

Moignons alaires et morphologie thoracique chez l'ouvrière de la fourmi *Diacamma australe* (Fabricius) (Hym. Formicidae Ponerinae)

par Jacques BITSCH (*) et Christian PEETERS (**)

(*) Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier,
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

(**) Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture,
Nagoya University, Chikusa, Nagoya 464, Japan¹

Summary. — A description and morphological interpretation of exo- and endoskeletal structures of the worker's thorax of the ponerine ant *Diacamma australe* is given, with particular emphasis on the minute appendages which represent vestigial mesothoracic wings.

Diverses espèces d'Hyménoptères appartenant à des familles variées présentent une réduction plus ou moins poussée des ailes, généralement limitée à l'un des sexes. Chez les Formicidae l'aptérisme est de règle chez les ouvrières, alors que les sexués sont ailés. Pourtant il existe quelques exceptions, par exemple l'existence de reines subaptères ou aptères dans certaines espèces du genre *Monomorium* (TULLOCH, 1930 ; BOLTON, 1986). Le cas des Fourmis du genre *Diacamma* est particulier, du fait de l'absence de reine dans les colonies ; mais toutes les ouvrières, lors de leur émergence des cocons, sont pourvues de minuscules appendices thoraciques, cités pour la première fois par TULLOCH (1934) et considérés par lui comme des ailes vestigiales. Des observations biologiques déjà anciennes (WHEELER et CHAPMAN, 1922) ont montré que certaines ouvrières de *D. rugosum* pouvaient être inséminées et pondre des œufs, se substituant ainsi, fonctionnellement, aux reines. Les études récentes de PEETERS et HIGASHI (1989) sur l'espèce australienne *D. australe* ont confirmé ces faits et montré en outre qu'il existe dans chaque colonie une seule ouvrière pourvue de moignons alaires. Cette ouvrière sectionne les moignons alaires des jeunes ouvrières au fur et à mesure de leur émergence ; elle est toujours inséminée et pondreuse, tandis que les fourmis mutilées ne sont jamais inséminées. La section des moignons alaires a un effet sur le comportement de la victime, dont l'agressivité disparaît. PEETERS et BILLEN (1991) montrent en outre que les moignons alaires renferment de nombreuses glandes exocrines pourvues de canalicules, qui débouchent sur la face externe des appendices par autant de petits pores.

Le présent article fournit une description du thorax de l'ouvrière de *Diacamma australe* et propose une interprétation morphologique des différentes pièces qui le constituent. Il précise notamment la position des appendices rudimentaires et cherche à connaître leur valeur morphologique.

(¹) Adresse actuelle : Zoologisches Institut der Universität, Röntgenring 10, 8700 Würzburg, Allemagne.

MATÉRIEL BIOLOGIQUE ET MÉTHODES

Les ouvrières de *D. australe* ont été récoltées en novembre 1987 près de Townsville, au nord du Queensland (Australie), puis conservées dans l'éthanol. L'étude du squelette thoracique a été réalisée sur les échantillons préalablement traités par une solution de potasse, puis, selon les cas, sectionnés suivant un plan sagittal ou un plan horizontal, avant d'être examinés à la loupe binoculaire ou au microscope optique. Le tégument dépigmenté de jeunes ouvrières sorties des cocons a nécessité une coloration de la cuticule par le noir chlorazol, selon la méthode de CARAYON (1969). Les dessins ont été effectués à l'aide de tubes à dessiner Wild montés sur le binoculaire ou sur le microscope. Les micrographies ont été réalisées à l'aide d'un microscope électronique à balayage Cambridge 360.

OBSERVATIONS ET INTERPRÉTATIONS

Les observations portent sur les formations squelettiques (exo- et endosquelettiques) du thorax de *D. australe*. Comme chez toutes les formes aptères ou microptères, le thorax a subi de fortes modifications par rapport à celui de formes ailées, rendant délicate l'interprétation morphologique de divers sclérites, surtout ceux de la région tergale. En l'absence d'une étude détaillée de la musculature, qui fournirait des données très utiles à cet égard, nous avons fait appel à l'anatomie comparée des Formicidae ou même, de façon plus générale, des Hyménoptères.

