chez les espèces à fort polymorphisme (KILL, 1934). Par conséquent, la grande proportion de sécrétergates trouvées dans les couches profondes de la fourmilière serait partiellement expliquée ; ces individus appartenant préférentiellement au service intérieur.

Selon ELTON (1977), la durée de vie des sécrétergates est très courte (quelques mois), ceci ne semble pas être le cas chez *F. lugubris*. Le démontage de la fourmilière ayant eu lieu au mois de juin, soit avant toute production d'ouvrières, force nous est d'admettre que les plus jeunes ouvrières trouvées à ce moment-là sont âgées d'au moins 9 mois (voir aussi CHERIX et ROSENGREN, 1980). Bien que l'on remarque une diminution du pourcentage de sécrétergates dans les pots de capture en fin de saison d'activité, il est correct de penser que cette diminution est plus liée à une diminution générale de l'activité qu'à une mortalité élevée (CHERIX, 1981).

Enfin, vu sous l'angle épidémiologique, ROSENGREN (1979) considère la pseudogynie comme la « maladie des colonies polycaliques » ; la principale raison résidant dans les échanges intenses existant dans les colonies polycaliques, échanges de nature trophallactique, ou encore d'individus, ce qui augmente singulièrement les chances de dispersion, ce que nous avons pu constater en prélevant des échantillons sur de nombreuses fourmilières.

REMERCIEMENTS. — Mes remerciements s'adressent tout particulièrement au Professeur P. GOELDIN (Lausanne) et au Docteur C. BARONI-URBANI (Bâle) pour leurs conseils, à Mlle F. BESANÇON (Lausanne) et au Centre de Microscopie électronique de l'Université de Lausanne pour les photos au microscope à balayage.

Bibliographie

- BAUSENWEIN F., 1960. — Untersuchungen über sekretorische Drüsen des Kopf- und Brutabschnittes in der *Formica rufa* - Gruppe. *Acta Soc. Ent. Cechosl.*, 57, 31-57.
- BRIAN M.V., 1974. — Brood rearing behaviour in small cultures of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, 22, 879-889.
- CHERIX D., 1980. — Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Ins. Soc.*, 27, 226-236.
- CHERIX D., 1981. — Contribution à la biologie et à l'écologie de *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidæ). Le problème des super-colonies. Thèse (non publiée), Université de Lausanne, 212 p., 57 tables, 88 figures.
- CHERIX D., 1982. — Structure de la fourmière de *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidæ). *Bull. Romand. Ent.*, 1, 71-77.
- CHERIX D., BOURNE J.D., 1980. — A field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory Arthropodes (Spiders, Harvestmen and Ants). *Rev. Suisse Zool.*, 87, 973-995.
- CHERIX D., ROSENGREN R., 1980. — Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura suisse, par la méthode de coloration au spray. *C.R. U.I.E.I.S. sc't française*, Lausanne, 7-8 sept. 1979, 61-69.
- DOBZANSKA J., 1959. — Studies on the division of labour in ants genus *Formica*. *Acta Biol. Exp. Varsovie*, 19, 57-81.
- ELTON E.T.G., 1975. — Females of *Formica rufa* L. (Hym., Formicidæ) with enlarged labial glands. *Ins. Soc.*, 22, 405-414.
- ELTON E.T.G., 1977. — On a disease of the labial glands in *Formica rufa* L. and *F. polyctena* Först. (Hym., Formicidæ). *Proc. VIIIth Int. Congr. I.U.S.S.I.*, Wageningen, 138-139.
- FOREL A., 1874. — *Les fourmis de la Suisse*, Zurich, 452 p.
- GOESSWALD K., 1951. — *Die rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene*, Metta Kinau Verlag, Lüneburg, 160 p.
- GRIS G., CHERIX D., 1977. — Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 50, 249-250.
- HIGASHI S., 1974. — Worker polyethism with body size in a polydomous red wood ant *Formica yessensis* Forel. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.*, 19, 695-705.
- HUBER P., 1810. — *Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes*, Paris et Genève, 328 p.
- KIIL V., 1934. — Untersuchungen über Arbeitsteilung bei Ameisen (*Formica rufa* L., *Camponotus herculeanus* L. und *C. ligniperda* Latr.). *Biol. Zentralblatt*, 54, 114-146.
- KRUK de BRUYN M., ROEST L.C.M., DRAISMA F.G.A.M., 1977. — Estimates on the number of foraging ants with the Lincoln index method in relation to the colony size of *Formica polyctena*. *J. Anim. Ecol.*, 46, 457-470.
- NOVAK V., 1948. — On the question of the origin of pathological creatures (pseudogynes) in ants of the genus *Formica*. *Acta Soc. Zool. Cechoslov.*, 12, 97-131.
- OTTO D., 1958. — Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss.*, 30, Akademikverlag Berlin, 166 p.
- RONCHETTI G., 1961. — Secretergati in popolazioni di formiche del gruppo *Formica rufa*. *Collana Verde*, 7, 61-74.
- ROSENGREN R., 1979. — Labialkörtel-syndromet som "epidemi" i en tät stackpopulation av *Formica aquilonia* (Hym., Formicidæ). *Memoranda Soc. Fauna, Flora Fennica*, 55, 73-84.
- WASMANN E., 1920. — *Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme*, Verlag von Gebrüder Bornträger, Berlin, 176 p.
- WHEELER W.M., 1907. — The polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 23, 1-93.
- ZAKHAROV A.A., 1976. — The use of the method of complete samples in Myrmecology. *Pedobiologia*, 16, 418-424.