

LES LARVES A EXPANSIONS LATÉRALES DE CREMATOGASTER (ACROCOELIA)
SCUTELLARIS (OLIVIER) (HYM. FORMICIDAE).

par

Janine CASEVITZ-WEULERSSE

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée,
45 rue Buffon, F-75005 Paris

Résumé: Les larves de Crematogaster scutellaris (Ol.) se présentent, aux stades deux et trois, sous deux formes possibles: l'une semblable à celle des larves de toutes les Crematogaster, l'autre caractérisée par la présence de 5 à 7 paires d'expansions latérales plus ou moins développées. La forme, la nature des expansions, les facteurs agissant sur leur apparition et leur rôle sont étudiés. Une hypothèse est proposée: ces larves représenteraient le "stock" de larves susceptibles de devenir des reines. Les expansions seraient des organes d'exsudation et (ou) des dispositifs facilitant l'accroissement important des larves de reines au cours du troisième et dernier stade.

Mots-clés: Formicidae, Larves à expansions latérales, Crematogaster.

Summary: Larvae with lateral dilatations in Crematogaster (Acrocoelia) scutellaris (Olivier) (Hym. Formicidae)

Larval development in the species Cr. scutellaris (Ol.) is carried out in three stages for the worker, the queen and the male (CASEVITZ-WEULERSSE, 1983). The second and the third stages are able to take the typical form of Crematogastrini larvae (WHEELER and WHEELER, 1952; 1960) or a very unusual form in which 5 to 7 pairs of more or less well-developed lateral dilatations are shown. No particular structure (glandular or excretory) was observed with a light microscope in morphological and histological studies. With a scanning microscope a pore can sometimes be seen at the top of some of the dilatations. Rearing experiments proved that these dilatations may appear at the second stage and perhaps at the third stage. Once the larvae have acquired the dilatations, they keep them until pupation; they never return to the "normal" form. They all seem to be females. No male larvae were ever found with dilatations. All these special larvae received as much food as the others. Several samples were collected in the field from nests having the same size and also from artificial nests during a nine-month period between January and September. The percentage of larvae with dilatations is nearly null in January; 48% at the beginning of the active period at the end of February; 34% during the period of intensive sexual brood-rearing at the end of June and during July; less than 20% in September after the emergence of males and queens. The following hypothesis is proposed: these larvae are so abundantly fed that they acquire dilatations which may be compared to the special organs named "exudatoria" by WHEELER, (1913) (cf. EIDMANN, 1926); these larvae may represent a "stock" of future queens. The mechanism of formation of the dilatations as well as the factors that influence the choice of the larvae

that will be abundantly fed are as yet unknown.

Key-words: *Formicidae*, *Crematogaster*, larvae with lateral dilatations.

Crematogaster scutellaris effectue son développement larvaire en trois stades, qu'il s'agisse de l'ouvrière, de la femelle sexuée ou du mâle (CASEVITZ-WEULERSSE, 1983). Les larves peuvent avoir la morphologie typique des larves de *Crematogaster*, décrite par WHEELER et WHEELER (1952; 1960) ou bien une forme tout à fait inhabituelle: elles portent sur les flancs des expansions ou mamelons pairs. SEURAT (1900) puis EIDMANN (1926) ont attribué cette forme particulière au "stade âgé", le dernier stade avant la nymphose. Au cours de l'étude biométrique effectuée pour déterminer le nombre de stades larvaires, nous avons constaté que si le premier stade se présente toujours sous le même aspect simple, par contre les deuxième et troisième stades se présentent sous l'une ou l'autre forme. Dans les nids on peut trouver soit les deux types de larves en proportions variables, soit seulement la forme classique. Il ne s'agit donc pas du dernier stade larvaire mais de l'un des aspects que peuvent prendre les stades deux et trois.

Cet aspect représente-t-il une étape transitoire dans le développement des larves? Dans quelles conditions apparaissent les expansions, ont-elles une fonction particulière? Une première série d'observations ne prétend pas donner de réponses définitives mais permet déjà d'écarter quelques hypothèses envisagées à propos de ces larves peu ordinaires chez les Fourmis.