Plusieurs auteurs anciens ont fait connaître la morphologie thoracique des Formicidae, mais c'est surtout l'étude remarquablement précise de JANET (1898) sur la reine de *Myrmica rubra* qui peut servir de point de départ à une comparaison. L'ouvrage classique de SNODGRASS (1910), étendu à de nombreuses familles d'Hyménoptères, considère en particulier le thorax de l'ouvrière de *Pogonomyrmex transversus* (Myrmicinae) et celui de la reine de *Leptogenys elongata* (Ponerinae). TULLOCH (1935) a décrit le squelette thoracique de divers types de Formicidae, en considérant à la fois les formes ailées et les ouvrières aptères. Parmi les publications plus récentes, celle de REID (1941) est consacrée au squelette thoracique de divers Hyménoptères aptères ou microptères. MARKL a fourni, en 1966, une étude détaillée de la musculature et de l'innervation du thorax de l'ouvrière de *Formica polyctena*. Nous citerons enfin les observations, assez sommaires, de SAINI *et al.* (1982) sur le squelette et la musculature thoracique de *Camponotus camelinus* (Formicinae), qui comparent la reine ailée et l'ouvrière aptère.

La région tergale (Figs. 1A et 2A)

Trois pièces sclérifiées, d'inégale importance, se succèdent d'avant en arrière. La première, que nous désignerons sous le nom de *pronotum*, est un grand sclérite en forme de casque. Sa surface est munie de sillons concentriques réguliers, auxquels correspondent des crêtes internes de renforcement ; mais aucune ligne morphologique («suture») ne divise le notum. L'avant du pronotum forme une pièce rétrécie, recourbée horizontalement, tandis que ses parties latérales, très étendues vers le bas, recouvrent presque complètement les parties ventrales du prothorax.

Le bord postérieur concave du pronotum est relié, par l'intermédiaire d'un repli membraneux, au second sclérite dorsal, que nous nommerons *mesonotum*. C'est un sclérite transverse assez court, divisé en deux parties successives par un large sillon formant une courte crête interne. La partie antérieure au sillon, plus ou moins recouverte par le bord postérieur du pronotum, est lisse en surface, tandis que la partie postérieure est munie de ponctuations sétigères.

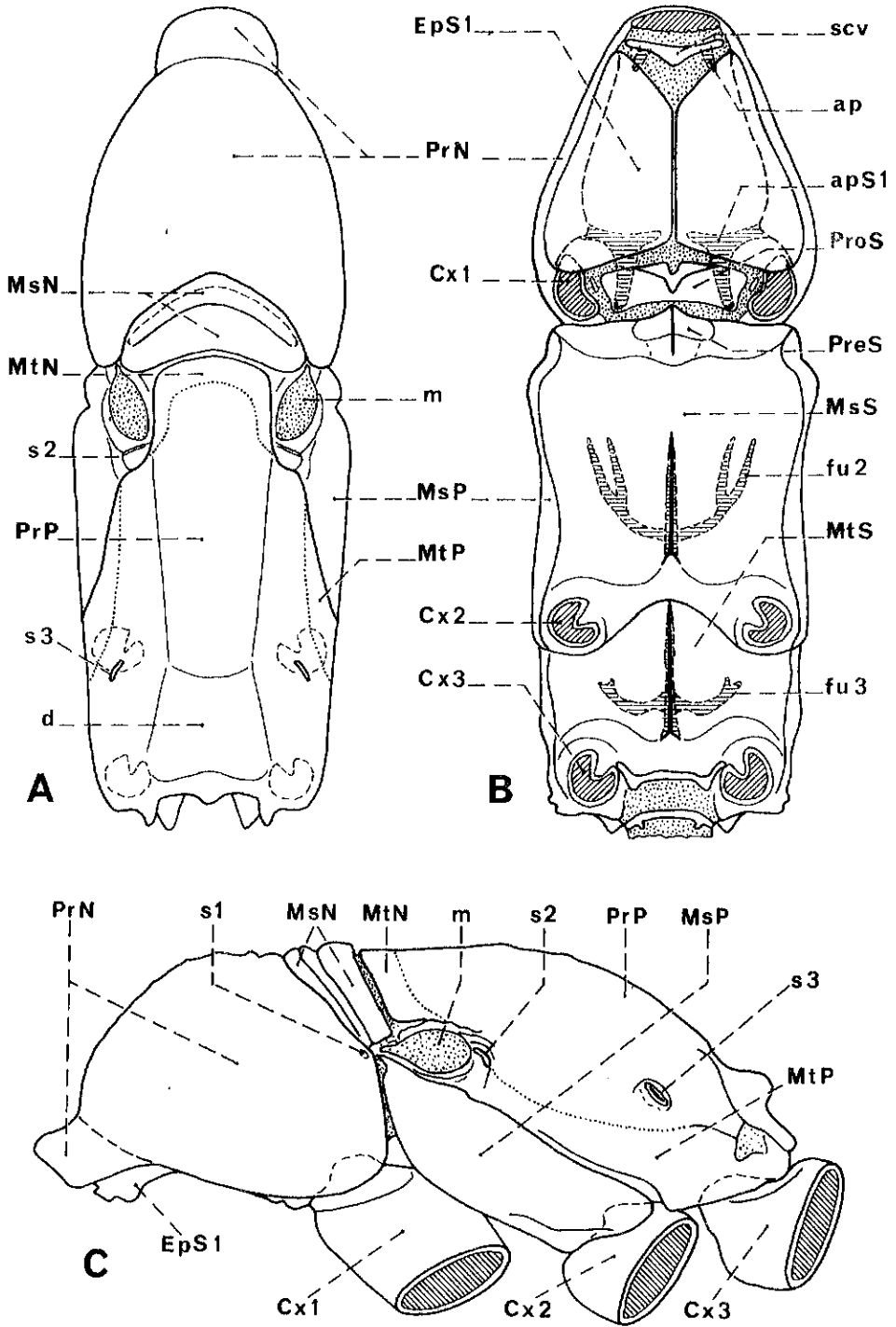
Le troisième sclérite visible dorsalement est une plaque très développée, à peu près en forme de demi-cylindre. Sa surface est munie, de chaque côté, de sillons obliques, les intervalles portant des points sétigères. Bien qu'aucune limite morphologique ne soit reconnaissable dans ce grand sclérite, les données de l'anatomie comparée laissent penser qu'il résulte de l'union d'un *metanotum* réduit et de l'aire tergale du *propodeum*, c'est-à-dire du 1^{er} segment abdominal qui fait partie intégrante du thorax des Hyménoptères Apocrites. Le stigmate 3 (1^{er} stigmate abdominal), bien développé, est inclus dans le propodeum.

Les interprétations proposées ici tiennent compte de la position des deux premières paires de stigmates thoraciques et du point d'insertion des moignons alaires (voir plus loin). Elles sont également en accord avec les observations de REID (1941), de MARKL (1966) et de SNELLING (1981). Ces auteurs admettent, chez les ouvrières aptères, un grand développement du pronotum, une réduction du mesonotum (parfois incorporé au pronotum, plus souvent soudé au propodeum) et la disparition du metanotum en tant que sclérite distinct. Toutefois la comparaison avec les formes ailées décrites notamment par JANET (1898) et par SNODGRASS (1910), suggère une autre interprétation possible : le grand sclérite antérieur de *Diacamma* (et des ouvrières d'autres espèces) pourrait être composé à la fois du pronotum et d'une partie du mesonotum (comparable au scutum) après effacement complet de leur ligne de séparation. Dans ce cas, le «mesonotum» de *Diacamma* ne serait que la partie postérieure du tergite mésothoracique (plus ou moins comparable au scutellum des formes ailées). Seule une étude détaillée de la musculature permettrait de préciser ces points litigieux.

La région pleurale (Figs. 1B et C, 2B)

La face inférieure du prothorax est presque entièrement occupée par les propleures étendues ventralement. En avant, la région collaire membraneuse porte un petit *sclérite cervical* transverse, muni d'une paire d'apophyses courtes et puissantes. L'existence d'un tel sclérite cervical impair, en position ventrale, est rare chez les insectes ; pendant le cas est connu par exemple chez *Scolia dubia* (SNODGRASS, 1910).

Les propleures sont représentées, du côté ventral, par une paire d'*épisternites prothoraciques*, en forme de grandes plaques grossièrement triangulaires, rétrécies en avant, élargies en arrière. Leur surface est munie de sillons parallèles presque transverses, rappelant ceux du pronotum. Les épisternites droit et gauche s'affrontent sur la ligne médio-ventrale en un sillon qui s'invagine en une petite crête sagittale. Chaque épisternite comporte également une pièce latérale, redressée verticalement et séparée de la plaque ventrale par une ligne distincte. Elle est en grande partie recouverte par le côté du pronotum et son bord postérieur renforcé recouvre l'articulation principale du coxa I. Il pourrait exister une seconde articulation coxale, du côté médio-ventral,



avec le sternum 1 : à cet endroit, la membrane à la base du coxa montre une petite sclérisation.