Les larves à expansions ont une forme générale subcylindrique presque droite (fig. 1a) ou au contraire ramassée "en soucoupe" (fig. 1b). Elles portent sur les flancs cinq à sept paires de mamelons plus ou moins allongés. Les plus développés se situent au niveau des premiers segments abdominaux; le prothorax et les derniers segments abdominaux en sont dépourvus. Ces mamelons sont tantôt d'un blanc laiteux et apparaissent comme des prolongements du corps, tantôt presque transparents et semblent remplis d'un liquide clair. Proportionnellement au corps de la larve les expansions paraissent plus développées chez des larves de stade deux ou de stade trois jeunes que chez des larves de stade trois âgées ou prénymphe. En particulier, chez les prénymphe de reines qui ont subi un accroissement important (sans mue supplémentaire) par rapport aux prénymphe d'ouvrières (8 mm de long pour la prénymphe de reine, 4 à 4,5 mm pour celle de l'ouvrière), les mamelons sont presque invisibles et ont la forme de petites papilles (fig 2); tout se passe comme si ces expansions ne grossissaient pas en même temps que le corps de l'animal. Les larves de mâles ne semblent pas porter d'expansions. Ce point reste à préciser. Il est en effet très difficile de distinguer les larves mâles avant la fin du troisième stade et, dans les nids, on trouve plus fréquemment des nymphes que des prénymphe mâles. Le stade trois mâle serait peut être très court.

Au microscope optique, sur des larves montées *in toto* après avoir été tuées à l'alcool chaud, potassées et colorées au noir chlorazol, on observe souvent des épaisissements sombres, comme des verrues disposées irrégulièrement à la surface des expansions.

Des coupes histologiques longitudinales de 7 microns d'épaisseur n'ont rien montré de bien particulier. On observe cependant au niveau des expansions un décollement entre la cuticule et l'épiderme et ce dernier présente à leur base des cellules plus grandes que dans les autres régions (fig. 3).

Au microscope électronique à balayage, sur des larves tuées à l'alcool chaud, nettoyées, déshydratées et passées au point critique avant métallisation, nous avons parfois observé la présence d'un pore à l'extrémité de quelques expansions. Des pores sont également visibles sur les flancs de larves simples. Mais il n'en a pas été vu sur toutes les larves étudiées (une trentaine).

En conclusion de ces premières observations, jusqu'à maintenant aucun signe morphologique ou anatomique précis d'une activité sécrétrice ou excrétrice n'a été trouvé au niveau de ces expansions.

Nous avons pensé que les formes à expansions pouvaient correspondre à une phase particulière des stades deux et trois: être une forme transitoire prise par les larves au cours de leur développement ou bien être l'indication d'une pause avec arrêt de nutrition, en rapport avec la mue. Nous avons réalisé quelques expériences pour tester ces deux hypothèses. Des larves des deux sortes sont installées en élevage avec des ouvrières en nombre suffisant (chez *Cr. scutellaris*, il faut environ 200 ouvrières pour assurer le développement de 30 à 40 larves). Les individus utilisés sont issus d'une colonie prélevée juste avant le début des expériences au mois de février, époque de la reprise d'activité chez cette espèce. Ouvrières et larves sont placées dans des nids en tubes de verre type Plateaux-Chauvin, à la température du laboratoire (20°C) avec lumière naturelle et nourries de *Drosophiles* congelées, d'oeufs d'*Ephesia* et de boulettes de miel mélangé à du sable fin.

Si l'on élève trente à quarante larves sans expansions de stades deux et trois dans ces conditions, au bout d'un mois et demi environ, quelques larves à expansions apparaissent dans les élevages. Par exemple: -lot A: sur 30 larves, 2 disparues, 2 de stade trois avec expansions- lot B: sur 35 larves, 1 disparue, 5 larves à expansions (4 de stade deux et 1 de stade trois). Si l'on n'élève que des larves de stade deux il semblerait que l'on obtienne un plus grand pourcentage de larves à expansions dans un même temps.