L'interprétation de la région pleurale du prothorax de *Diacamma* est conforme à la conception classique de Snodgrass, admise par la plupart des auteurs. Elle suppose notamment une extension considérable des épisternites sur la face ventrale du segment, rejetant en arrière le véritable sternum prothoracique. Elle suppose aussi que le sclérite ventral et le sclérite latéral ne sont que deux parties du même épisternite. Elle admet enfin la disparition totale de l'épimère prothoracique.

La région pleurale du mésothorax est faite d'un grand sclérite allongé qui représente sans doute un *épisternite mésothoracique*. Son extrémité postérieure forme un court lobe arrondi qui recouvre l'articulation latérale du coxa 2. L'angle antéro-dorsal de l'épisternite 2 se place au contact du bord inférieur du mesonotum, immédiatement en arrière du stigmate 1. Une ligne sclérisée très marquée, de direction oblique, sépare la mésopleure de la partie latérale de la pièce nommée propodeum. Il faut admettre que la métapleure, qui porte l'articulation du coxa 3 reportée très en arrière, est entièrement soudée au propodeum proprement dit ; la limite théorique entre ces deux aires sclérisées a été indiquée sous forme d'une ligne pointillée sur les figures 1A et C ; cette ligne passe un peu au-dessous du stigmate 3 (1^{er} stigmate abdominal).

La région sternale (Fig. 1B)

Les épisternites 1 occupant la plus grande partie de la région ventrale du prothorax, le *prosternum* est reporté en arrière, constituant une plaque faiblement sclérisée dans son ensemble, placée entre les coxas 1. Cette plaque, redressée presque verticalement, est munie d'un renforcement médian formant un triangle dont la pointe est saillante vers l'arrière. Les angles postéro-latéraux du sternum donnent naissance aux invaginations des apophyses sternales prothoraciques.

La région sternale du mésothorax, très développée, se compose de plusieurs pièces successives. En avant se trouve le *presternum* 2, dont la partie médiane se soulève en une crête sagittale saillante à son extrémité antérieure. Vient ensuite le *mesosternum*, formant une grande plaque allongée pourvue d'un renforcement longitudinal médian, bifurqué à son extrémité postérieure. Enfin on trouve en arrière du mesosternum une aire déclive limitée de chaque côté par l'attache des coxas 2, reportée tout à fait à l'arrière du segment.

La région sternale du métathorax est peu différente de celle du mésothorax. Cependant elle est plus courte, le *presternum* 3 n'est pas distinctement séparé du *metasternum*

Fig. 1. — Thorax de *Diacamma australe*, semi-schématique, en vue dorsale (A), ventrale (B) et latérale (C).
ap : apophyse ; *apS1* : apophyse prosternale ; *Cx1, 2, 3* : coxa pro-, méso- et métathoracique ; *d* : partie postérieure déclive du propodeum ; *pS 1* : épisternite prothoracique ; *fu 2, 3* : furca méso- et métathoracique ; *m* : moignon alaire ; *MsN* : mesonotum ; *MsP* : mésopleure ; *MsS* : mesosternum ; *MtN* : metanotum ; *MtP* : métapleure ; *MtS* : metasternum ; *p* : pédoncule du moignon alaire ; *PreS* : présternite mésothoracique ; *PrN* : pronotum ; *ProS* : prosternum ; *PrP* : propodeum ; *scv* : sclérite cervical ventral ; 1, 2, 3 : stigmates mésothoracique, métathoracique et 1^{er} abdominal.

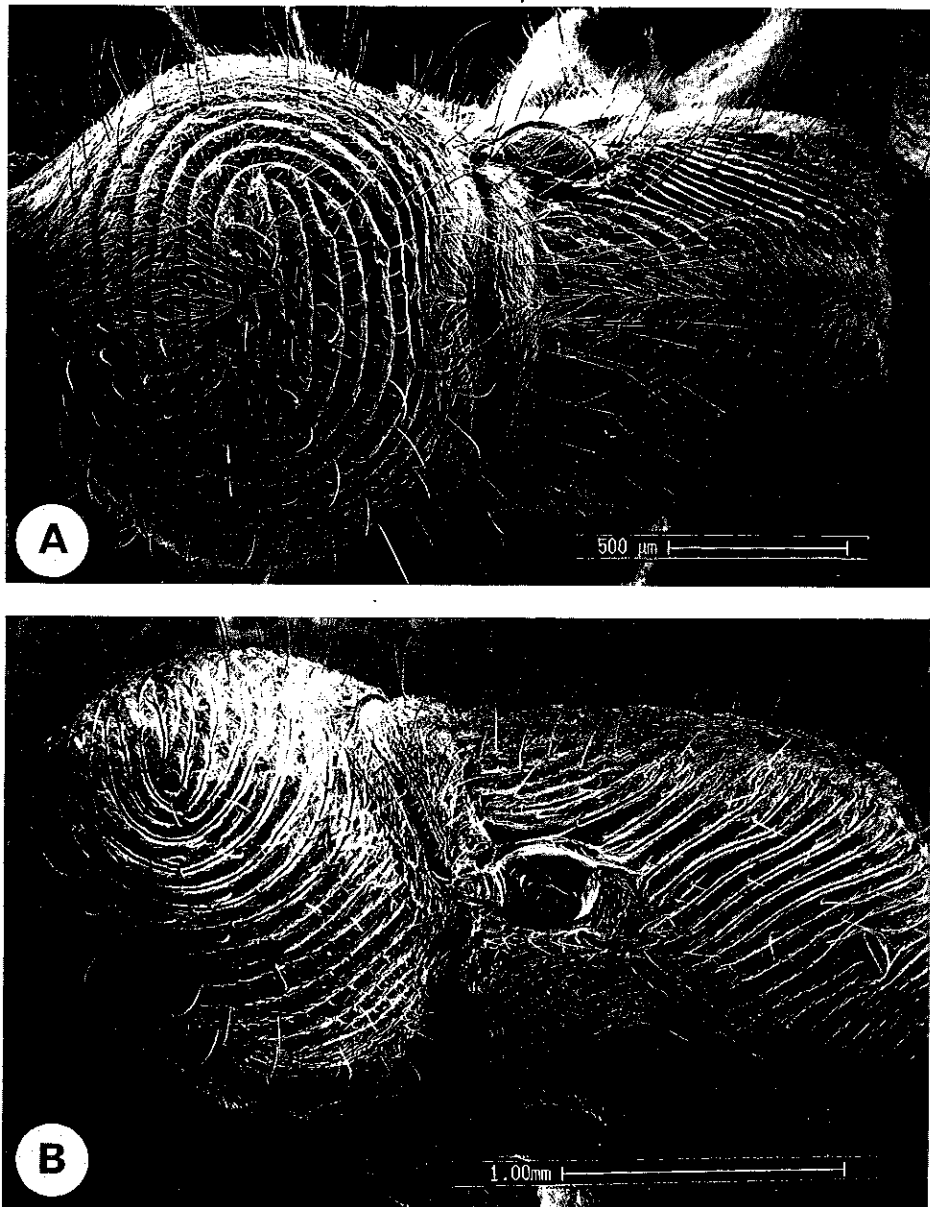


Fig. 2. — Micrographies au microscope électronique à balayage du thorax de *D. australis*.
Fourmi (A) avec moignons alaires, thorax en vue dorsale.
Fourmi (B) sans moignons, thorax en vue latérale.
On se reportera aux schémas de la figure précédente pour la désignation des sclérites.

proprement dit, qui est suivi d'une aire à bord postérieur renforcé, placée entre les Coxas 3. Le metasternum porte un renforcement longitudinal médian, légèrement bifurqué à son extrémité. Enfin la membrane qui suit l'aire postérieure du metasternum présente une courte bandelette sclérifiée transverse, qui pourrait représenter un reste du premier sternum abdominal.