A partir de lots ne renfermant que des larves à expansions de stades deux et trois ou de stade deux seul, non seulement on n'obtient pas de larves à forme simple mais il y a une très forte mortalité dans les élevages et les larves survivantes ne sont pas en bon état. En nourrissant des groupes de larves mixtes (larves simples et larves à expansions) avec du miel coloré au rouge neutre, nous constatons que les deux sortes de larves sont nourries. En effet, chez toutes, le tube digestif est coloré en rose vif. Ces diverses expériences montrent d'une part qu'une fois acquise la forme à expansions, les larves ne reprennent pas une forme simple et continuent leur développement

Figure 1a- Larve "en soucoupe" photographiée vivante au photomacroscope Wild M400 en face ventrale (photo J. Legrand) (t = tête; e = expansions).

Figure 1b- Larve droite photographiée vivante au photomacroscope Wild M400 en face ventrale (photo J. Legrand) (t = tête; e = expansions).

fig 1a

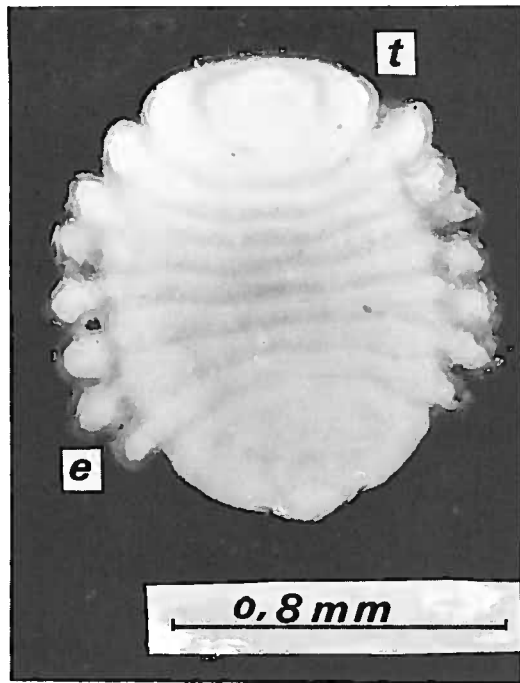
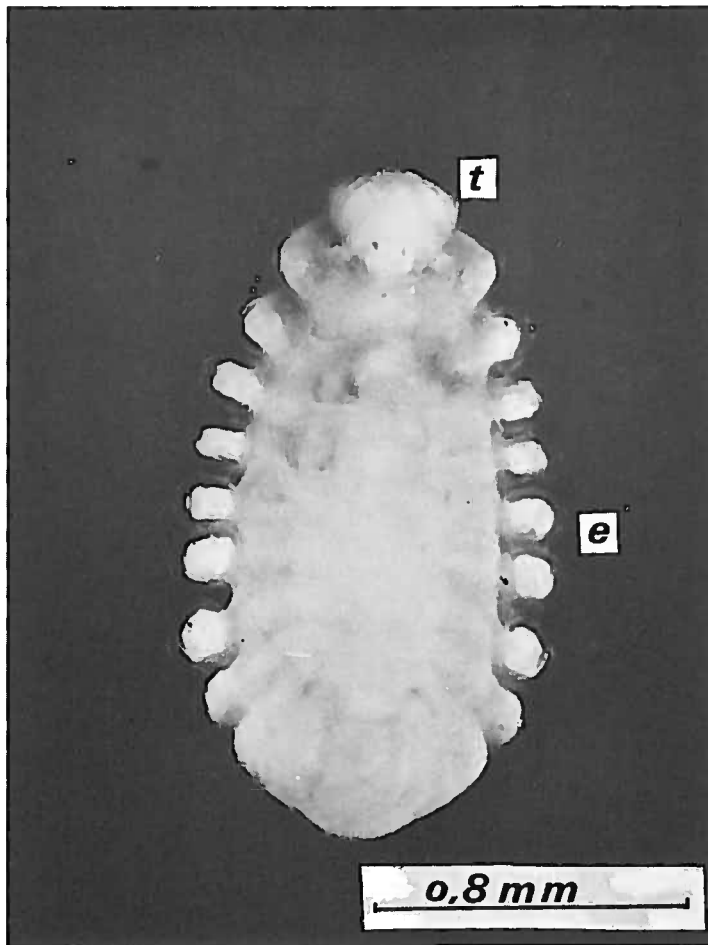