Moignons alaires et stigmates (Figs. 1, 2 et 3)

Chacun des petits appendices placés sur le côté du thorax de *D. australe* se présente comme une vésicule d'environ 0,3 mm de long sur 0,2 mm de haut, bombée sur la surface externe (ou antérieure), légèrement concave sur la surface interne (ou postérieure). Un court pédoncule, de moins de 0,1 mm de long, prolonge la vésicule vers l'avant et sert à son insertion sur le thorax. Chaque appendice est logé normalement dans une petite cavité ovale, placée entre le 1^{er} et le 2^{ème} stigmate thoracique, sous le bord antéro-latéral du «propodeum» (plus exactement, du metanotum soudé au propodeum). Cette cavité pariétale mesure environ 0,4 mm de long sur 0,3 mm de haut; elle comporte ventralement une sorte de gouttière qui touche la mésopleure. Mais l'appendice peut aussi sortir de la cavité et faire saillie latéralement en pivotant sur le point d'articulation antérieur.

La position des moignons alaires, et surtout leur insertion sous le mesonotum immédiatement en arrière du 1^{er} stigmate et au-dessus de la mésopleure, montrent que ces appendices occupent l'emplacement d'ailes mésothoraciques, réduites à une

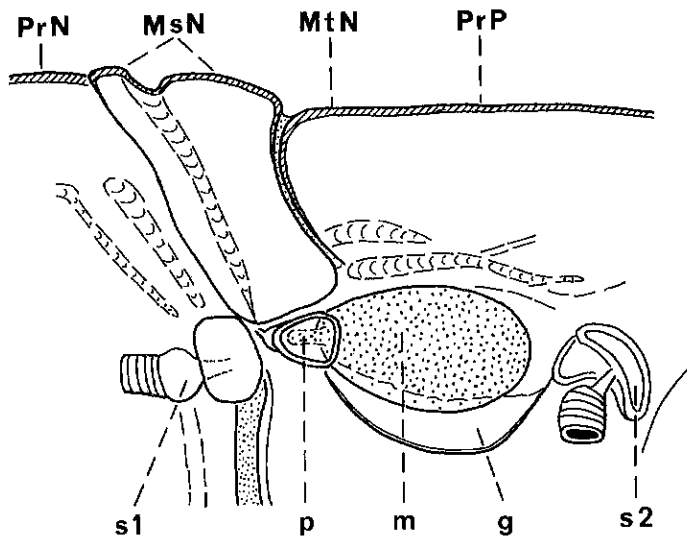


Fig. 2. — Détails de la cavité alaire montrant le moignon alaire (m) et les stigmates méso-

pièce simple de forme ovale. On peut donc, à la suite de TULLOCH (1934), les homologuer à des ailes mésothoraciques vestigiales. Selon cet auteur, de tels appendices rudimentaires existent chez toutes les espèces de *Diacamma* qu'il a pu examiner (provenant de la coll. V. W. Wheeler). Ils se différencient chez la nymphe et Tulloch a même observé chez la jeune nymphe un tube trachéen qui passe du thorax dans chacun de ces appendices. Tulloch réfutait ainsi l'observation de EMERY (1897) qui avait confondu la cavité pleurale de *D. rugosum* avec le premier stigmate thoracique. On connaît, en particulier chez certaines reines anormales de Fourmis des genres *Monomorium* et *Pogonomyrmex*, différents stades de réduction des ailes, allant d'un type habituel à un sac alaire dépourvu de nervures (TULLOCH, 1930). Dans ce cas, les appendices rudimentaires de *Diacamma* peuvent être comparés aux haltères ou balanciers connus chez les mâles de Strepsiptères et chez les Diptères.

Une interprétation un peu différente consiste à homologuer les appendices vestigiaux de *Diacamma* aux tegulae qui, chez de nombreux Hyménoptères, se présentent comme une paire d'écaillés surmontant la base des ailes antérieures. Toutefois la réduction considérable du mesonotum de *D. australe* semble peu compatible avec la persistance des tegulae ; de plus les tegulae semblent manquer chez tous les Hyménoptères aptères.

Le stigmate 1 est dissimulé sous le bord postérieur du pronotum. C'est donc un examen de la face interne de la paroi latérale du thorax qui permet de mieux voir l'arrivée d'une trachée, dont l'extrémité rétrécie se termine au niveau d'une petite plaque ovale (Fig. 3). La position de ce stigmate est très intéressante pour le morphogiste : elle marque l'emplacement de la limite pro-mésothoracique, le stigmate lui-même étant généralement attribué au mésothorax.

Le stigmate 2 se place juste en arrière de la petite cavité recevant le moignon alaire. Un examen de la face interne du thorax montre la trachée qui aboutit à cet endroit : ici encore l'extrémité rétrécie de la trachée est en rapport avec une petite plaque, partiellement repliée sur elle-même. L'emplacement du 2^{ème} stigmate marque la limite méso-métathoracique.