fig 1b





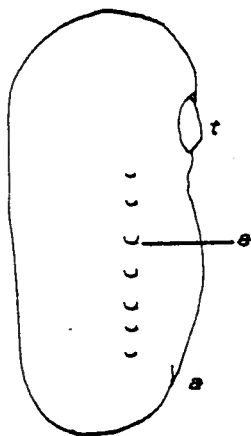


Figure 2 - Schéma d'une prénymphe d'ouvrière de profil. Les expansions latérales prennent ici l'allure de mamelons (t = tête; e = mamelons; a = anus).

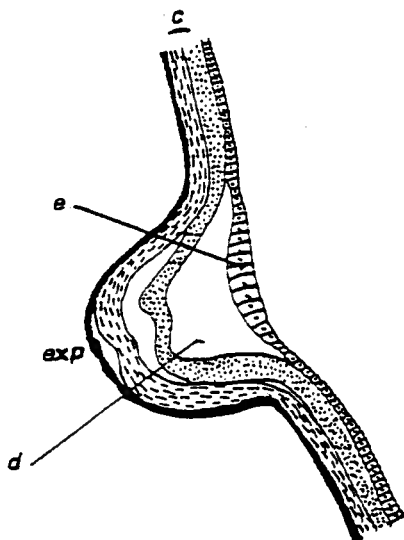


Figure 3- Schéma d'une coupe longitudinale au niveau d'une expansion latérale (c = les trois couches de la cuticule; e = épiderme dont les cellules sont plus grandes à la base de l'expansion; d = décollement des trois couches de la cuticule; exp. = expansion latérale).

sous la forme à expansions jusqu'à la nymphose et d'autre part que ces larves sont nourries comme les autres.

Des échantillons de larves ont été prélevés dans des lieux variés à diverses périodes de l'année: quinze prélèvements ont été effectués de janvier à fin septembre dans des nids à peu près de la même taille (plusieurs milliers d'individus). Une première étude de ces échantillons a montré

-1) un pourcentage de larves à expansions différent selon l'époque considérée; par exemple, dans trois nids installés sur des chênes-liège (Bagnols-en-Forêt): -en janvier 1% (nombre de larves constituant l'échantillon = 600); -à la fin de février au moment de la reprise de l'activité 48% (n = 1358 larves); -à la fin juin et en juillet, en pleine période d'activité et de préparation des sexués 34% (n = 398);

-2) un pourcentage de moins de 20% de larves à expansions dans des populations provenant de lieux divers mais toutes prélevées en septembre, les sexués étant prêts à essaimer ou même ayant déjà quitté le nid. C'est un moment où il se produit une pause dans l'activité de *Cr. scutellaris*. Les colonies de récolte se déploient toujours comme en plein été mais dans le nid la reine ne pond plus et le couvain n'est plus représenté que par des larves, de stade deux et trois. Un peu plus tard, en octobre ou novembre, la majorité du couvain est sous la forme de prénymphe ou de nymphes qui éclosent avant l'hiver.

Des analyses de prélèvements effectués dans de jeunes colonies - c'est à dire dans des colonies peu développées comportant seulement quelques centaines d'ouvrières de très petite taille mais un couvain abondant - et l'observation de fondations, au laboratoire, montrent qu'il est exceptionnel de trouver des larves à expansion dans les jeunes nids. La proportion de larves à expansions présentes dans le nid serait donc en rapport d'une part avec la période du cycle annuel d'activité envisagée. d'autre part avec l'âge de la société.

Nous ajouterons que, chez une *Acrocoelia* méditerranéenne, *Cr. auberti* Emery, très proche de *Cr. scutellaris* d'un point de vue morphologique, mais de biologie et de comportement très différents, on ne rencontre pas de larves à expansions. Une autre *Acrocoelia*, africaine, *Cr. rivali* v. *luctuosa* Menozzi, présente des larves à expansions décrites par MENOZZI (1930). Mais les structures observées par celui-ci ne se retrouvent pas chez *Cr. scutellaris*. Dans d'autres sous-genres africains, *Atopogyne* et *Oxygyna*, DELAGE-DARCHEN a trouvé des espèces possédant des larves à expansions plus développées qui n'ont pas encore été étudiées.

Des quelques observations exposées ci-dessus que conclure? Les larves à expansions ne sont pas des larves en diapause. Elles sont bien nourries. Elles abondent dans les grands nids à l'époque où l'activité est la plus intense. L'hypothèse d'une sécrétion quelconque au niveau des expansions apparaît peu probable. Par contre l'hypothèse d'EIDMANN (op.cit.) qui suppose que ces expansions peuvent avoir une fonction excrétrice est intéressante bien que la réalité de cette excrétion n'ait pu encore être mise en évidence. Nous avons vu plusieurs fois,

au laboratoire, des ouvrières saisir ces larves et lécher (nettoyer?) successivement chaque expansion. EIDMANN compare ces formations aux organes d'exsudation de certaines fourmis, les "exsudatoria" comme les nomme WHEELER (1918). En tout cas, la présence d'un liquide qui remplit parfois les expansions donne aux larves un aspect turgescents. Il pourrait donc s'agir de larves gavées et une autre hypothèse est proposée, qui ne va pas à l'encontre de celle d'EIDMANN s'il est confirmé ultérieurement que seules les larves femelles présentent des expansions, on peut alors supposer qu'il s'agit d'un "stock" de larves "choisies" par les ouvrières pour devenir des reines et donc particulièrement bien nourries; les expansions, de plus, faciliteraient la distension subie par le tégument de la larve de reine au cours de la croissance du dernier stade; en admettant qu'il s'agisse bien du "stock" de futures reines, certaines seulement donneront des reines, les autres s'arrêtant en chemin et devenant des ouvrières.*

Il resterait encore 1) à préciser comment et quand apparaissent les expansions latérales, aux stades deux et trois ou bien seulement au stade deux; 2) à expliquer comment se fait la sélection des larves et comment se détermine ensuite le devenir particulier de chaque larve à expansions latérales, reine ou ouvrière.

* Cette hypothèse doit beaucoup à L. Plateaux que je remercie pour ses suggestions.

Références

- CASEVITZ-WEULERSSE J., 1983.- Les larves de *Crematogaster (Acrococelia) scutellaris* (Olivier) (Hymenoptera-Formicidae). *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 88, 258-257.
- EIDMANN H., 1926.- Die Ameisenfauna der Balearen. *Z. Morph. Okol. Tiere.*, 6, 694-742.
- MENOZZI C., 1930.- Formiche della Somalia italiana meridionale. *Soc. entomol. ital.*, 9, 76-130.
- SEURAT L.G., 1900.- Observations biologiques sur les parasites des Chênes de la Tunisie. *Ann. Sci. nat. Zool.* 8ème série, 11, 1-34.
- WHEELER G.C., WHEELER J., 1952.- The ant larvae of the myrmicine tribe *Crematogastrini*. *J. Washington Acad. Sci.*, 42, 248-262.
- WHEELER G.C., WHEELER J., 1960.- The ant larvae of the subfamily Myrmicinae. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 53, 98-110.
- WHEELER W.M., 1918.- A study of some ant larvae, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among insects. *Proc. Amer. phil. Soc.*, 57, 293-343.