Les formations endosquelettiques (Fig. 1B)

De nombreux muscles s'attachent sur des formations endosquelettiques, dont les points d'invagination sur la cuticule externe constituent de précieux repères morphologiques. La condition aptère, observée chez les ouvrières de Formicidae, entraîne une disparition des endophragmes de la région tergale du thorax, liée à la disparition des puissants muscles longitudinaux dorsaux présents dans les formes ailées. Nous n'avons pas retrouvé non plus, chez *D. australe*, l'équivalent de l'«endophragmal pit of the metapleuron» signalé par REID (1941) à la limite postérieure des métapleures chez divers Hyménoptères aptères, notamment chez l'ouvrière de *Dorylus helvolus*. Par contre les formations endosquelettiques de la région ventrale du thorax sont bien

l'endosternite 1, comme ceux décrits par exemple dans les publications de MARKL (1966) et de SAINI *et al.* (1982).

Plus en arrière, les angles postéro-latéraux du prosternum donnent naissance à une autre paire d'invaginations, constituant les *apophyses prosternales*. Chacune d'elles est faite d'un bras puissant, dirigé vers le haut et vers l'avant, portant à son extrémité une sorte de plateau transverse ; l'ensemble correspond à l'endosternite 1 des auteurs. La position très reculée de l'invagination des apophyses prosternales, chez *D. australe*, confirme l'extrême réduction de toute la partie postérieure du prothorax, qui se traduit notamment par l'absence d'épimère.

Les formations endosquelettiques du méso- et du métathorax s'invaginent à partir de la ligne médio-ventrale des segments. Elles forment une lame sagittale, l'endosternite 2 ou 3, de contour triangulaire en vue latérale ; le sommet postéro-dorsal de chaque endosternite porte une paire de bras sclérifiés, eux-mêmes bifurqués à leur extrémité. Ces formations constituent ce que les auteurs appellent souvent la *furca 2* et la *furca 3*. Elles sont très peu modifiées par rapport aux formations homologues d'un thorax ailé.

AUTEURS CITÉS

- BOLTON (B.), 1986. — Apterous females and shift of dispersal strategy in the *Monomorium salomonis*-group (Hymenoptera : Formicidae). *J. Natur. Hist.*, **20** : 267-272.
- CARAYON (J.), 1969. — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. *Annls Soc. ent. Fr.*, (N.S.), **5** : 179-193.
- EMERY (C.), 1897. — Revisione del genere *Diacamma* Mayr. *Rend. Sess. Accad. Sci. Ist. Bologna* : 147-167.
- FANET (C.), 1898. — Étude sur les fourmis, les guêpes et les abeilles. (19^{ème} note). Anatomie du corselet de la *Myrmica rubra* reine. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **11** : 393-449.
- PEETERS (Chr.) & BILLEN (J. P. J.), 1991. — A novel exocrine gland inside the thoracic appendages («gemmae») of the queenless ant *Diacamma australe*. *Experientia*, **47** : 229-231.
- PEETERS (Chr.) & HIGASHI (S.), 1989. — Reproductive dominance by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwiss.*, **76** : 177-180.
- REID (J. A.), 1941. — The thorax of the wingless and shortwinged Hymenoptera. *Trans. r. ent. Soc. London*, **91** : 367-446.
- SAINI (M. S.), DHILLON (S. S.) & AGARWAL (R.), 1982. — Skeletomuscular differences in the thorax of winged and non-winged forms of *Camponotus camelinus* (Smith) (Hym. Formicidae). *Dt. ent. Z.*, (N.S.), **29** : 447-458.
- SNELLING (R. R.), 1981. — *Systematics of social Hymenoptera*. In *Social Insects*, H. R. Hermann ed., Academic Press, New York, vol. 2, pp. 369-453.
- SNODGRASS (R. E.), 1910. — The thorax of the Hymenoptera. *Proc. U.S. nat. Mus.*, **39** : 37-91.
- TULLOCH (G. S.), 1930. — Thoracic modifications accompanying the development of subaptery in the genus *Monomorium*. *Psyche*, **37** : 202-206.
- , 1934. — Vestigial wings in *Diacamma* (Hymenoptera Formicidae). *Annls ent. Soc. Amer.*, **27** : 273-277.